

94
Des.



**UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTONOMA DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Aspectos Poblacionales de Salvia Mexicana L.
en Condiciones Contrastantes en el Ajusco,
México, D. F.**

T E S I S
Que para Obtener el Título de

B I O L O G O
P r o f e s i o n a l

Andrea ~~Martínez~~ Ballesté

DIVISION DE ESTUDIOS PROFESIONALES



**FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR**

México, D. F. Agosto de 1995

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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 esta 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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

M. EN C. VIRGINIA ABRIN BATULE
Jefe de la División de Estudios Profesionales
Facultad de Ciencias
Presente

Los abajo firmantes, comunicamos a Usted, que habiendo revisado el trabajo de Tesis que realiz(ó)ron la pasante(s) Andrea Martínez Ballesté

con número de cuenta 8861302-0 con el Título: _____

ASPECTOS POBLACIONALES DE Salvia mexicana L. EN CONDICIONES

CONTRASTANTES EN EL AJUSCO MEDIO D:F

Otorgamos nuestro Voto Aprobatorio y consideramos que a la brevedad deberá presentar su Examen Profesional para obtener el título de BIOLOGA

GRADO	NOMBRE(S)	APELLIDOS COMPLETOS	FIRMA
M. en C	Irene	Pisanty Baruch	<i>[Firma]</i>
Director de Tesis			
M. en C	Consuelo	Bonfil Sanders	<i>[Firma]</i>
Biol.	José Ruben	Pérez Ishiwara	<i>[Firma]</i>
Biol.	Mariana	Hérrnández Apolinar	<i>[Firma]</i>
Suplente			
Biol.	Eduardo	Martínez Romero	<i>[Firma]</i>
Suplente			

*A mi mamá y a mi papá por quererme tanto,
y porque los quiero muchísimo.
A Nuri y Gustavo, mis mejores amigos.
A toda mi familia porque cada uno en su modo me ha enseñado a
querer este país.*

A tí Carlos, porque te amo.

***A la memoria de mi abuelo Sebastian Ballesté Marquet refugiado de la
Guerra Civil Española, quien me enseñó el valor de la "Libertad".***

AGRADECIMIENTOS

Estoy muy agradecida con aquellos que me han ayudado a sacar adelante este trabajo. En particular con Irene Pisanty, por haber dirigido adecuadamente este trabajo, además de la valiosa amistad que me ofreció durante mi estancia en el Laboratorio Especializado de Ecología.

A mis sinodales, Mariana Hernández, Consuelo Bonfil, Rubén Pérez y Eduardo Martínez por haber aceptado revisar este trabajo, así como por sus valiosas aportaciones al manuscrito.

A los "Ajusqueros"; Luz, Esther, Rafa, Magda, Rosalva, Pedro, Juan Carlos, y Eduardo por su ayuda en el campo y su inapreciable amistad.

A Ana Mendoza y a Jan Van Groenendael por sus sugerencias y comentarios.

A Carlos Martorell por su enorme ayuda en la realización de esta tesis, sobre todo en la parte estadística.

A Gustavo, Carlos y Margarita quienes me ayudaron a dibujar algunas figuras.

A Arturo Lara, quien en todo momento nos recibió con una sonrisa.

A Olga por el cariño que me ha mostrado desde que la conozco

Este trabajo formó parte del proyecto "Restauración ecológica de Lomas del Seminario y ecología de poblaciones de tres especies indicadoras (*Sedum oxipetalum*, *Salvia* sp. y *Buddleia* sp.) de la sucesión en Lomas del Seminario, Ajusco Medio, Distrito Federal". Agradezco el financiamiento prestado por DGAPA proyecto IN209292.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN

1.I Demografía.....	1
1.II Modularidad.....	7

OBJETIVOS.....12

Salvia mexicana L. (Labiatae).....13

LOMAS DEL SEMINARIO.....14

1.3.1 Antecedentes.....	14
1.3.2 Descripción del sitio de estudio.....	17

METODOLOGÍA

2.I Elección de los sitios de trabajo.....	21
2.II Marcaje y Censos.....	22
2.III Establecimiento de categorías de tamaño.....	24
2.IV Evaluación de supervivencia de individuos de la categoría 0.....	26
2.V Reclutamiento de individuos del estadio 0.....	29
2.VI Estimación del número de flores y semillas promedio por categoría.....	29
2.VII Condiciones micro ambientales.....	32
2.VIII Modelo matricial.....	34
2.IX Análisis de la dinámica de ramificación de los individuos de <i>Salvia mexicana</i>	40
2.X Análisis estadístico.....	41

RESULTADOS

3.I Individuos marcados.....	43
3.II Evaluación de altura y cobertura.....	43
3.III Reclutamiento y estimación del número de flores y semillas promedio.....	43
3.IV Evaluación de la supervivencia de los individuos de la categoría 0.....	46
3.V Modelo de proyección poblacional.....	49
3.VI Natalidad y mortalidad en todos los órdenes de ramificación.....	64
3.VII Residuos Ajustados de Haberman.....	70
3.VIII Condiciones edáficas.....	71
3.IX Condiciones micro ambientales.....	74

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

4.I Análisis matricial.....	82
4.II Natalidad y mortalidad en todos los órdenes de ramificación.....	91
4.III Supervivencia y reclutamiento de los individuos de la categoría 0.....	93
4.IV Condiciones ambientales.....	94

BIBLIOGRAFÍA.....	99
--------------------------	-----------

RESUMEN

Este trabajo se llevó a cabo en Lomas del Seminario que se encuentra dentro del Parque Ecológico Ciudad de México, ubicado en el Ajusco medio D.F. *Salvia mexicana* es un arbusto perenne que crece principalmente en el borde de bosque de encinos y ocasionalmente se le encuentra en el matorral xerófilo que se asienta sobre la roca basáltica generada de la erupción del Xitle. Parte de esta última comunidad fue severamente perturbada por asentamiento humanos los cuales fueron desalojados en junio de 1989. Se analizaron los patrones demográficos de *Salvia mexicana*, durante un año (1993), a nivel de individuos y a nivel modular a fin de entender su forma de crecimiento y utilización de los recursos en sitios contrastantes. Mediante la evaluación bimestral de la supervivencia de ramas de todos los órdenes y el seguimiento mensual de una muestra de plántulas en ambas zonas se llevó a cabo el análisis demográfico. En el borde del bosque la población se compone básicamente de individuos pequeños obteniendo una tasa de crecimiento de 1.02. El matorral xerófilo presenta una λ de 0.585 y la población se compone de individuos de talla grande. A nivel modular la tasa de crecimiento poblacional (λ) para las ramas del matorral xerófilo es de 24.78 mientras que en el borde de bosque el valor de λ es de 112.089. La supervivencia anual de plántulas es notoriamente superior en el borde de bosque. Los individuos del *MP* básicamente sobreviven presentando un crecimiento y una fecundidad muy bajas a lo largo del año de estudios. En el *BB* la fecundidad, el crecimiento de los individuos y la supervivencia de los mismos ocurren de manera más o menos equitativa. Estacionalmente los patrones de ramificación de ambas zonas presentan patrones parecidos, excepto para las ramas de primer orden. La supervivencia de las ramas de los individuos de *MP* es más baja.

En el *MP* encontramos una gran heterogeneidad en la distribución de nutrientes en el suelo, lo cual genera micrositos favorables al establecimiento.

Los factores ambientales que muestran mayor diferencia entre sitios son la temperatura del suelo y la cantidad de radiación.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Demografía

Una población es un grupo de individuos que pertenecen a la misma especie, comparten un mismo espacio y potencialmente pueden reproducirse entre sí (Begon *et al.*, 1987). Esta definición presenta dos componentes, uno el genético, correspondiente a la primera parte de la definición, y otro el espacial (individuos que viven en la misma área). Sin embargo, las poblaciones no son ni genética ni espacialmente homogéneas, y por el contrario presentan varias clases de estructuras. Una es la estructura genética que se debe a discontinuidades en la frecuencia de genes y genotipos y otra la estructura espacial, determinada por la variación en la densidad dentro de la población. Las poblaciones también presentan una estructura de edades la cuál muestra el número relativo de individuos correspondientes a diferentes clases de edad y una estructura de tamaños que describe por ejemplo el número relativo de individuos grandes y pequeños. La biología de poblaciones intenta explicar el origen de estas diferentes clases de estructuras para entender la interacción entre las especies y el cómo y porqué cambian a través del tiempo (Silvertown y Lovett Doust, 1993).

- Modelos poblacionales

La interacción entre los individuos de una población y su entorno determinará el crecimiento de ésta. El modelo más simple que intenta explicar las variaciones en el crecimiento poblacional es el exponencial, donde no se contempla la densidad dependencia, la dependencia de la frecuencia, la variabilidad genética ni la estructura de edades. Se expresa como sigue:

$$N_t = R_0^t N_0 \quad (1)$$

donde R_0 es la tasa reproductiva neta, es decir la tasa a la cual crece la población; N_t el número

INTRODUCCIÓN 2

de organismos después de un cierto tiempo y N_0 es el número de individuos originales. En esta ecuación no hay superposición de generaciones, es decir, una cohorte crece, madura, se reproduce y muere antes que sus descendientes alcancen la madurez.

La ecuación básica para la demografía fue propuesta por Euler en 1760 y vuelta a proponer en 1907 por Lotka. La solución de la ecuación Euler-Lotka es (r) que representa la tasa intrínseca de crecimiento natural que es capaz de alcanzar una población con generaciones superpuestas o reproducción continua si la supervivencia y fecundidad permanecen constantes a lo largo de un periodo de tiempo prolongado (Begon y Mortimer, 1986; Begon *et al.* 1987;). Esta ecuación asume que la población se mantiene con una distribución estable de edades y el número de organismos en cada clase cambia a una tasa (r) de acuerdo a la siguiente ecuación

$$N_{t+1,x} = e^r N_{t,x} \quad (2)$$

por tanto la población crece a una tasa exponencial (r) y el número total de individuos en la población se expresa mediante la ecuación

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad (3)$$

El arreglo matricial de la ecuación Euler-Lotka la relaciona con poblaciones clasificadas ya sea por su estado y tamaño o por su edad (Stearns, 1992).

Una matriz es un arreglo rectangular de símbolos con dimensiones ($m \times n$), donde m es el número de renglones y n el número de columnas (Caswell, 1989). El álgebra matricial es una herramienta diseñada para manejar una gran cantidad de datos resumiendo en ésta el número de ecuaciones necesarias para calcular la **tasa de crecimiento poblacional** (λ) (Begon y Mortimer, 1986).

Los modelos matriciales de proyección poblacional sirven principalmente para dos propósitos. El primero es utilizar las matrices para predecir como sería la dinámica de la población bajo un

conjunto de condiciones dadas y el segundo es reconocer ciertas características de las historias de vida (ej: adecuación y valor reproductivo), correspondientes a algunos parámetros demográficos que pueden ser utilizados para evaluar a largo plazo las consecuencias de cambios hipotéticos en el ciclo de vida. El objetivo de la proyección no es predecir con precisión el estado de una población a futuro sino examinar las consecuencias que tendría el estado presente de la población si las condiciones permanecen constantes (van Groenendael *et al.*, 1988).

El modelo matricial es discreto, lineal y con funciones invariables de tiempo que describen el estado de una población de un periodo de tiempo a otro (Caswell, 1982; van Groenendael *et al.*, 1988; Stearns, 1992; Silvertown y Lovett Doust, 1993; Silvertown *et al.*, 1993).

El número de individuos de la población al tiempo t es n_t , el cual es un vector columnar ($n \times 1$), con n renglones y una columna, que está dado por el símbolo n_t . Podemos derivar n_{t+1} de n_t multiplicando éste por un coeficiente denominado A que representa las entradas y salidas de individuos en cada clase, (Silvertown y Lovett Doust, 1993). Esto se expresa en la siguiente ecuación:

$$n_{t+1} = An_t \quad (4)$$

donde A es una matriz de proyección cuadrada, no negativa, que contiene todas las tasa específicas de supervivencia de los individuos que se encuentran en cada categoría de edad o de tamaño (a_{ij}), así como su fecundidad (f_{ij}).

Al multiplicar A por n_t obtenemos el número de individuos de la población en cada categoría al tiempo $t+1$. Si esta operación se lleva a cabo repetidamente, en un proceso de iteración, alcanzaremos la estructura estable de edades; es decir, una proporción fija entre el número de individuos de cada categoría ($n_1: n_2: n_3: n_i$) (Caswell, 1982; van Groenendael *et al.*, 1988).

Existen dos tipos principales de matrices de proyección: La matriz de Leslie (1945) para individuos que se agrupan en categorías por su edad y donde no hay ceros en el primer renglón que representa la fecundidad (salvo que el valor sea cero i.e. que no haya reproducción) ni en la subdiagonal (crecimiento) en donde se encuentran los valores de transición a otra categoría de edad. En segundo lugar las matrices de Lefkovich se utilizan cuando los individuos se clasifican por su tamaño o estado y en ellas podemos tener valores mayores a cero en cualquier parte de la matriz (Silvertown *et al.* 1993).

Toda matriz tiene asociado un valor propio dominante así como un vector propio izquierdo y derecho dominantes. Los vectores derecho (x) e izquierdo (y) tienen la propiedad de que su multiplicación por una matriz equivale a la multiplicación por un escalar:

$$Ax = \lambda x \quad (5)$$

$$y'A = \lambda y' \quad (6)$$

donde λ es el escalar que representa uno de los valores propios de la matriz (Caswell, 1989).

En términos demográficos el vector propio dominante derecho (w) representa la **estructura estable de edades o de tamaño**, y se alcanza cuando las proporciones de organismos en cada categoría permanecen estables en el tiempo (Stearns, 1992). El vector propio dominante izquierdo representa el **valor reproductivo (v)**, el cual expresa el número promedio de descendientes que un individuo de la categoría x hace a la siguiente generación antes de morir (Silvertown y Lovett Doust, 1993). El valor propio dominante de la matriz de proyección poblacional es λ y representa la **tasa de crecimiento poblacional**, además de que también puede considerarse como una medida de la adecuación de la población (Caswell, 1989; Stearns, 1992).

La estructura estable de edades o de tamaños se obtiene después de iterar repetidas veces la ecuación (4). Una población que presenta una estructura estable crecerá o decrecerá a una tasa constante λ . Esta última se estima una vez que ya se convergió en la estructura estable y se obtiene dividiendo el tamaño de cualquier clase de edad n_i en un año y el tamaño de esta misma el año previo. Si λ es igual a uno la población se encuentra estable, si es menor, la población decrecerá de seguir las condiciones actuales y si es mayor que uno la población crecerá (van Groenendael *et al.* 1988; Caswell, 1989; Larson, 1992; Stearns, 1992; Silvertown y Lovett Doust, 1993;).

El análisis matricial, el valor propio dominante y los vectores dominantes izquierdo y derecho aportan mucha información acerca de la dinámica poblacional, sin embargo no permiten entender el efecto que tiene cada uno de los elementos de la matriz en el comportamiento demográfico de la población. Los análisis de perturbación nos ayudan a comprender lo anterior, es decir, la influencia de cada clase de edad o de tamaño en las propiedades asintóticas de la población.

La tasa de crecimiento λ es una función que resulta de todas las entradas a_{ij} de la matriz de proyección A. Los cambios en cualquiera de estas entradas podrían cambiar el valor de λ , la pregunta entonces sería ¿ qué tan sensible es λ a pequeños cambios en cada uno de las entradas a_{ij} mientras las demás permanecen constantes?.

En la ecuación (7) s_{ij} representa la sensibilidad de λ a cambios en a_{ij} . Desde el punto de vista evolutivo s_{ij} representa la sensibilidad de la adecuación a cambios en cada tratamiento a_{ij} de la matriz, indicándonos que tan fuertes son las presiones de selección en cada tratamiento. Bajo esta óptica λ es una medida de la adecuación. (van Groenendael *et al.*, 1988; Stearns, 1992).

La sensibilidad se calcula directamente de los vectores dominantes izquierdo y derecho de la matriz de proyección:

$$s_{ij} = v_i w_j / \langle v, w \rangle \quad (7)$$

donde w_j son los elementos j del vector derecho (w) y v_i son los elementos i del vector izquierdo (v) y $\langle v, w \rangle$ denota un producto escalar (Caswell, 1982; van Groenendael et al., 1988; Stearns, 1992).

s_{ij} mide la sensibilidad absoluta de λ a cambios absolutos en cada entrada a_{ij} de la matriz, sin embargo debido a que los valores de fecundidad y supervivencia de la matriz de proyección son medidas en diferentes escalas, no es posible efectuar comparaciones entre diferentes poblaciones . Por ello se recurre a una medida relativa de la aportación de cada uno de los valores de sensibilidad a λ , conocida como elasticidad.

La elasticidad permite evaluar el efecto proporcional de λ a cambios proporcionales en los elementos a_{ij} de la matriz de proyección, de esta manera se estandarizan los valores (van Groenendael et al., 1988; Stearns, 1992; Silvertown et al., 1993).

La elasticidad esta dada por:

$$e_{ij} = (a_{ij} / \lambda) (s_{ij}) \quad (8)$$

Las matrices de elasticidad, a diferencia de las de sensibilidad suman siempre uno, dado que se construyen con valores relativos. Las comparaciones entre matrices, por tanto, son posibles, lo que no sucede al analizar los valores absolutos de las matrices de transición o de sensibilidad.

Los valores de la matriz de elasticidad pueden representarse en un espacio triangular propuesto por Silvertown et al. (1993). Esta representación enfatiza a que componente del ciclo de vida de una planta se le da más peso a lo largo de su historia de vida (crecimiento , supervivencia o fecundidad). Esta herramienta puede ser utilizada a nivel demográfico para determinar que componente del ciclo de vida de una planta contribuye más al valor propio de la matriz λ .

1. II Modularidad

Existen diferencias en la forma de crecimiento de una planta y un animal. El crecimiento de las plantas involucra la acumulación de una serie de unidades estructurales equivalentes entre sí, mientras que la mayoría de los animales crecen con un patrón determinado que no varía en el número de sus partes.

En las plantas el cigoto desarrolla un organismo en donde una o más unidades estructurales equivalentes morfológica y fisiológicamente son iteradas por uno o más puntos de crecimiento (meristemas), los cuales son susceptibles de ser perturbados, en cuyo caso se produciría un cierto grado de alteración morfológica (Harper, 1981; Watkinson y White, 1985; Porter, 1983; Porter, 1983; Silvertown y Lovett Doust, 1993)

Las unidades estructurales que conforman a una planta son conocidas como módulos, pero existen varias definiciones para éstos. La más común es aquella que considera un módulo como el entrenudo con la hoja y su meristemo axilar, sin embargo las yemas, los tallos, las ramas etc, pueden ser considerados como módulos. En general se puede considerar como módulo a cualquier estructura susceptible de ser iterada (Bazzaz y Harper, 1977; Harper, 1980; White, 1980; Watkinson y White, 1985; Bell, 1986; Harper, 1986; Watkinson, 1988). Estas subunidades son elementos importantes en la descripción de una planta ya que a menudo se basan en la forma de sus módulos y no en la forma de todo el organismo para su clasificación taxonómica (Harper y White, 1974)

En el caso de los organismos modulares la adecuación del genet es medido, al igual que en individuos unitarios, por el número relativo de descendientes fértiles, de origen sexual (genets) con que contribuyen a la población futura. Sin embargo, en los organismos modulares las diferentes partes de un mismo genet están sujetas a distintas presiones de selección en relación al ambiente y vecinos que lo rodean. En organismos modulares la contribución del genet a la siguiente generación resulta de una respuesta integrada entre la variedad de módulos que lo conforman y sus respectivas experiencias en el medio (Tuomi y Vuorisalo, 1989).

Los patrones de crecimiento en los organismos modulares se relacionan con la forma en que

capturan el espacio, que en un sentido amplio corresponde a los recursos disponibles. Las unidades vegetativas de los organismos modulares representan centros donde son capturados los recursos, por tanto la forma de crecimiento de los módulos determinará en gran medida el éxito que cada uno de ellos tendrá en la obtención de estos y viceversa (Harper, 1986).

Cierto grado de superposición entre módulos puede provocar competencia entre ellos por la disminución del recurso. Las plantas que crecen en sentido vertical como árboles, arbustos y muchas herbáceas pueden desarrollar varias estrategias para evitar ocupar el espacio doblemente, las cuales de acuerdo con Harper (1986) se caracterizan por:

- 1) Una rama nueva puede detener su crecimiento hasta que existan condiciones propicias para su desarrollo, es decir, la rama entra en un estado de latencia.
- 2) Una rama vieja muere si crece una nueva que ocupa el mismo lugar o si existe superposición por parte de otra rama.
- 3) Las ramas nuevas sólo empiezan a crecer hasta que el antiguo ocupante ha muerto.

En relación a lo anterior vemos como el crecimiento modular conlleva comportamientos distintos, con respecto a los organismos unitarios, en cuanto a la forma de explorar y utilizar los recursos del medio, lo cual genera dinámicas poblacionales características y, a su vez, variantes morfológicas de un mismo patrón arquitectónico a nivel individual.

En los organismos modulares aclonales como los corales, algunas herbáceas, árboles y arbustos, donde los módulos no se desprenden del organismo por lo que no generan individuos fisiológicos independientes conocidos como clones o ramets, es típico observar un crecimiento exponencial seguido de un periodo en el cual la tasa de iteración de módulos nuevos y la biomasa declinan cuando se ha alcanzado un tamaño máximo. En estos casos la producción de nuevos módulos depende de la edad o años de vida que tenga el individuo y del número de módulos que ya existían o sea del tamaño previo (Watkinson y White, 1985; Watkinson, 1988). El tamaño de los individuos modulares puede mostrar una variación inmensa. La plasticidad morfológica característica de las plantas es en gran medida una consecuencia del crecimiento modular y del número de módulos

que son iterados, así como de la relación entre la formación de módulos nuevos y la mortalidad de los viejos (Harper, 1981).

Los individuos de poblaciones de organismos modulares que no se separan del genet pueden establecer jerarquías de tamaño con pocos individuos grandes y una mayoría de organismos relativamente pequeños. Las jerarquías se establecen poco después de la emergencia de las plántulas y se continúan durante el crecimiento (Harper, 1980), con frecuencia también se relacionan con el tamaño de la semilla.

En general el aporte reproductivo en las plantas no clonales está fuertemente relacionado con el tamaño del individuo. Los organismos más grandes mostrarán una fecundidad mayor con respecto a los más pequeños, los cuales son más susceptibles de morir. La disminución de la fecundidad una vez alcanzado un máximo se dará como consecuencia de enfermedades, daños físicos, depredación o senescencia.

El crecimiento en los organismos modulares puede verse como un proceso más o menos continuo en donde constantemente se están renovando partes. Esto permite una cierta longevidad en plantas iteróparas (clonales o no) aunque en especies no clonales la longevidad de las plantas puede verse restringida por la acumulación de materia muerta y el tamaño de la planta que se enfrenta a restricciones mecánicas.

Los organismos modulares tienen propiedades poblacionales adicionales a los organismos unitarios. El crecimiento del genet en organismos modulares puede ser descrito en términos del número de módulos que lo conforman, así como mediante la descripción del genet por métodos demográficos convencionales. El número de módulos de los individuos con este tipo de crecimiento puede variar a través del tiempo. Marcando y censando los módulos es posible medir la tasa de natalidad y mortalidad, la cual dará gran información acerca de la dinámica del crecimiento dentro de la planta y permitirá realizar análisis demográficos similares a los que se realizan en los organismos unitarios (Bazzaz y Harper, 1977; Mc Graw y Garbutt, 1990).

El crecimiento modular del genet puede ser descrito por la ecuación:

$$\eta_{t+1} = \eta_t + B - D \quad (9)$$

donde η es el número de módulos, B el número de módulos que nacen y D el número de los que mueren (Harper, 1980; Mc Graw y Garbutt, 1990). Esta ecuación no considera si los módulos son vegetativos o reproductivos, sin embargo permite estudiar el crecimiento de las plantas con un enfoque demográfico (Bazzaz. A y Harper; 1977; Watkinson y White, 1985; Mc Graw y Garbutt, 1990). La población de módulos que conforman a una planta presentan una estructura de edades o de tamaños, así como una esperanza de vida y una edad o tamaño específico de mortalidad (Harper, 1981).

La tasa de crecimiento del genet puede ser calculada de un censo al siguiente extrayendo de ambos lados de la ecuación (9) el factor η_t .

$$\Delta\eta = B - D \quad (10)$$

Si $\Delta\eta$ es positiva la población de módulos se incrementará, y si es negativa la población tenderá a decrecer.

Si la población de partes de la planta es grande se pueden obtener suficientes datos para aplicar los modelos matriciales, ya sea el de Leslie o el de Lefkovich. Estos modelos integran el comportamiento de cada módulo, haciendo posible los análisis demográficos básicos como: (1) iteración de la matriz de proyección (2) estimación de λ (3) desarrollo de los análisis de sensibilidad y elasticidad, (Mc Graw y Garbutt, 1990).

Los análisis de demografía modular pueden presentar cierta desventaja en cuanto a que la estructura utilizada para estudiar la demografía no esté correlacionada con la biomasa, sin embargo

presentan ciertas ventajas que hacen que esta técnica sea utilizada en estudios tanto poblacionales como de crecimiento, a saber:

(1) debido a que el crecimiento es medido mediante la producción de hojas, tallos, etc la variación fisiológica puede ser descrita directamente de la variación en la tasa de crecimiento (2) las mediciones se pueden hacer en el campo sin recurrir a medidas únicas y destructivas (3) el tamaño de la muestra puede ser 2 ó 3 veces mas grande que en el análisis de crecimiento convencional (por peso seco), disminuyendo el error estandar de las mediciones e incrementando el poder de detectar diferencias estadísticas entre grupos de plantas (4) la densidad de las plantas se mantiene igual o varia naturalmente ya que no se hacen cosechas destructivas (5) el número de módulos puede ser más relevante que la biomasa en cuanto a desempeño ecológico (6) permite seguir el proceso de crecimiento a través del tiempo, por ser un proceso no destructivo (Harper, 1980).

Dada las ventajas que presenta utilizar el modelo matricial para el análisis de crecimiento poblacional se plantea en el siguiente trabajo el estudio de *Salvia mexicana* en el Parque Ecológico de la Ciudad de México. En éste se pretende comparar el crecimiento de la especie, mediante el modelo matricial, así como analizar la dinámica de sus ramas en dos sitios cuyas condiciones físicas y biológicas difieren significativamente.

Muchos son los trabajos realizados con el género *Salvia*, pero existen pocos relacionados con los aspectos poblacionales y de crecimiento del género (Fowler y Antonovics, 1981; Gray, 1983; Gray y Schlesinger, 1983; Antonovics y Fowler; 1985; Shaw y Antonovics, 1986). Este trabajo intenta contribuir al conocimiento del comportamiento poblacional de *Salvia mexicana* para entender los procesos ecológicos naturales en que participa, generando así un mayor conocimiento acerca de las especies importantes dentro del Parque Ecológico de la Ciudad de México.

1.1 Objetivos

- 1) Describir las principales características demográficas de *Salvia mexicana* a nivel de individuos y a nivel modular con base en el análisis del comportamiento de las ramas.
- 2) Comparar la demografía de la especie que crece en dos comunidades diferentes con características ambientales contrastantes y vegetación dominante diferente.
- 3) Describir y comparar, a lo largo de un año, la dinámica de natalidad y mortalidad de las ramas de *Salvia mexicana* en cada uno de éstos sitios contrastantes.

1.2 *Salvia mexicana* L. (Labiatae)

Salvia mexicana es una planta herbácea perenne o arbustiva, de 50cm a 3m de alto; tallo por lo general aplicado, blanco, tomentoso; peciolo de 1 a 10 cm de largo; hojas ovadas, de 6 a 18 cm de largo y de 2.5 a 12 cm de ancho, agudas o a menudo acuminadas en el ápice, cuneadas y a menudo oblicuas en la base, densamente blanco-tomentosas en la juventud, casi glabrescentes con la edad; flores tubuladas azules de 2.4 a 4.3 cm de largo, pilosas en general, dispuestas en inflorescencias terminales y laterales (fig. 1.2.1).

La especie es ampliamente distribuida en el Valle de México a una altitud de 2250-3000 msnm, en pastizales, bosques de *Quercus* y de *Pinus*. También se le encuentra desde Sinaloa hasta Veracruz y Oaxaca (Rzedowski y Calderón, 1985). Rzedowski (1991) reconoce al género *Salvia* como típico de las regiones montañosas de México con clima semihúmedo y fresco, donde considera que ha evolucionado, conociéndose aproximadamente 300 especies.

En el Parque Ecológico de la Ciudad de México *Salvia mexicana* crece comúnmente en el borde del bosque de encinos, aunque ocasionalmente se le encuentra en la parte perturbada (por asentamientos humanos irregulares) del matorral xerófilo (Soberón *et al.*, 1991).

Las inflorescencias emergen durante el otoño, en el mes de noviembre, y su producción se prolonga hasta finales de este mes (obs pers.). La maduración de los frutos es muy rápida, al igual que en otras especies del mismo género, y muy probablemente le ocupe tres semanas como en *Salvia lyrata* (Shaw y Antonovics, 1986). Cada flor produce un máximo de cuatro semillas y estas se dispersan cuando los cálices secos de las flores son perturbados, cayendo la semilla. En el mes de junio se registró la emergencia de plántulas.

Los individuos de *Salvia mexicana* son fáciles de identificar pues crecen como "rosetas" discretas mediante la acumulación de ramas que convergen hacia un punto de inserción con el suelo. La fecundidad de los individuos puede determinarse fácilmente sin necesidad de destruir la

infrutescencia. A simple vista es posible determinar cuantas semillas se abortaron y cuantas son viables.

El modelo de Rauh como lo describe Hallé *et al.* (1986) es el que más se asemeja a la forma de crecimiento de cada rama primaria. Sin embargo, determinar el modelo arquitectónico de las plantas herbáceas resulta difícil dado que estas pueden presentar gran variación morfológica que hace difícil encasillarlas en algún modelo de los establecidos para árboles (Bell, 1991).

Salvia mexicana es una especie simpodial que crece por la acumulación de ramas plagiotrópicas, las cuales convergen en un rizoma. A estas ramas les denominamos **ramas de primer orden o primarias** y representan la unidad de crecimiento básico en la especie. Su forma de crecimiento asemeja a los "macollos" que forman algunos pastos. De la unidad de crecimiento básico emergen ramas plagiotrópicas con crecimiento opuesto que se extienden hacia la periferia, distribuyéndose en órdenes sucesivos. De esta manera cada rama primaria tiene **ramas de segundo orden, tercer orden, cuarto orden etc** (fig. 1.2.2). Las inflorescencias para todos los órdenes de ramas son terminales.

1.3 Lomas del Seminario

1.3.1 Antecedentes

El 28 de junio de 1989 se expropiaron 728 ha en la parte media de la serranía del Ajusco, en las cercanías del sitio conocido como Lomas del Seminario creandose entonces el llamado Parque Ecológico de la Ciudad de México. Este lugar se encuentra ubicado entre los 19° 14' y 19° 18' de latitud norte y 99° 15' y 99° 10' de longitud oeste entre las cotas altitudinales de 2400 a 2800 msnm (Soberón *et al.*, 1991; Cabrera, 1995). El parque constituye una zona importante de recarga de mantos acuíferos y un "pulmón" potencial para la ciudad de México. En 1989 el lugar fue severamente perturbado por la invasión de predios , dicho asentamiento irregular fue conocido como "Lomas del Seminario". Durante ese tiempo fueron fuertemente afectadas 200 ha de la vegetación



Figura 1.2.1. *Salvia mexicana* L. Planta de edad madura, plenamente ramificada. Aspecto general (dibujo de Carlos Martorell)

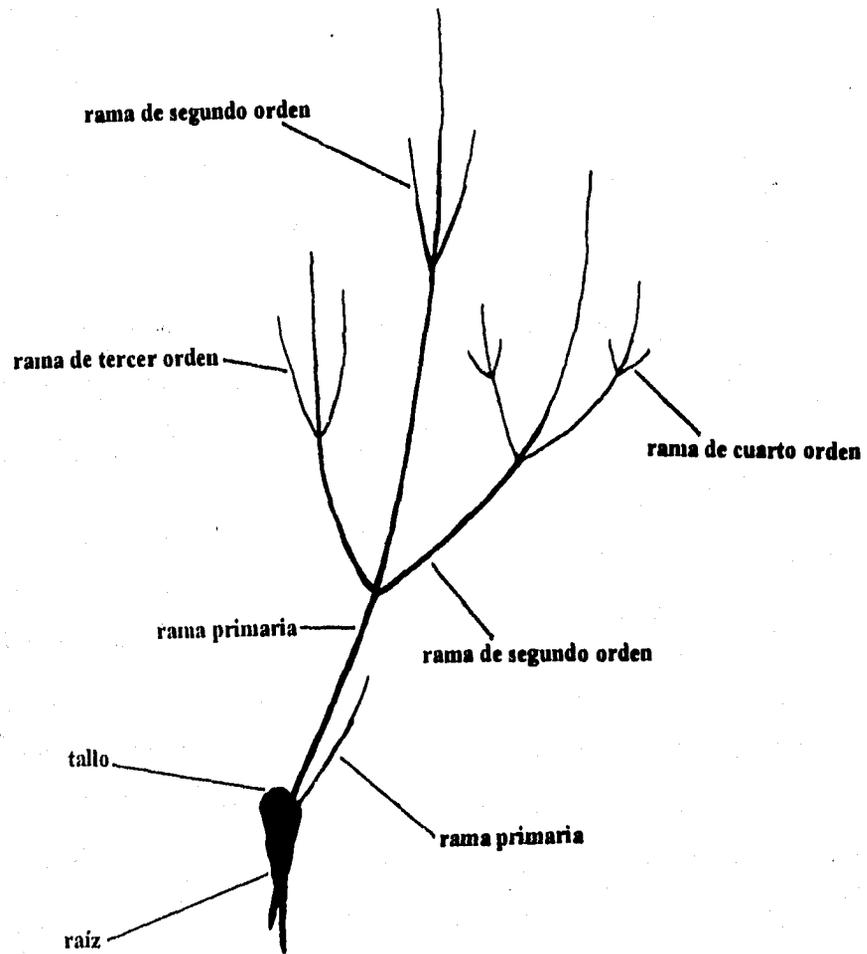


Figura 1.2.2. Forma de ramificación de *Salvia mexicana*, mostrando la nomenclatura utilizada a lo largo del presente estudio (dibujo de Carlos Martorell)

natural, principalmente los matorrales xerófilos y el bosque de encinos. Actualmente el Parque Ecológico de la Ciudad de México se encuentra rodeado por diversas colonias de reciente creación como la Primavera, Verano, 2 de Octubre, Paraje 38 y Tepeximilpa. Dichas colonias ejercen una constante presión sobre el parque por la tira de basura, pastoreo, extracción de rocas, leña, cactáceas, orquídeas, nopales, hierbas y la cacería y captura de aves y mamíferos (Cabrera, 1995).

Dado lo anterior se firmó un convenio entre el Departamento del Distrito Federal y la UNAM para proceder a la restauración ecológica del lugar. Jorge Soberón *et al.* (1991) realizaron un estudio preliminar de la zona en una superficie de 70ha donde antiguamente se encontraba el asentamiento de "Lomas del Seminario". En él se reportaron algunos datos cuantitativos referentes al suelo, estructura de la vegetación y faunística de ciertos grupos claves proponiéndose, posteriormente, el estudio detallado de las especies que podrían ser importantes para la restauración.

1.3.2 Descripción del sitio de estudio

La zona expropiada tiene un origen volcánico, y en ella existen dos unidades geológicas que se superponen. La primera corresponde a la formación de Chichinautzin del Pleistoceno-Holoceno. Las actividades de los volcanes Xitle, Xicontle, y Cuazontle formaron una gruesa capa de lava que cubrió 80 km² al suroeste del D.F (Enciso de la Vega, 1994) y que se conoce actualmente como Pedregal de San Angel. La segunda unidad geológica pertenece a la formación de las Cruces, del Plioceno, (Schmitter, 1994) siendo ésta la formación más antigua (8 millones de años aproximadamente). La formación Chichinautzin cubrió parte de la formación anterior, donde ya se encontraba un suelo bien desarrollado, dando origen a un patrón sumamente heterogéneo y continuo de sustratos para la vegetación (Soberón *et al.*, 1991).

La fauna y la vegetación son ricas y variadas por las pronunciadas pendientes, lo heterogéneo del sustrato y la cercanía a la parte sur de la Cuenca del Balsas. El clima de la zona es templado subhúmedo con lluvias en verano (García, 1973) y su precipitación promedio es de alrededor de 1000 mm anuales. El periodo más caluroso es entre marzo y mayo y el más lluvioso entre junio y

agosto (Soberón *et al.*, 1991).

Soberón *et al.* (1991) reconocen en "Lomas del Seminario" dos tipos principales de vegetación:

1) El bosque de encinos, que se divide en dos zonas, con base en el grado de desarrollo del suelo y la antigüedad del sustrato volcánico.

- Bosque denso que ocupa una superficie discontinua de 10 ha, encontrándose establecido en suelos bien formados. Dominan las especies de *Quercus rigosa* y *Quercus laurina* con una densidad calculada de 800 árboles por hectárea (Soberón *et al.*, op cit).

- Bosque abierto o borde de bosque que conforma las transiciones entre el bosque denso y los matorrales ocupa unas 10.4 ha y se establece en las partes con suelos volcánicos superficiales con algún grado de desarrollo, creciendo a su alrededor el matorral xerófilo. El sitio está dominado por *Quercus rigosa* que puede alcanzar una densidad de 150 árboles por hectárea (Soberón *et al.*, op cit). A nivel de estrato arbustivo y herbáceo encontramos un gran número de especies como *Verbesina virgata*, *Eupatorium glabratum*, *Senecio praecox*, *Sedum oxypetalum*, *Bacharis conferta* y el maguey *Agave ferox*. El estrato herbáceo está representado por *Penstemon roseus*, *Dahlia merckii*, *Bouvardia ternifolia*, *Salvia mexicana*, *Begonia gracilis*, *Gnaphalium oxyphyllum* y *Sprekelia formosissima* entre otras.

2) El matorral xerófilo, se divide con base en el grado de conservación distinguiéndose un:

- Matorral conservado; dominado por *Sedum oxypetalum*, la "siempreviva", es la vegetación que probablemente cubría la zona perturbada. Encontramos también *Senecio praecox* y *Agave sp.*

- Matorral perturbado es la vegetación más común en el parque. Se caracteriza por ser una vegetación baja, poco densa, sin encinos. La vegetación más alta la conforman los Tepozanes (*Buddleia sp*) y *Dodonea viscosa*, con algún encino ocasional. Se desarrolla sobre las partes menos expuestas (grietas, hoyas, zanjas, cañadas) de las tobas volcánicas. En época de lluvias predominan las plantas ruderales de la familia de las compuestas. Es probablemente la vegetación secundaria

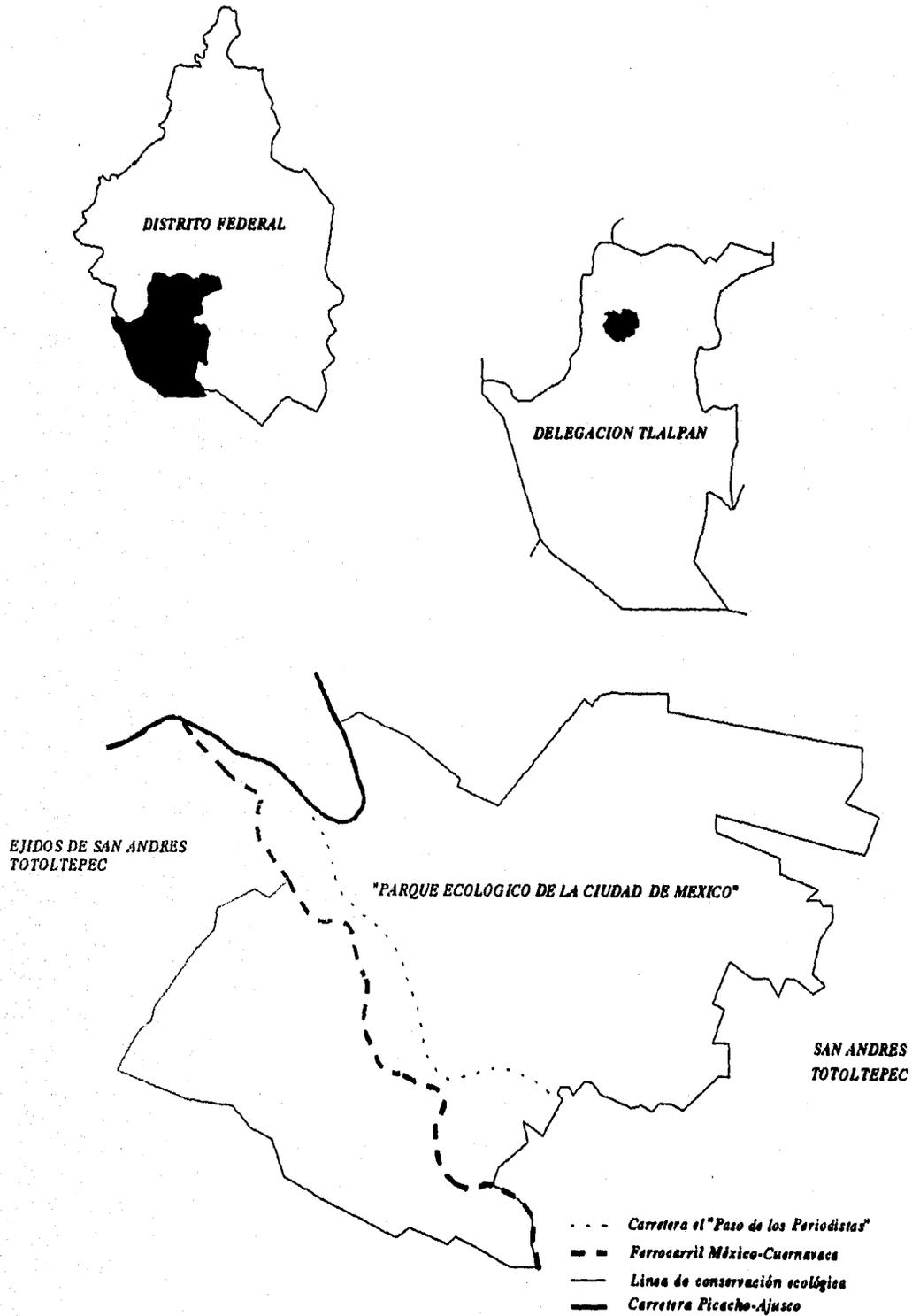


Figura 1.3.1. Ubicación del Parque Ecológico de la Ciudad de México (Dibujo de Margarita Ocampo Cázares)

asociada a la perturbación del matorral de *Sedum*. Ocupa unas 50 ha aproximadamente.

Soberón et al. (op cit.) reconocen que hay ciertas especies más abundantes en cada tipo de vegetación nombrándolas especies "indicadoras". *Salvia sp* se reconoce como indicadora del bosque denso, y conjuntamente con *Sedum oxypetalum*, del bosque abierto. Esta última es a su vez indicadora del matorral original, mientras que en el matorral perturbado no se encuentra ninguna de las anteriores.

El "Tepozán" (*Buddleia sp*) no es propio de algún tipo de vegetación, pero es una especie característicamente secundaria, indicadora de perturbación, por lo que posiblemente juegue un papel importante en las primeras etapas de la sucesión

El conocimiento poblacional de estas especies es una herramienta que ayudará a entender los procesos ecológicos naturales y sugerir así acciones inmediatas para el manejo del parque. En relación a lo anterior es que se planteó el estudio poblacional de *Salvia mexicana*, pues es uno de los géneros que se reportan como importantes dentro de la vegetación del lugar y como especie se distribuye básicamente en el borde del bosque o bosque abierto de encinos, pero se le encuentra ocasionalmente en el matorral xerófilo perturbado.

2. METODOLOGÍA

2.1 Elección de los sitios de trabajo

Para la elección de los sitios de trabajo se hicieron recorridos a lo largo de diferentes zonas del Parque Ecológico. En éstos se observaron manchones dispersos de *Salvia mexicana* en algunas partes del matorral perturbado, algunos individuos creciendo solitariamente dentro del bosque de encinos y una franja mas extensa de ésta especie en el borde de bosque que colindaba con las terrazas, es decir, en una transición abrupta entre el bosque de encinos y una parcela agricola abandonada.

Se seleccionó un manchón de *S. mexicana* en el matorral perturbado y otro en el borde del bosque de encino que colinda con las terrazas, donde la especie fue considerada como indicadora de esta asociación vegetal (Soberón et al., 1991). El Parque Ecológico de la Ciudad de México es un lugar en donde la gente ajena a los proyectos de investigación que ahí se realizan puede pasar fácilmente, por lo que se eligieron sitios que fueran de difícil acceso o poco evidentes para las personas que transitan por los caminos del parque. Ambos sitios contrastan en una gran cantidad de condiciones ambientales y biológicas, permitiéndonos comparar la dinámica poblacional en diferentes hábitats.

El borde de bosque, que denominaremos **BB**, es la transición entre el bosque denso y los matorrales de *Sedum oxypetalum*, así como las terrazas, que son parcelas de cultivo abandonadas y se caracterizan por presentar una vegetación herbácea compuesta principalmente por gramíneas, acantáceas, compuestas, malváceas, crucíferas y leguminosas de tamaño pequeño (Soberón et al., 1991). El **BB** se encuentra dominado por árboles de *Quercus. sp.* presentando suelos profundos y ricos en hojarasca.

El matorral perturbado, que denominaremos **MP**, está dominado principalmente por *Buddleia* sp. (Tepozán) que es una especie arbórea que coloriza fácilmente sitios perturbados, así como por *Dodonea viscosa* con algún encino ocasional. En época de lluvias predominan las flores de plantas ruderales de la familia de las compuestas. El suelo es básicamente roca basáltica proveniente de la lava volcánica que emanó de la erupción del Xitle, por lo que son suelos rocosos con alguna que otra hondonada donde se acumula algo de suelo.

2.II Marcaje y Censos

El trabajo inicio en diciembre de 1992 concluyendo en enero de 1994. En el **MP** se marcaron con etiquetas de "dymo" todos los individuos que conformaban al manchón de *Salvia mexicana*. En el **BB** la especie se distribuye a lo largo de una franja muy amplia y compacta, la cual se extiende casi en su totalidad cerca de uno de los caminos del Parque Ecológico. Por lo anterior, se eligió un sitio que estuviera suficientemente alejado del camino y con una densidad de plantas relativamente baja. Así, se tomó la precaución de poder transitar por el sitio sin lastimar las ramas. En este sitio se marcaron de igual manera, todos los individuos que se encontraron a partir del punto donde arbitrariamente se eligió iniciar el censo deteniendo éste cuando se había contabilizado aproximadamente el mismo número de individuos que en el **MP**.

Con base en la forma de los individuos se decidió que las ramas primarias así como las ramas de segundo orden, tercer orden etc (ramificaciones posteriores de las ramas primarias) eran una buena manera de aproximarse a los patrones de crecimiento y aprovechamiento de los recursos del medio así como a la asignación de recursos a las estructuras vegetales (Mc Graw y Antonovics, 1983; Bell, 1991).

A todos los individuos identificados desde la primera evaluación se les marcaron las ramas primarias vivas que se encontraron en cada censo con etiquetas de "dymo", lo que permitió evaluar la

supervivencia y la producción de este tipo de ramas. Las ramas vivas de segundo orden, tercer orden etc. de cada rama primaria fueron marcadas con pintura de aceite y un pincel, cuidando no pintar donde estuviera el meristemo (figura 2.1). En cada censo se utilizó un color diferente por lo que se sabe cuando nació y murió cada rama y, por tanto, se puede evaluar también el crecimiento de los individuos en términos de sus ramificaciones posteriores.

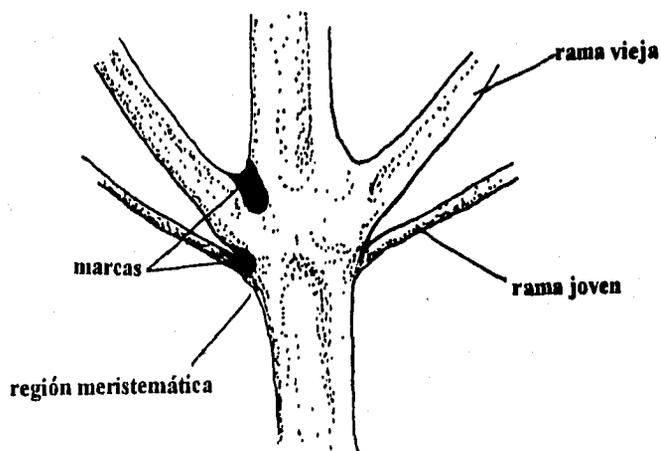


Figura 2.1. Detalle del marcaje de las ramas con pintura de aceite.

Debido a que marcar las ramas de segundo orden, tercer orden etc. requería de mucho tiempo, se eligieron al azar 28 individuos en los cuales se les marcaron estas ramas.

En el primer censo se evaluó la altura y cobertura de los individuos de cada sitio, midiendo desde la base hasta la rama más alta y el diámetro mayor. Con los datos anteriores y a fin de darnos una idea inicial del tamaño de los individuos y de si había diferencias significativas entre zonas, se aplicó una prueba estadística de "t de Student". Las evaluaciones posteriores se hicieron bimestralmente y en ellas se registró:

- El número de ramas primarias vivas y muertas, marcándose las ramas nuevas. También se contaba el número de inflorescencias (si es que había) por rama primaria.
- En los 28 individuos elegidos para el seguimiento de las ramas de segundo orden, tercer orden etc. se contaba el número de ramas de este tipo vivas y muertas, marcándose con el color correspondiente a ese censo las ramas nuevas, además de censar también las ramas primarias y el número de inflorescencias.

2.III Establecimiento de categorías de tamaño

El análisis demográfico se efectuó a dos niveles, uno en el que se considera a cada rama primaria como el objeto de estudio y se analiza el crecimiento individual de cada una de ellas estableciendo categorías que se basan en el número de ramificaciones posteriores (segundo orden, tercer orden etc.) de cada rama primaria. A estas ramificaciones se les denominó de **tipo II** porque no nos interesaba separar entre ramas de cada orden sino únicamente requeríamos el número total de éstas. El análisis demográfico también se efectuó a nivel de los individuos analizando su crecimiento con base en el número de ramas primarias (Cuadro 2.1).

El intervalo entre las categorías no aumenta de manera constante, mas bien lo hace exponencialmente. Lo anterior se debe a lo observado en el campo, pues pensamos que fenotípicamente se observa más diferencias entre individuos de pocas ramas primarias que entre individuos que tienen un gran número de éstas. Para ser consistentes con lo anterior el intervalo de las categorías para las ramas primarias como la unidad de estudio aumenta exponencialmente.

En las figuras 2.2, 2.3, 2.4 y 2.5 se muestran los ciclos de vida de *Salvia mexicana* para cada caso.

CATEGORÍAS				
No. de categoría	Individuo		No. de categoría	Rama primaria
1	1-2 ramas primarias		1	0-2 ramas tipo II
2	3-5		2	3-8
3	6-11		3	9-20
4	12-23		4	21-44
5	24-47		5	45-92
			6	93-188

Cuadro 2.1 Categorías de tamaño para individuos y ramas primarias como la unidad de análisis. Las categorías para individuos están hechas con base al número de ramas primarias y para el estudio de la dinámica poblacional de las ramas primarias las categorías se construyeron con base al número de ramas de tipo II que emergen de ellas(número total de ramas de todos los órdenes).

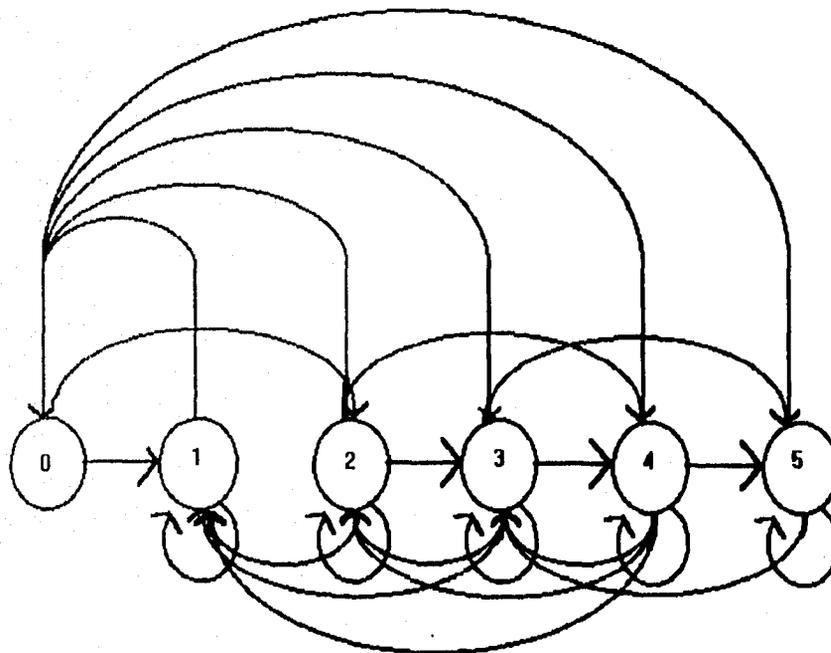


Figura 2.2 Ciclo de vida de los individuos del BB. Las líneas en la parte superior muestran las contribuciones por fecundidad. Por debajo de las anteriores se reportan las transiciones.

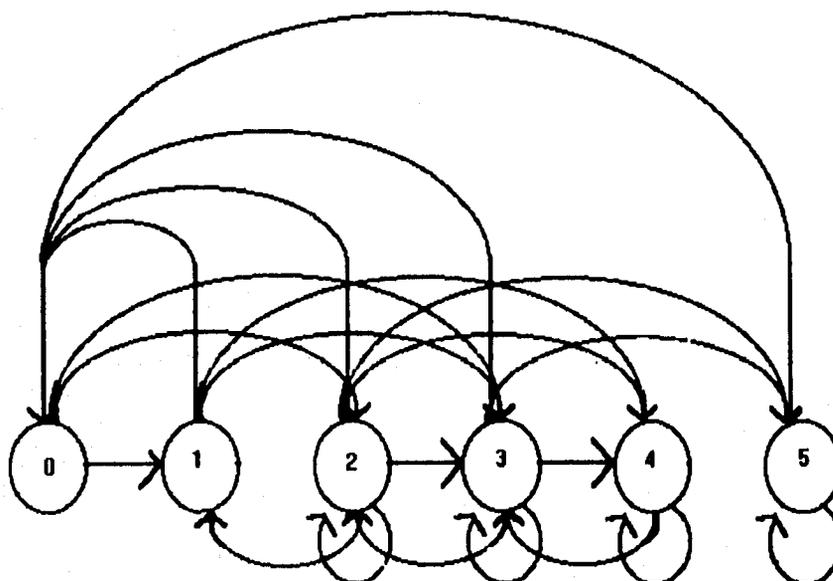


Figura 2.3 Ciclo de vida de los individuos del MP. Las líneas en la parte superior muestran las contribuciones por fecundidad. Por debajo de las anteriores se reportan las transiciones.

2.IV Evaluación de la supervivencia de individuos de la categoría 0

En diciembre de 1992, al iniciar este trabajo, se buscó reunir una muestra de 100 plántulas en cada sitio para evaluar su supervivencia mensual. En la literatura se define a una plántula como un individuo que todavía conserva los cotiledones (Foster y Gifford, 1974). En condiciones de laboratorio las plántulas de *Salvia mexicana* conservan sus cotiledones durante tres semanas aproximadamente (Rosálva Vásquez com.pers.), sin embargo ninguno de los individuos pequeños encontrados en el campo presentaba tales estructuras, por tanto, el criterio de selección fue escoger aquellos individuos que medían menos de 5 cm. y carecían de ramas de tipo II. A estos últimos se les denominó individuos del estadio 0 ó categoría de tamaño 0 y no plántulas.

La selección de los individuos de esta categoría no fue al azar, puesto que fue difícil encontrar organismos con las características mencionadas. Estos se marcaron con banderitas que se insertaban

al lado del individuo del estadio 0 para no tener que manipularlos al tratar de poner etiquetas de "dymo".

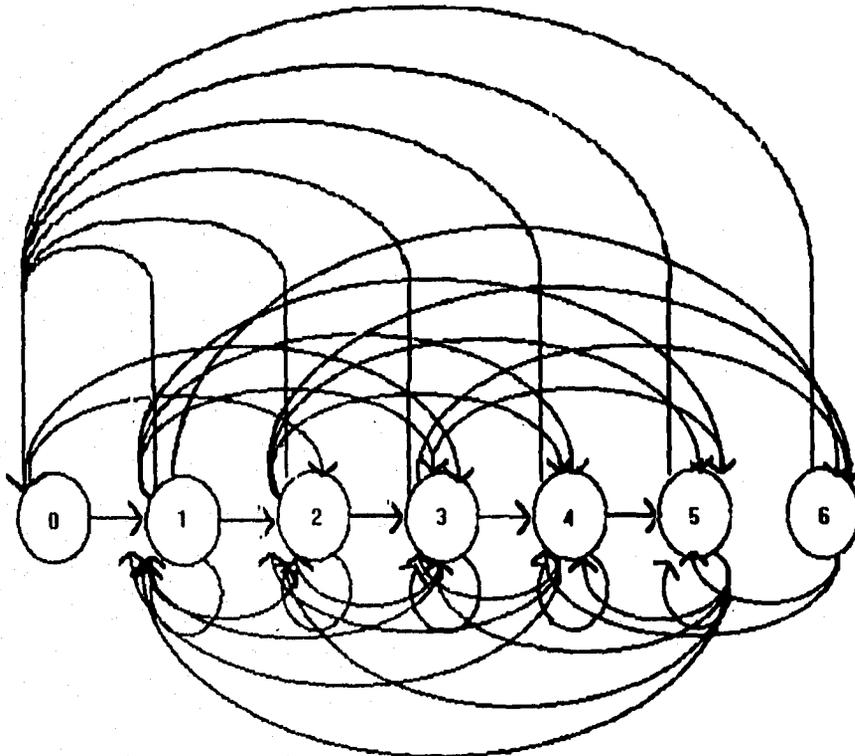


Figura 2.4 Ciclo de vida de las ramas primarias del BB. Las líneas en la parte superior muestran las contribuciones por fecundidad. Por debajo de las anteriores se reportan las transiciones.

En el mes de junio de 1993 en el *MP* murieron todos los organismos marcados y en el *BB* solo quedaban cuatro por lo que se decidió seleccionar otra muestra de 200 individuos de esta categoría en cada zona que acababan de emerger durante la época de lluvias, siguiendo su supervivencia hasta enero de 1994. Ningún individuo presentaba cotiledones así que la elección fue bajo el mismo criterio

que la muestra anterior. Con los datos obtenidos, se evaluó la supervivencia mensual de cada una de las muestras obtenidas a lo largo del año.

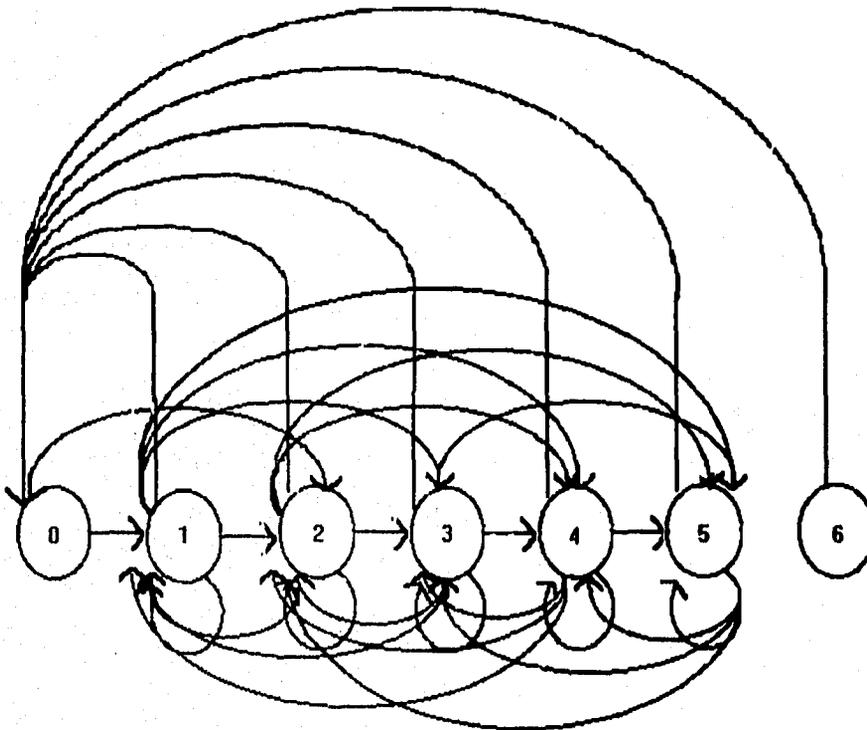


Figura 2.5 Ciclo de vida de las ramas primarias del *MP*. Las líneas en la parte superior muestran las contribuciones por fecundidad. Por debajo de las anteriores se reportan las transiciones.

En la muestra de 200 individuos también se evaluó el número de ramas primarias y de tipo II producidas por cada uno a lo largo del tiempo, por lo que estos últimos fueron utilizados para obtener las probabilidades de transición en las matrices de proyección poblacional de la categoría 0 a otras categorías. Para completar la parte del año que no se tiene de esta muestra (enero a junio) se asumió que por coincidir mas o menos con la época de sequía los individuos de la categoría 0 no habrían

crecido (añadiendo ramas primarias o de tipo II). Cada probabilidad de transición de la matrices de proyección poblacional obtenida de la muestra de 200 individuos se multiplicó por la probabilidad de supervivencia en los primeros seis meses del año de la muestra de 100 individuos del estadio 0.

2.V Reclutamiento de individuos del estadio 0

En el mes de octubre se realizó un muestreo para evaluar el reclutamiento de individuos de la categoría 0 (pues no se encontraron organismos con cotiledones) a la población, una vez que acababa de pasar la época de lluvias, periodo en el que germinan las semillas y emergen las plántulas.

A fin de realizar el muestreo, se midió el área que ocupaba la población de *S. mexicana* en ambos sitios, se subdividió en cuadros de 40 x 40 cm. y se eligieron al azar el 10% del total de éstos, contándose en cada cuadro el total de individuos de la categoría 0. Con los datos anteriores y mediante una regla de tres se estimó el número de individuos de la categoría 0 reclutados en el área total.

2.VI Estimación del número de flores y semillas promedio por categoría

a) Estimación del número de flores

En noviembre de 1992, al iniciarse este trabajo, se colectaron al azar 50 inflorescencias, 25 en el *BB* y 25 en el *MP*. Se cuantificó el número de verticilos por inflorescencia, el número de flores por verticilo y se midió la longitud de la inflorescencia.

Con diferentes combinaciones de estas variables se hizo una serie de regresiones, buscando aquella que mejor predijera el número total de flores por inflorescencia. Las variables que mejor se ajustaron

al modelo de regresión ($r^2 = 0.9588$) fueron, la longitud de la inflorescencia junto con el número total de flores en el tercer verticilo.

Para calcular el número promedio de flores producidas en la población de estudio tanto para individuos genéticos como para las ramas primarias, en noviembre de 1993 se eligieron al azar 50 ramas primarias en cada zona, lo cual representó aproximadamente un 10% del total de ramas por sitio. En las inflorescencias de cada rama seleccionada se midieron las variables antes mencionadas para estimar el número de flores totales en cada una de ellas. En la elección de las 50 ramas primarias se cometió un error al no seleccionar ramas que representaran a todas las categorías de tamaño en cada sitio por tanto no se tienen datos suficientes para calcular el número promedio de flores en algunas categorías tanto a nivel de individuos como de ramas primarias.

En las categorías faltantes se intentó interpolar el número de flores promedio mediante un análisis de regresión en el que se correlacionaba el número de flores para las categorías si representadas y la categoría de tamaño.

Tanto en el *MP* como en el *BB* para individuos como la unidad de estudio la regresión no fue significativa ($r^2 = 0.14\%$ y $p = 0.799$ en el *MP*; y $r^2 = 5.4\%$ y $p = 0.104$ para el *BB*) lo que implica que es igual calcular el número de flores mediante el modelo de regresión o sacando un promedio del número de flores de las categorías que sí se estimaron en el campo.

Para las ramas primarias como el objeto de estudio la regresión fue significativa, utilizándola entonces para estimar el número de flores promedio en las categorías faltantes ($r^2 = 30.22\%$ y $p = 0.00004$ para el *MP*; y $r^2 = 30.14\%$ y $p = 0.00004$ para el *BB*).

b) Estimación del número de semillas

El número promedio de semillas se calculó a partir de una muestra de 100 flores por sitio. Estas fueron elegidas al azar y en ellas se contaba directamente el número de semillas. Lo anterior es posible, dado que a simple vista y sin destruir la flor se pueden observar el número de semillas

viabiles y abortadas (Shaw y Antonovics, 1986). Con estos datos se calculó el número de semillas que en promedio produjeron las flores de cada zona. Para estimar el número promedio de semillas de cada categoría, se multiplicó el número promedio de semillas que produjeron las flores de cada zona por el número promedio de flores que generó cada categoría. El número promedio de semillas por categoría no se utilizó como valor de fecundidad en la matriz, ya que en el campo no se estimó cual era la probabilidad de que una semilla diera origen a una plántula.

c) Estimación de la fecundidad para el modelo matricial

Para estimar la fecundidad se encuentran en la literatura dos métodos distintos. El primero establece unidades experimentales distintas para estimar producción y banco de semillas, así como porcentajes de germinación. El otro enfoque consiste en estimar la fecundidad en términos de reclutamiento 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).

En este trabajo se utilizó el segundo criterio pues no se tienen datos para calcular la fecundidad a partir del primero. Se determinó que el esfuerzo reproductivo total que hizo cada categoría se mediría con base en el número de flores totales que produjo (estimado usando la longitud de la inflorescencia y número de flores en el tercer verticilo, como ya se explicó) (a) para posteriormente estimar la contribución proporcional por categoría al esfuerzo reproductivo total (b). Concluido lo anterior se asignó el número de individuos de la categoría 0 reclutados (por ejemplo, en el caso del *BB* fue de 1374.4), a las categorías con base en su esfuerzo reproductivo proporcional a partir del producto entre (b) y el número de individuos de la categoría 0 reclutados (ej: 1374.4 para el *BB*) (c) posteriormente se dividió lo anterior entre el número de individuos de cada categoría al tiempo t (d) obteniendo así la fecundidad promedio por categoría (e) que se ubica en el primer renglón de la matriz de proyección poblacional. En el cuadro 2.2 se muestra un ejemplo de como se calculó la fecundidad de la matriz de proyección poblacional para individuos en el *BB*.

Total	categoría				
	1	2	3	4	5
(a) 211845.7	9760	43700.67	118543.81	29482.53	10358.68
(b) 1	0.0461	0.2063	0.5595	0.1392	0.0489
(c) 1374.4	63.36	283.54	768.9768	191.3179	67.2086
(d) n (t) 94	10	30	37	13	4
(e)	6.33	9.45	20.78	14.71	16.8

Cuadro 2.2 Estimación de los valores de fecundidad por categoría (e) que se ubican en el primer renglón de la matriz de proyección poblacional, mediante los reclutamientos asignados en base al esfuerzo reproductivo proporcional. (a) número de flores producidas, (b) contribución proporcional al esfuerzo reproductivo total, (c) número de individuos reclutados a la categoría 0, (d) número de individuos de cada categoría, (e) fecundidad promedio por categoría.

2.VII Condiciones micro ambientales

En el mes de julio se tomaron muestras de suelo en ambas zonas. Se eligieron al azar cinco de los individuos de *Salvia mexicana* marcados en cada sitio y a 30cm de estos se extrajo una muestra de suelo de aproximadamente 10x10x5 cm.. El análisis edafológico fue realizado por Cultivos y Suelos S.A. quienes determinaron:

- Color
 - pH
 - Concentración de sales
 - Materia orgánica total (% Carbón)
 - Materia orgánica (%) W-B
 - Arcilla %
- Capacidad de retención:
- Intercambio iónico
- Tipo de suelo :
- Arena fina que pasa por el tamiz de 40 mallas %

- Limo % y Textura

Elementos mayores, asimilables y elementos solubles (ppm):

- Nitrógeno nítrico

- Nitrógeno amoniacal

- Nitrógeno total

- Fósforo en medio ácido o neutral

- Fijación de fósforo

- Potasio

En el *MP* la profundidad de la muestra fue mayor debido a que el suelo es muy rocoso y era difícil juntar una cantidad suficiente.

A fin de determinar las posibles diferencias entre los parámetros edafológicos de cada sitio, se utilizó la prueba no paramétrica de "Mann-Whitney" (Conover, 1980), dado que las varianzas de la muestras difirieron significativamente y, consecuentemente, no se pueden analizar con una prueba paramétrica como la de "t de Student". Esta prueba equivale a la "t de Student" y compara las medias de dos poblaciones para ver si algún tratamiento tiene alguna diferencia respecto de la otra.

Los porcentajes de arena, arcilla y limo se graficaron en un diagrama triangular mediante el cual es posible determinar la textura del suelo (Buckman, 1970).

Las evaluaciones climáticas empezaron en agosto de 1993 y posteriormente se llevaron a cabo durante un día al mes en los meses de diciembre, febrero, marzo, mayo y junio; en éstos censos se tomaron datos de humedad, cantidad de radiación fotosintéticamente activa (entre los 630-760 nm) a 10 cm del suelo y a la altura del pecho, temperatura ambiental y temperatura del suelo. Los censos se iniciaban a las seis de la mañana registrándose datos cada hora hasta las seis de la tarde.

Los sitios muestreados corresponden a los dos principales tipos de vegetación que conforman el Parque Ecológico de la Ciudad de México, i.e, Bosque de Encinos y Matorral xerófilo incluyendo las dos variantes mencionadas en la sección 1.3 (matorral conservado dominado por *Sedum oxypetalum* y matorral perturbado) (Soberón, et al., 1991).

Los datos se tomaron en tres puntos diferentes de cada una de las zonas anteriormente mencionadas y dentro de cada repetición se tomaron datos en 2 ó 3 micrositios contrastantes. En el matorral perturbado estos micrositios fueron aquellos con y sin *Buddleia sp*, en matorral de *S. oxypetalum* los datos se tomaron en sitios con cobertura vegetal y sin cobertura, en el bosque de encinos los micrositios fueron en el centro de las terrazas donde solo hay gramíneas, en el borde de bosque y dentro del bosque. La temperatura del suelo solo se tomó en el sitio en el que se decidió enterrar el termómetro desde el primer censo (Cuadro 2.3).

Para este trabajo sólo se utilizaron los datos que se obtuvieron de los sitios de bosque-micrositio borde de bosque y de los sitios de matorral perturbado-micrositio sin Tepozán; correspondientes a las zonas de trabajo. Con estos datos se realizaron una serie de gráficas (que se reportan en los resultados) utilizando promedios por horas y por meses para comparar las condiciones de luz, temperatura, humedad y temperatura del suelo entre el *BB* y el *MP*.

2.VIII Modelo matricial

Los datos obtenidos se analizaron con modelos matriciales. Se utilizaron matrices de Lefkovich cuya construcción se basa en la clasificación de los individuos por estadios a diferencia de las matrices de Leslie, que considera edades (Silvertown, 1993, Groenendael, 1988). La matriz de proyección se construyó con los datos del primero y último censo. Primero se obtuvo el número de individuos dentro de cada celda para posteriormente transformar estos datos en proporciones, con base en el total de individuos por columna, incluyendo en este total el número de muertes por categoría (van Groenendael, 1988; Silvertown y Lovett Doust, 1993).

En el caso del análisis poblacional de las ramas primarias la población pasa de una categoría a otra cuando incrementa o disminuye el número de ramas de tipo II. Por otro lado a la población de ramas primarias pueden incorporarse por crecimiento vegetativo nuevas ramas de primer orden, las

cuales empiezan a crecer añadiendo ramas de tipo II y transitando de una categoría a otra de la misma manera que lo hacen las ramas primarias que se marcaron desde el primer censo.

SITIO	REPLICA	MICROSITIO
Matorral Perturbado	Replica 1	Con Tepozán Sin Tepozán
Matorral Perturbado	Replica 2	Con Tepozán Sin Tepozán
Matorral Perturbado	Replica 3	Con Tepozán Sin Tepozán
Matorral de <i>S. oxypetalum</i>	Replica 1	Con cobertura vegetal Sin cobertura vegetal
Matorral de <i>S. oxypetalum</i>	Replica 2	Con cobertura vegetal Sin cobertura vegetal
Matorral de <i>S. oxypetalum</i>	Replica 3	Con cobertura vegetal Sin cobertura vegetal
Bosque de Encinos	Replica 1	Terraza Borde de Bosque Dentro del Bosque
Bosque de Encinos	Replica 2	Terraza Borde de Bosque Dentro del Bosque
Bosque de Encinos	Replica 3	Terraza Borde de Bosque Dentro del Bosque

Cuadro 2.3 Sitios de toma de datos ambientales en el Parque Ecológico de la Ciudad de México, con sus respectivas réplicas. Se midió la humedad, cantidad de radiación fotosintéticamente activa (entre los 630-760 nm), temperatura ambiental y temperatura de suelo. Los censos se realizaron durante un día al mes de los meses de agosto y diciembre de 1993 y de febrero, marzo, mayo y junio de 1994. Empezando a las seis de la mañana y tomando datos cada hora hasta las seis de la tarde.

Por ello en cada celda de la matriz de proyección de las ramas primarias como el objeto de estudio, se encuentran combinadas las probabilidades de transición de las ramas de primer orden

presentes al iniciar este trabajo, con el número de ramas primarias nuevas que se incorporaron a la población y que fueron asignadas a cada categoría de la siguiente manera:

1) En cada individuo se obtuvo el total de ramas primarias nuevas en un año, asignándole a cada una su categoría de acuerdo al número de ramas de tipo II que produjo.

2) Se cuantificó el número de ramas primarias que se habían marcado desde el primer censo en cada individuo asignándoles también su categoría, para posteriormente transformar estos datos en la proporción de ramas en cada categoría por individuo.

3) Finalmente se le asignó a cada rama primaria marcada desde el inicio el número de ramas primarias nuevas de cada categoría (inciso 1) con base en la proporción calculada en el inciso (2).

Un ejemplo de esto lo podemos observar en el cuadro 2.4

El procedimiento mostrado en el cuadro 2.4 se repitió para cada individuo sumando posteriormente los resultados obtenidos en cada uno de ellos. Esta forma de crecimiento de la población de ramas primarias se ubica en la celda correspondiente de la matriz de proyección como se indica en la columna F del cuadro 2.4 y se suman al valor de probabilidad de transición que se ubique en esa celda de las ramas primarias marcadas desde el primer censo, quedando en cada celda de la matriz la combinación de ambos valores.

Individuo 1 del MP					
A Categoría	B No de ramas primarias viejas	C Proporción de ramas primarias	D No de ramas nuevas por categoría	E Asignación de D en base a C	F Ubicación de los valores de E en la matriz
1	1	0.02	25	$25 \times 0.02 = 0.5$ $25 \times 0.06 = 1.5$ $25 \times 0.28 = 7$ $25 \times 0.5 = 12.5$ $25 \times 0.13 = 3.2$	Celda 1.1 2.1 3.1 4.1 5.1

				$25 \times 0 = 0$	6.1
2	3	0.06	12	$12 \times 0.02 = 0.2$ $12 \times 0.06 = 0.7$ $12 \times 0.28 = 3.3$ $12 \times 0.5 = 6$ $12 \times 0.13 = 1.5$ $12 \times 0 = 0$	Celda 1.2 2.2 3.2 4.2 5.2 6.2
3	13	0.28	3	$3 \times 0.02 = 0.06$ $3 \times 0.06 = 0.18$ $3 \times 0.28 = 0.84$ $3 \times 0.5 = 1.5$ $3 \times 0.13 = 0.39$ $3 \times 0 = 0$	Celda 1.3 2.3 3.3 4.3 5.3 6.3
4	23	0.5	1	$1 \times 0.02 = 0.02$ $1 \times 0.06 = 0.06$ $1 \times 0.28 = 0.28$ $1 \times 0.5 = 0.5$ $1 \times 0.13 = 0.13$ $1 \times 0 = 0$	Celda 1.4 2.4 3.4 4.4 5.4 6.4
5	6	0.13	0	$0 \times 0.02 = 0$ $0 \times 0.06 = 0$ $0 \times 0.28 = 0$ $0 \times 0.5 = 0$ $0 \times 0.13 = 0$ $0 \times 0 = 0$	Celda 1.5 2.5 3.5 4.5 5.5 6.5
6	0	0	0	$0 \times 0.02 = 0$ $0 \times 0.06 = 0$ $0 \times 0.28 = 0$ $0 \times 0.5 = 0$ $0 \times 0.13 = 0$ $0 \times 0 = 0$	Celda 1.6 2.6 3.6 4.6 5.6 6.6

Cuadro 2.4 Asignación de las ramas nuevas de un individuo marcado en el MP, a las ramas marcadas desde primer censo (en éste mismo) en base a la proporción de estas, (A) Categoría a la que pertenecen las ramas primarias nuevas y "viejas" en el último censo, (B) número de ramas primarias de cada categoría que se marcaron en el primer censo y que aún siguen vivas (C) proporción de ramas primarias que se marcaron en el primer censo, en relación a B, (D) número de ramas nuevas en cada categoría (E) asignación de ramas nuevas por categoría en base a C, el resultado del producto representa el número de ramas nuevas que se le asignaron en promedio a cada categoría de rama primaria marcada desde el primer censo (F) ubicación de los valores de la columna E en la matriz de proyección, donde el valor de (i) representa la categoría a la que pertenece la rama nueva en el último censo y (j) es la categoría de tamaño que tiene la rama primaria "vieja" a la cual se le asignó.

2.VIII.1 Estimación del valor y los vectores propios dominantes derecho e izquierdo de la matriz de transición y fecundidad (λ , w , v respectivamente).

El vector w que representa la estructura estable de tamaños se obtiene multiplicando repetidas veces la matriz de transición y fecundidad por el vector de la población en t hasta que las proporciones que representan a cada categoría se estabilizan, éste proceso se conoce como iteración. La tasa finita de crecimiento (λ) se obtiene dividiendo $n(t)$ entre $n(t-1)$. El valor λ y los vectores propios de la matriz son siempre los mismos independientemente de los valores que tome el vector de la población al tiempo t .

Para iterar la matriz se utilizó el programa de computadora Excel.

El vector v , que demográficamente se interpreta como la distribución del valor reproductivo, se obtiene iterando de la misma manera que se hizo para obtener el vector w pero con la matriz de transición y fecundidad transpuesta hasta que las proporciones que representan a cada categoría se estabilizan.

2.VIII.2 Estimación de la matriz de sensibilidad y elasticidad

Para obtener la matriz de sensibilidad se multiplica primero:

$$v \times w' = [6 \times 6] = \text{producto matricial}$$

Seguidamente se multiplica:

$$w' \times v = [1 \times 1] = \text{producto punto}$$

La matriz de sensibilidad se obtiene dividiendo cada una de las entradas del producto matricial entre el producto punto:

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

Para obtener la matriz de elasticidad se divide cada entrada de la matriz de transición y fecundidad entre λ y se multiplica por su respectivo valor de la matriz de sensibilidad.

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

Los valores de las matrices de elasticidad por sitio se representaron en gráficas de superficie que nos permiten apreciar con mayor facilidad qué categorías contribuyen más y cuáles menos al valor de λ . Los valores de elasticidad de las matrices de individuos para ambos sitios fueron sumados y ubicados en un espacio triangular como lo proponen Silvertown *et al.* (1993). Estos autores dividen las matrices de elasticidad en seis grandes regiones que representan diferentes partes del ciclo de vida de las plantas:

- 1) Reclutamiento de semillas
- 2) Reclutamiento de plántulas
- 3) Crecimiento clonal
- 4) Retrogresión (decrecimiento)
- 5) Éstasis (permanencia en el mismo estadio)
- 6) Progresión a categorías superiores (crecimiento)

Las elasticidades son sumadas dentro de cada una de éstas seis regiones considerándose que 1+2 representan la fecundidad, 4+5 representan la supervivencia y 3+6 representan el crecimiento. Cada matriz se puede ajustar a este modelo teniendo únicamente cuidado de sumar los valores de elasticidad que correspondan a su componente biológico correcto (crecimiento, supervivencia y fecundidad) (Silvertown, *et al.*, 1993). En el cuadro 2.6 se muestra qué valores de elasticidad fueron sumados para cada componente biológico.

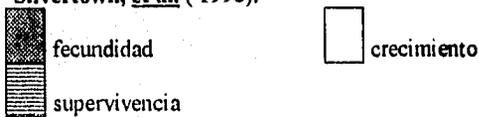
Los valores de elasticidad obtenidos para cada región de la matriz se ubicaron en un triángulo cuyos lados representan cada uno de los componentes biológicos antes mencionados, siendo posible observar la importancia de cada componente del ciclo de vida para λ .

Las elasticidades de las ramas primarias como la unidad de estudio no se graficaron en dicho triángulo, pues como se mencionó anteriormente, en cada celda de la matriz de proyección se

encuentran combinados la probabilidad de transición de las ramas primarias marcadas en la primera evaluación con el crecimiento vegetativo de ramas nuevas, por lo que en la matriz de elasticidad ya no es posible separar los valores que corresponden únicamente a la supervivencia y los que se refieren al crecimiento vegetativo por incorporación de ramas nuevas.

		$n(t)$					
		Categoría 0	1	2	3	4	5
$n(t+1)$	Categoría 0	e_{ij}					
	1	e_{ij}	e_{ij}	e_{ij}	e_{ij}	e_{ij}	e_{ij}
2	e_{ij}	e_{ij}	e_{ij}	e_{ij}	e_{ij}	e_{ij}	
3	e_{ij}	e_{ij}	e_{ij}	e_{ij}	e_{ij}	e_{ij}	
4	e_{ij}	e_{ij}	e_{ij}	e_{ij}	e_{ij}	e_{ij}	
5	e_{ij}	e_{ij}	e_{ij}	e_{ij}	e_{ij}	e_{ij}	

Cuadro 2.6 Se muestran las regiones de las matrices de elasticidad para individuos que fueron sumadas para obtener los valores que se grafican en un espacio triangular propuesto por Silvertown, et al. (1993).



2.IX Análisis de la dinámica de ramificación de los individuos de *Salvia mexicana*

2.IX.1 Natalidad y mortalidad de las ramas

En los 28 individuos elegidos para el seguimiento de la supervivencia de la ramas de segundo orden, tercer orden etc. se marcaron bimestralmente las ramas nuevas utilizando colores diferentes en cada censo. Con los datos anteriores fue posible analizar la dinámica poblacional de las ramas de *Salvia mexicana*, utilizando gráficas de natalidad y mortalidad acumuladas (White, 1980). Dichas gráficas expresan claramente el comportamiento de la población (en este caso de la población de

ramas de cada orden) a lo largo de un periodo de tiempo, pudiendo observarse diferencias en la forma de crecimiento entre sitios.

2.IX.2 Residuos Ajustados de Haberman

Mediante el método de Residuos Ajustados de Haberman (Greig Smith, 1983) se estimó cuales órdenes de ramificación (segundo orden, tercer orden, cuarto orden etc.) producían significativamente más los individuos de cada categoría. De esta forma se detectaron también diferencias en el crecimiento de los individuos entre sitios y por categorías.

2.X Análisis estadístico

Las pruebas estadísticas utilizadas en el análisis de los datos fueron las siguientes:

-Prueba de t de student que permite detectar diferencias entre los valores medios de dos poblaciones, para aplicar esta prueba las varianzas de las poblaciones deben de ser significativamente iguales y la distribución de ambas debe ser aproximadamente normal (Dowdy y Wearden, 1991). La prueba de t de student se utilizó para comparar el valor medio de la altura, cobertura y número de ramas vivas de la población de *Salvia mexicana* en ambas zonas y detectar si existían diferencias significativas entre sitios.

-La prueba de F detecta si existen diferencias significativas entre las varianzas de dos poblaciones. A menudo para poder aplicar algunas pruebas estadísticas como la t de student es necesario que las varianzas no difieran entre poblaciones (Dowdy y Wearden, 1991). Si ocurre lo anterior es necesario aplicar una prueba no paramétrica equivalente a la prueba paramétrica que se deseaba aplicar.

En este trabajo la prueba de F se utilizó para detectar si existían diferencias significativas entre las varianzas de los valores edafológicos, así se decidió que no era posible aplicar una prueba de t de student para comparar estos valores siendo necesario aplicar la prueba no paramétrica de Mann-Whitney.

-La prueba de Mann-Whitney permite comparar las variables x y y de dos poblaciones para detectar si existen diferencias significativas entre poblaciones. Es una prueba no paramétrica pues no requiere que los datos se distribuyan normalmente y permite que existan diferencias significativas entre las varianzas. Equivale a la prueba de t de student (Dickinson, 1971). La prueba de Mann-Whitney se utilizó para comparar los valores edáficos de ambas zonas dado que no fue posible utilizar la prueba de t de student pues las varianzas presentaban diferencias significativas.

-Mediante los Residuos Ajustados de Haberman es posible comparar registros de crecimiento o de formas de vida de organismos. Normalmente se tiene un registro del número de individuos que caen dentro de cada categoría establecida para cada caso (ej: características morfológicas o presencia/ ausencia de las mismas). Estos datos pueden ser comparados mediante un análisis con tablas de contingencia. Para calcular los Residuos Ajustados de Haberman es necesario obtener valores de χ^2 para cada celda. Si las variables de la tabla son independientes los residuos ajustados se distribuirán aproximadamente de manera normal con media en cero y varianza en uno (distribución de z), cualquier variable ajustada mayor de dos se considera que presenta diferencias significativas respecto a las demás variables (Greig Smith, 1983). Los Residuos Ajustados de Haberman se utilizaron para detectar si los individuos de cada categoría generaban significativamente más ramas de algún orden y así comparar la forma de crecimiento de los individuos de cada sitio.

3. RESULTADOS

3.I Individuos marcados

El número de individuos marcados en el *MP* fue de 120 mientras que en el *BB* fueron 104, sin embargo al poco tiempo de iniciar este trabajo personas ajenas al proyecto arrancaron varios individuos quedando solo 94.

El número de ramas primarias (módulos) con las que se elaboraron las matrices de proyección fué de 339 en el *MP* y 271 en el *BB*.

El área evaluada en el *BB* fue de 117.49 m² mientras que en el *MP* los individuos censados ocupaban un área de 126 m².

3.II Evaluación de altura y cobertura

La evaluación de altura y cobertura mediante la prueba de "t de student" mostró que los individuos del *BB* tienden a ser mayores que los del *MP* ($t_{7,1E-8} = 5.57$ y $t_{4,1E-3} = 2.89$ respectivamente); sin embargo, no presentaron diferencias significativas en el número de ramas primarias vivas ($t_{0,29} = 1.04$). En el cuadro 3.1 se muestran los valores medios, varianza y desviación estandar de la altura, cobertura y número de ramas vivas de los individuos de *Salvia mexicana* que crecen en ambas zonas, haciendo evidentes las diferencias mencionadas.

3.III Reclutamiento por zonas y estimación del número de flores y semillas promedio por categoría.

En los cuadros 3.2 y 3.4 se observa el número de flores promedio y totales que produjo cada categoría, así como el número de individuos de la categoría 0 que fueron reclutados en cada zona.

	<i>BB</i>			<i>MP</i>		
	Media	Varianza	Desviación estandar	Media	Varianza	Desviación estandar
Altura	99.413 cm.	1539.45	39.235	71.323 cm.	1306.38	36.143
Cobertura	14820.2 cm ²	3.066	17512.7	7861.26 cm ²	3.341	18278.4
No. ramas primarias	7.76	32.567	5.706	6.816	57.495	7.582

Cuadro 3.1 Valores estadísticos que describen a la población de *Salvia mexicana* en ambos sitios en cuanto a su altura, cobertura y número de ramas primarias vivas.

Sitio	Categoría	No. individuos por categoría	No. total de flores producidas por individuo en cada categoría	No. promedio de flores producidas por individuo en cada categoría	No. de individuos reclutados de la categoría 0
<i>BB</i>	1	10	5203.3	520.33	1374.4
	2	30	11346.9	378.23	
	3	37	10869.86	293.78	
	4	13	497.51	38.27	
	5	4	231.04	57.76	
<i>MP</i>	1	19	713.26	37.54	1695.58
	2	58	12653.86	218.17	
	3	34	7807.76	229.64	
	4	2	317.14	158.57	
	5	7	1018.71	145.53	

Cuadro 3.2 Estimación del número de flores promedio y totales que produjeron los individuos de cada categoría, así como del número de individuos de la categoría 0 que se reclutaron (individuos nuevos que se incorporan a la población) en cada sitio.

Categoría	Número promedio de semillas	Número promedio de semillas
	en el <i>BB</i>	en el <i>MP</i>
1	1675.46	122.75
2	1217.90	713.41
3	945.97	750.92
4	123.22	518.52
5	185.98	475.88

Cuadro 3.3 Número promedio de semillas producido por los individuos de cada categoría.

Sitio	Categoría	No. individuos por categoría	No. total de flores producidas por individuo en cada categoría	No. promedio de flores producida por individuo en cada categoría	No. de individuos reclutados de la categoría 0
<i>BB</i>	1	123	13289.12	108.04	1374.41
	2	40	16737.12	418.42	
	3	46	6974.85	151.62	
	4	40	50112.24	1252.8	
	5	16	23406.55	1376.85	
	6	6	10177.99	1696.33	
<i>MP</i>	1	74	8796.22	118.86	1695.58
	2	37	8227.58	222.36	
	3	104	34044.21	327.34	
	4	92	33776.16	367.13	
	5	31	19688.27	635.10	
	6	1	612.29	642.29	

Cuadro 3.4 Estimación del número de flores promedio y totales que produjo cada categoría de rama primaria, así como del número de individuos de la categoría 0 que se reclutaron (individuos nuevos que se incorporan a la población) en cada sitio.

Con base en estos datos y como se explica en la metodología en el inciso 2.VI (c) fue que se estimaron los valores de fecundidad utilizados en la construcción de la matriz de proyección.

Las flores del *BB* produjeron en promedio 3.22 semillas, mientras que en el *MP* las flores generaron 3.27 semillas en promedio, es decir, no presentaron diferencias en el número de semillas por flor. Con base en el producto entre este promedio y el número de flores promedio que generó cada categoría se calculó el promedio de semillas por categoría. (Cuadro 3.3 y 3.5).

Categoría	Número promedio de semillas en el <i>BB</i>	Número promedio de semillas en el <i>MP</i>
1	347.89	388.69
2	1347.33	727.14
3	488.23	1070.42
4	4034.03	4200.52
5	4433.47	2076.79
6	5462.18	2100.29

Cuadro 3.5 Número promedio de semillas que produjeron las ramas de primer orden de cada categoría.

3.IV Evaluación de la supervivencia de individuos de la categoría 0

El número de individuos de la categoría 0 que sobreviven en la muestra de 100 en el *MP* es menor que en el *BB* mientras que en la muestra de 200 ocurre lo contrario (fig 3.1 y 3.2). Sin embargo, si obtenemos la probabilidad de supervivencia de los individuos de la categoría 0 en el *MP* que conformaron la muestra de 100 de diciembre de 92 a abril del siguiente año (que fue cuando por última vez hubo individuos vivos) vemos que es de 0.02. En el *BB* sobrevivieron individuos de esa

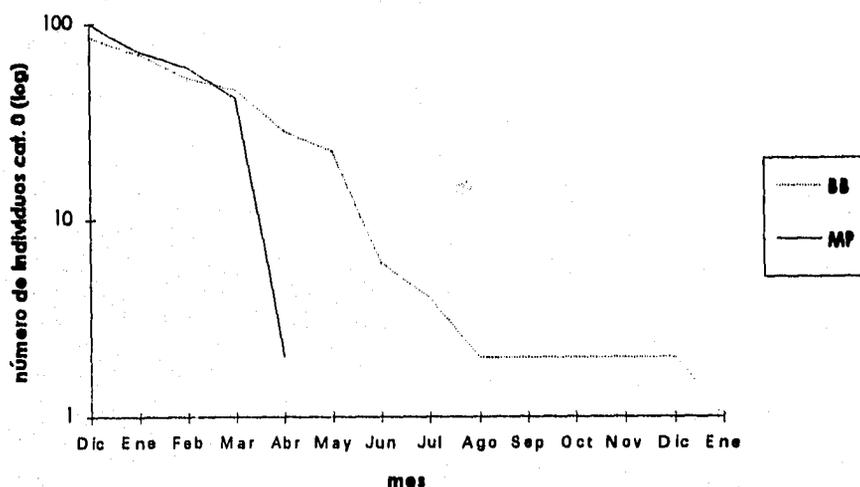


Figura 3.1 Supervivencia de los 100 individuos de la categoría 0 que se marcaron en ambos sitios desde diciembre de 1992 a enero de 1994. A partir del mes de mayo en el MP ya no había individuos de esa categoría vivos.

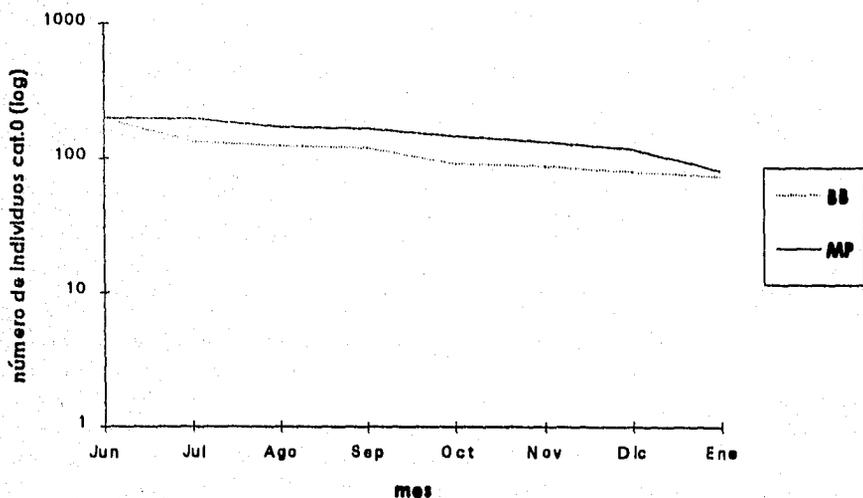


Figura 3.2 Supervivencia de los 200 individuos de la categoría 0 que se marcaron en el BB y en el MP desde junio de 1993, siguiendo su supervivencia hasta enero de 1994.

muestra durante todo el año y la probabilidad anual de supervivencia fue de 0.0235. Si la probabilidad de supervivencia para el *MP* se calcula para el mismo periodo que para el *BB*, la probabilidad es de 0.

A	Categoría 0	1	2	3	4	5
Categoría 0	0	25.41	18.46	14.34	1.87	2.81
1	0.018	0.500	0.166	0.135	0.077	0
2	0.002	0	0.100	0.108	0.154	0
3	0	0	0.266	0.243	0.230	0.500
4	0	0	0.166	0.243	0.154	0
5	0	0	0	0.081	0.384	0.500

B	Categoría 0	1	2	3	4	5
Categoría 0	0	2.82	16.43	17.25	11.95	10.97
1	9.6E-6	0	0	0	0	0
2	5E-6	0	0.034	0	0	0
3	4E-7	0.053	0.034	0	0	0.142
4	0	0.053	0.070	0.029	0	0
5	0	0	0.017	0.058	0	0.571

Cuadro 3.6 Matriz de proyección para individuos en el *BB* (A) y en el *MP* (B). La categoría 0 representa a aquellos individuos menores a 5 cm. que no presentan ramas de tipo II. La categoría 1 es de individuos que tienen de 1 a 2 ramas primarias, la categoría 2 de 3 a 5 ramas primarias, la categoría 3 de 6 a 11 ramas primarias, la categoría 4 de 12 a 23 ramas primarias y la categoría 5 de 24 a 47 ramas primarias. Con "negritas" se marcan los valores de la diagonal que representan la permanencia de los individuos. Con "itálicas" se señalan los valores de fecundidad del primer renglón. Las transiciones de categoría se observan a ambos lados de la diagonal.

Los 200 individuos de la categoría 0 de la muestra de 1993 (junio a enero de 1994) tuvieron una probabilidad de supervivencia de 0.5416 en el *BB* y 0.3543 en el *MP*. Las probabilidades de sobrevivir en el *MP* siempre fueron menores.

3.V Modelo de proyección poblacional

3.V.1.- En total se construyeron 4 matrices, dos por cada sitio, una correspondiente a los individuos y otra a nivel de ramas primarias como la unidad de estudio (Cuadros 3.6 y 3.7).

Comparando las matrices de los individuos (cuadro 3.6) para cada sitio se observa que la probabilidad de permanencia y crecimiento de una categoría a la categoría inmediata es siempre mayor en el *BB* que en el *MP*. El paso de una categoría a otras que no sean la subsecuente se da más frecuentemente en el *MP*, aunque cuando esto ocurre en el *BB* la probabilidad de transición es más alta. Lo contrario ocurre con el decrecimiento, que es más frecuente en el *BB* y tiene mayor probabilidad de suceder.

La probabilidad de transición de los individuos de la categoría 0 a otras categorías es mayor en el *BB*, aunque en el *MP* algunos de estos individuos crecieron hasta acumular el número de ramas primarias que los ubica en la categoría tres. La fecundidad (en la matriz de proyección poblacional) es mayor en las categorías 1 y 2 del *BB* que en el *MP*, pero no es así en las categorías 3, 4 y 5 donde es superada por el *MP*. En el *BB* la fecundidad aumenta más o menos de derecha a izquierda, es decir, la categoría 1 es la que tiene el valor más alto de fecundidad. En el *MP* el valor de fecundidad más alto está en los individuos de talla media, es decir, los de la categoría 2 y 3 y la fecundidad más baja está en los individuos de menor número de ramas primarias (categoría 1).

3.V.2.- Los valores de cada celda de las matrices de proyección para ramas primarias son mayores a uno, pues como se menciona en la metodología cada valor está compuesto por la combinación de la probabilidad de transición de las ramas marcadas en el primer censo con el

número de ramas nuevas generadas vegetativamente en promedio por las ramas primarias de cada categoría que se marcaron desde la primera evaluación.

A	Categoría 0	1	2	3	4	5	6
Categoría 0	0	1.230	4.760	1.720	14.260	15.680	19.310
1	0.018	99.470	18.420	7.218	3.183	0.200	0
2	0.001	44.475	6.963	4.339	1.250	0.062	0
3	0.0005	39.270	8.390	6.903	2.179	0.312	0
4	0	42.546	5.822	2.672	2.957	0.625	0.333
5	0	18.124	1.821	1.722	4.912	0.062	0.166
6	0	2.666	0.666	1.333	0.666	0	0

B	Categoría 0	1	2	3	4	5	6
Categoría 0	0	1.917	3.580	5.270	5.910	10.244	9.834
1	1.6E-5	11.966	3.866	0.572	0.021	0	0
2	2E-7	43.660	6.610	1.038	0.091	0.032	0
3	0	51.580	14.908	3.481	0.292	0.032	0
4	0	22.936	9.772	2.909	0.510	0.032	0
5	0	6.832	2.833	1.023	0.130	0.032	0
6	0	0	0	0	0	0	0

Cuadro 3.7 Matriz de proyección para ramas primarias en el BB (A) y en el MP (B). La categoría 0 representa a aquellos individuos menores a 5 cm. que no presentan ramas de tipo II. La categoría 1 es de ramas primarias que tienen de 0 a 2 ramas de tipo II, la categoría 2 tiene de 3 a 8 ramas de tipo II, la categoría 3 de 9 a 20 ramas de tipo II, la categoría 4 de 21 a 44 ramas de tipo II, la categoría 5 de 45 a 92 ramas de tipo II y la categoría 6 de 93 a 188 ramas de tipo II. Con "negritas" se marcan los valores de la diagonal que representan la permanencia de los individuos. Con "italicas" se señalan los valores de fecundidad del primer renglón. Las transiciones de categoría se observan a ambos lados de la diagonal. Los valores "subrayados" son aquellos donde se combina la transición de ramas primarias "viejas" y el reclutamiento de ramas primarias "nuevas".

Comparando las matrices para ramas de primer orden entre sitios (cuadro 3.7) observamos que en general los valores de permanencia, crecimiento y decrecimiento son mayores en el *BB*. Solamente 4 valores de crecimiento en las categorías 1, 2 y 3 son mayores en el *MP* y corresponden a las transiciones de los estadios 1-3, 2-4, 2-5 y 3-4.

La fecundidad en la matriz de proyección es mayor en el *BB* excepto en las categorías 1 y 3 del *MP*. La diferencia en la categoría 1 no es muy alta (1.23 vs 1.91), pero en la categoría 3 si (1.72 vs 5.27). Asimismo la fecundidad en ambos sitios es superior en las categorías mayores, es decir aquellas que tienen más ramas de tipo II.

Si comparamos las transiciones de los individuos de la categoría 0 tanto en las matrices para individuos como en las de ramas primarias, vemos que en el *BB* (cuadro 3.7 A) los individuos de la categoría 0 transitan hasta la categoría 3 mientras que en el cuadro (3.6 A) los individuos de ésta categoría pasan solo a la categoría 2. En el *MP* ocurre lo contrario, los organismos de la categoría 0 alcanzan la clase 2 en las matrices a nivel de ramas de primer orden (cuadro 3.7 B), y la clase 3 en las matrices a nivel de individuos (cuadro 3.6 B).

Comparando entre sitios las matrices para ramas de primer orden resulta claro que la probabilidad de que un individuo de la categoría 0 crezca pasando a otras categorías es mayor en el *BB* que en el *MP*.

	λ en <i>BB</i>	λ en <i>MP</i>
Matrices para individuos	1.023	0.585
Matrices para ramas primarias	112.089	24.785

Cuadro 3.8 Tasa finita de crecimiento de cada tipo de matriz en ambas zonas.

3.V.3.-Los valores de lambda (λ) siempre son mas altos en el *BB* que en el *MP* (Cuadro 3.8).

Con excepción de los individuos del *MP* el valor de la tasa de crecimiento es mayor a uno, lo que significa que de seguir las condiciones actuales la población aumentará de tamaño o en todo caso estará muy cercano a la estabilidad como ocurre con los individuos del *BB*, donde el valor es más cercano a uno.

En el análisis de los individuos del *MP* observamos una tasa de crecimiento mucho menor a uno lo que significa que en el sitio que fué perturbado la población tiende a disminuir. Los valores de λ para las matrices de ramas primarias son muy altos sobre todo en el *BB*, lo que nos indica un crecimiento poblacional alto del número de ramas primarias.

Estructura estable de estadios		
Categoría	<i>BB</i>	<i>MP</i>
0	0.957	0.954
1	0.035	0.00001
2	0.002	0.000008
3	0.002	0.008
4	0.001	0.0004
5	0.001	0.036

Cuadro 3.9 Estructura estable de tamaños para los individuos de ambas zonas.

3.V.4.- Comparando la estructura estable de tamaños para las matrices de individuos (Cuadro 3.9) observamos en ambos casos que la proporción de organismos de la categoría 0 sería muy alta, pero muy pocas sobrevivirían al pasar a las siguientes categorías pues la proporción de individuos disminuye drásticamente, sobre todo en el *MP*.

Bajo estas condiciones la proporción de organismos de la categoría 0 que se alcanzaría en el *MP* es muy parecida a la de el *BB*; sin embargo la tasa de supervivencia al pasar a la siguiente clase es menor en el primero. En general la proporción de individuos en las categorías posteriores a 0 es menor en el *MP* excepto en las categorías 3 y 5. En el *BB* el mayor porcentaje de individuos después de la clase 0 se encuentra en la categoría 1, es decir, corresponden a aquellos que tienen entre una y dos ramas primarias; en el *MP* los individuos de la clase 5 (24-47 ramas primarias) son los que están representados en mayor proporción.

Estructura estable de estadios		
Categoría	<i>BB</i>	<i>MP</i>
0	0.047	0.169
1	0.383	0.073
2	0.170	0.195
3	0.160	0.317
4	0.163	0.186
5	0.074	0.056
6	0.013	0

Cuadro 3.10 Estructura estable de tamaños para las ramas primarias de ambas zonas.

En el cuadro 3.10 se observa que en el *MP* se tendría una proporción mayor de individuos de la categoría 0 que en el *BB* pero la supervivencia en aquél sería mucho menor que en éste. En ambos sitios la proporción de ramas primarias en las categorías 5 y 6 serían las más bajas, probablemente debido a una tasa de mortalidad más elevada. Las ramas de la categoría 1 del *BB* y la categoría 3 del *MP* son las que existirían en mayor proporción.

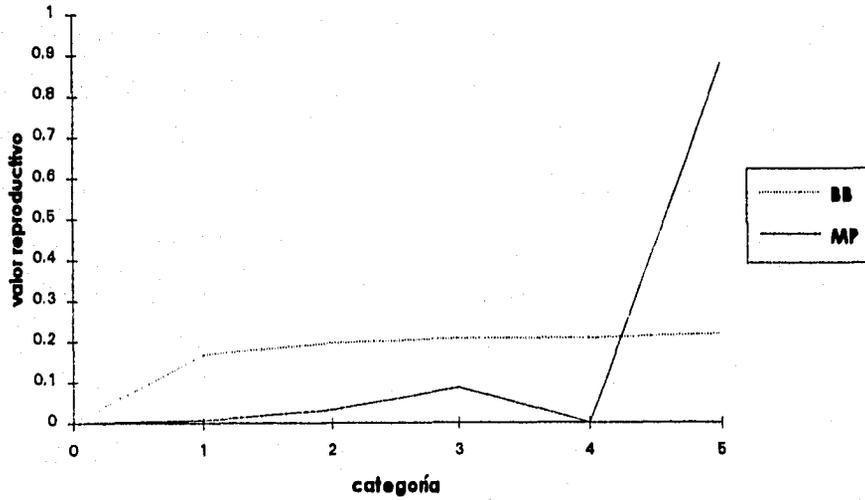


Figura 3.3 Valores del vector propio izquierdo (v) de la matriz de proyección para individuos de el MP y el BB.

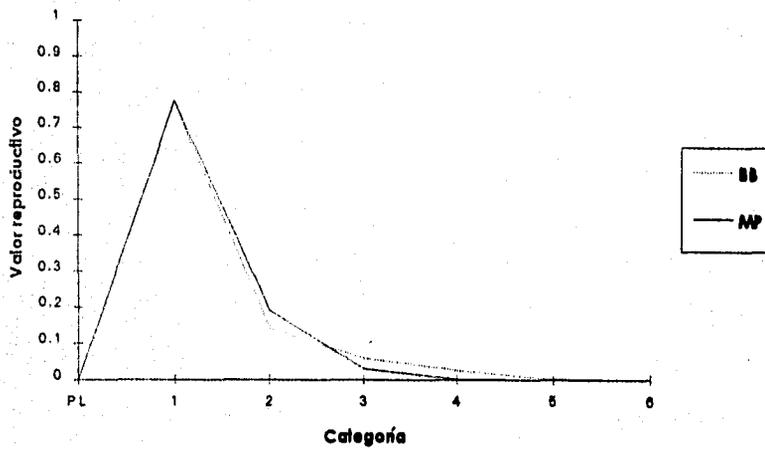


Figura 3.4 Valores del vector propio izquierdo (v) de la matriz de proyección para ramas primarias de el MP y el BB.

3.V.5.-Se graficó el vector propio izquierdo (v) de las matrices de proyección, que demográficamente se interpreta como la distribución del valor reproductivo (figs 3.3 y 3.4). En la figura 3.3 observamos que el valor reproductivo del *BB* aumenta muy poco desde la categoría 1 a la 5 y se incrementa fuertemente de la clase 0 a la clase 1. En el *MP* los valores aumentan de la categoría 0 a la 3 y de la 4 a la 5, sin embargo se observa una disminución drástica en la categoría 4 debido a la alta mortalidad de los individuos de esta clase durante el periodo de observación. En la figura 3.4 se observa que el valor reproductivo más alto está en la categoría 1 tanto para el *MP* como para el *BB* disminuyendo fuertemente en las demás categorías.

3.V.6.-Los valores de sensibilidad para los individuos del *BB* (Cuadro 3.11 A) tienden a aumentar sobre los renglones de derecha a izquierda mientras que en las columnas los valores más altos están en las transiciones de la categoría 0 a las categorías 1 y 2. En el *MP* (cuadro 3.11 B) vemos que en las columnas los valores más altos están en las clases 0 y 5 mientras que en los renglones se encuentran en las transiciones de 0 a las categorías 2 y 3 así como en la permanencia de los individuos de la categoría 5. Con base en lo anterior observamos que en el *BB* λ se vuelve más sensible a cambios en la categoría 0 y sus transiciones a individuos más grandes, mientras que en el *MP*, λ es más sensible a cambios en las categorías 0 y 5 (paso de la categoría cero a tres y la permanencia de la categoría cinco).

Para comparar los valores de sensibilidad en ambos sitios de las ramas de primer orden como unidad de estudio (Cuadro 3.12 A y 3.12 B) es importante pensar que en las matrices de proyección poblacional se encuentran combinados valores de crecimiento vegetativo con las transiciones de las ramas primarias "viejas" (marcadas desde la primera evaluación). En las matrices de sensibilidad no fue posible separar lo que corresponde a las ramas primarias nuevas y a las ramas primarias "viejas" haciéndose la interpretación de la siguiente forma: los valores de crecimiento vegetativo en las matrices de proyección son muy altos, mientras que las ramas primarias "viejas" tienen valores de transición muy bajos, ya que la mayoría de ellas habían muerto al finalizar el año de estudio. Solo el

3.5% del total de ramas primarias marcadas en la primera evaluación en el *MP* y el 15.17% de las mismas en el *BB* seguían vivas al concluir el año de estudio. En relación a lo anterior se asumió que lo que contribuye a los valores de sensibilidad es básicamente el crecimiento vegetativo.

A	Categoría 0	1	2	3	4	5
Categoría 0	0	0.011	0.0009	0.0006	0.0003	0.0003
1	<u>15.066</u>	<u>0.552</u>	0.045	0.032	0.017	0
2	<u>17.606</u>	0	0.053	0.037	0.020	0
3	0	0	<u>0.055</u>	0.039	0.021	0.022
4	0	0	<u>0.056</u>	0.039	0.021	0
5	0	0	0	0.041	0.022	0.023

B	Categoría 0	1	2	3	4	5
Categoría 0	0	0	0	0	0	0
1	<u>0.229</u>	0	0	0	0	0
2	<u>0.944</u>	0	0.00001	0	0	0
3	<u>2.533</u>	0.00004	0.00002	0	0	0.096
4	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0.0002	<u>0.237</u>	0	<u>0.976</u>

Cuadro 3.11 Valores de sensibilidad para individuos en el *BB* (A) y en el *MP* (B). Los cinco valores más altos se encuentran subrayados.

En el *BB* el valor de sensibilidad más alto está dado por la producción de ramas primarias nuevas que crecieron hasta la categoría uno y que le fueron asignadas a ramas primarias viejas de la categoría uno. En el *MP* la sensibilidad más alta está en las ramas primarias nuevas que de igual manera que en el *BB* sólo crecieron hasta alcanzar la categoría uno y que se asignaron a ramas de

primer orden de la categoría tres, siendo también un valor importante dentro de la matriz de sensibilidad la transición de los individuos de la categoría 0 a la categoría uno.

A	Categoría 0	1	2	3	4	5	6
Categoría 0	1.84E-5	0.0001	6.65E-5	6.24E-5	6.35E-5	2.9E-5	5.07E-6
1	0.109	<u>0.886</u>	<u>0.394</u>	<u>0.370</u>	<u>0.376</u>	<u>0.172</u>	0.030
2	0.020	0.162	0.072	0.067	0.069	0.031	0.005
3	0.008	0.068	0.030	0.028	0.029	0.013	0.002
4	0.003	0.029	0.013	0.012	0.012	0.005	0.0009
5	.0002	0.002	0.0009	0.0008	0.0008	0.0003	6.94E-5
6	1.42E-5	0.0001	5.12E-5	4.8E-5	4.8E-5	2.23E-5	3.9E-6

B	Categoría 0	1	2	3	4	5	6
Categoría 0	8.15E-7	3.54E-7	9.42E-7	1.53E-6	8.97E-7	2.73E-7	0
1	1.259	0.546	1.455	<u>2.360</u>	<u>1.385</u>	0.422	0
2	0.309	0.134	0.357	<u>0.580</u>	0.340	0.103	0
3	0.049	0.021	0.056	0.092	0.054	0.016	0
4	0.002	0.001	0.003	0.005	0.003	0.0009	0
5	0.0003	0.0001	0.0003	0.0006	0.0003	0.0001	0
6	3.24E-7	1.4E-7	3.74E-7	6.07E-7	3.56E-7	1.08E-7	0

Cuadro 3.12 Valores de sensibilidad para ramas primarias en el BB (A) y en el MP (B). Los cinco valores más altos se encuentran subrayados.

3.V.7.-La elasticidad representa la contribución proporcional de cada a_{ij} a la tasa finita de crecimiento λ . En el cuadro 3.13 A se presentan los valores de la matriz de elasticidad para individuos en el BB, los cinco valores más altos se encuentran ubicados hacia la parte superior izquierda de ésta como se observa en la fig 3.5. Estos valores son los que contribuirían

significativamente más a la tasa de crecimiento y sus cambios podrían afectar positiva o negativamente este valor.

En la matriz de elasticidad para los individuos del *MP* (cuadro 3.13 B) tenemos que los tres datos más altos (los demás valores son demasiado pequeños) se encuentran ubicado en la parte inferior derecha de la matriz. Es importante notar que el valor que se encuentra en la esquina inferior derecha es el dato más alto y con una gran diferencia respecto a los demás, lo que indica que la supervivencia de los individuos más grandes es fundamental para la permanencia de la población en estas condiciones. El comportamiento antes descrito lo observamos también en la figura 3.6.

En el cuadro 3.14 se presentan las matrices de elasticidad para ramas primarias, en ambos casos los 5 valores más elevados se observan en la parte superior izquierda. Lo anterior se observa de manera más clara en las figuras 3.7 y 3.8.

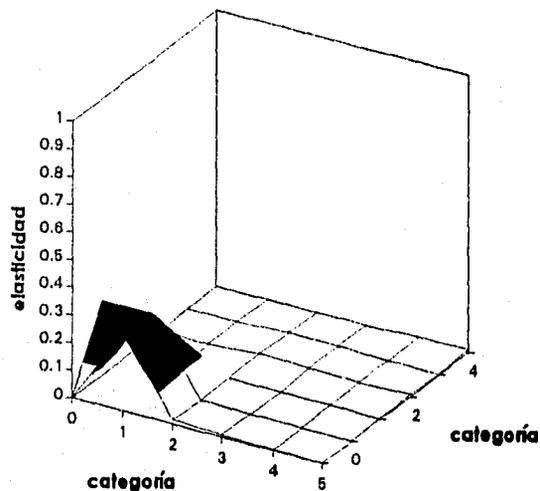


Figura 3.5 Valores de elasticidad para los individuos del *BB*.

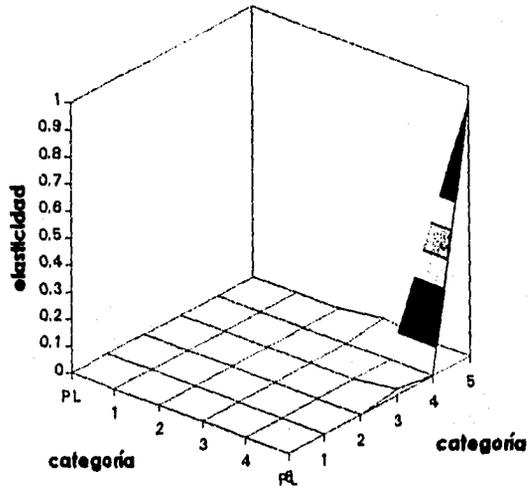


Figura 3.6 Valores de elasticidad para los individuos del MP.

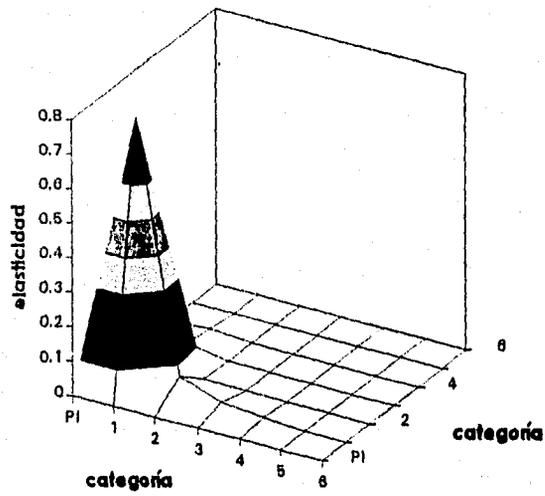


Figura 3.7 Valores de elasticidad de las ramas primarias del BB.

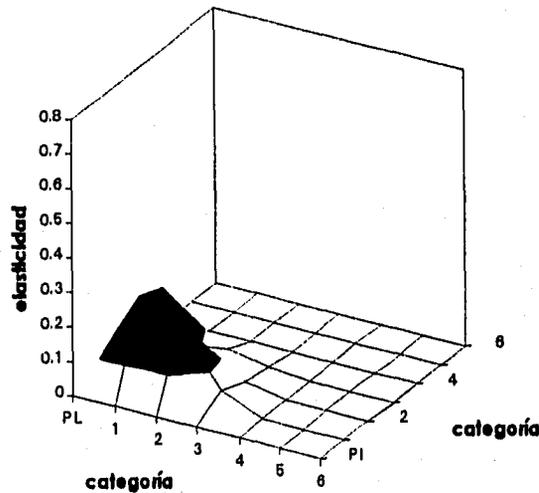


Figura 3.8 Valores de elasticidad de las ramas primarias del *MP*.

Si sumamos los valores de cada región de la matriz de elasticidad para individuos (permanencia, crecimiento, retrogresión y fecundidad) podemos apreciar con cuanto contribuye cada una de estas regiones a la tasa de crecimiento y comparar si existen diferencias entre sitios (Cuadro 3.15). Sólo lo hacemos con los individuos, pues a nivel de ramas primarias la interpretación en este sentido es difícil, ya que como se mencionó, se encuentran combinados en las matrices de proyección poblacional valores de transición de las ramas de primer orden "viejas" con el crecimiento vegetativo i.e. con la formación de ramas nuevas del mismo orden.

Comparando los valores del cuadro 3.15 para individuos en ambos sitios vemos que el valor más alto para el *BB* corresponde al crecimiento, mientras que para el *MP* está en la permanencia. En éste último sitio se observa que la diferencia entre el valor de la diagonal y los valores de las demás regiones es muy grande, ya que este dato depende básicamente de la proporción de la celda 5.5 de la matriz de elasticidad. Con base en lo anterior, se podría pensar que los individuos más ramificados a nivel de ramas primarias son los que están manteniendo la tasa de crecimiento poblacional (λ) en el

MP. En el *BB* el segundo valor en importancia es el de la fecundidad, que tiene un valor mínimo en el *MP*.

A	Categoría 0	1	2	3	4	5
Categoría 0	0	0.282	0.016	0.009	0.0006	0.001
1	0.269	0.269	0.007	0.004	0.001	0
2	0.040	0	0.005	0.003	0.003	0
3	0	0	0.014	0.009	0.004	0.010
4	0	0	0.009	0.009	0.003	0
5	0	0	0	0.003	0.008	0.011

B	Categoría 0	1	2	3	4	5
Categoría 0	0	0	0	0	0	0.00001
1	0	0	0	0	0	0
2	0.00001	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	0.023
4	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0.00001	0.023	0	0.952

Cuadro 3.13 Matriz de elasticidad para individuos en el *BB* (A) y en el *MP* (B) subrayando los cinco valores más altos en el *BB* y los tres más importantes en el *MP*.

A	Categoría 0	1	2	3	4	5	6
Categoría 0	0	1.64E-6	2.8E-6	9.58E-7	8.07E-6	4.05E-6	8.7E-7
1	1.8E-5	<u>0.786</u>	<u>0.064</u>	<u>0.023</u>	0.010	0.0003	0
2	2.86E-7	<u>0.064</u>	0.004	0.002	0.0007	1.7E-5	0
3	3.7E-8	<u>0.023</u>	0.002	0.001	0.0005	3.6E-5	0
4	0	0.011	0.0006	0.0002	0.0003	3.1E-5	2.9E-6
5	0	0.0003	1.4E-5	1.3E-5	3.8E-5	2.2E-7	1.03E-7
6	0	2.7E-6	3.04E-7	5.7E-7	2.9E-7	0	0

B	Categoría 0	1	2	3	4	5	6
Categoría 0	0	2.7E-8	1.36E-7	3.25E-7	2.14E-7	1.13E-7	0
1	8.1E-7	<u>0.263</u>	<u>0.226</u>	<u>0.054</u>	0.001	0	0
2	2.5E-9	<u>0.236</u>	<u>0.095</u>	0.024	0.001	0.0001	0
3	0	0.044	0.034	0.012	0.0006	2.13E-5	0
4	0	0.001	0.001	0.0006	6.25E-5	1.19E-6	0
5	0	3.88E-5	4.28E-5	2.51E-5	1.87E-6	1.4E-7	0
6	0	0	0	0	0	0	0

Cuadro 3.14 Matriz de elasticidad para ramas primarias en el BB (A) y en el MP (B). Los cinco valores más altos de la matriz se subrayan.

Regiones	BB	MP
A	0.299	0.952
B	0.355	0.023
C	0.035	0.023
D	0.310	0.00001

Cuadro 3.15 Suma de los valores de elasticidad de cada un de las regiones de la matriz (A=permanencia, B=crecimiento, C=retrogresión, D=fecundidad) observando la proporción con que contribuyen al valor de λ .

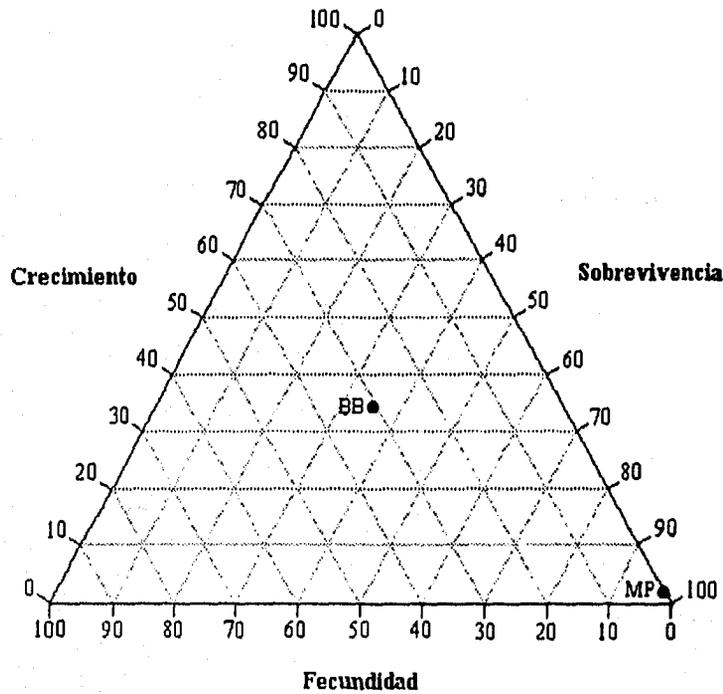


Figura 3.9 Espacio triangular propuesto por Silvertown, *et al.* (1993) utilizado para graficar los valores de la matriz de elasticidad para individuos en base a cada componente biológico (crecimiento, supervivencia y fecundidad). Se obtuvo un punto en el espacio que nos indica qué componentes del ciclo de vida son más importantes para las plantas en cada zona.

En la figura 3.9 observamos que para los individuos del *BB* los tres componentes del ciclo de vida son prácticamente igual de importantes (Fecundidad= 0.31, Supervivencia= 0.33, Crecimiento= 0.35). En el *MP* los individuos bien establecidos básicamente sobreviven sin presentar crecimiento de individuos pequeños ni incorporación de individuos nuevos. Los valores de crecimiento son muy bajos y casi nulos los de fecundidad.

3.VI Natalidad y mortalidad en todos los órdenes de ramificación.

Mediante las gráficas de natalidad y mortalidad acumulada es posible observar la dinámica poblacional a lo largo de un periodo determinado.

Al comparar la natalidad y la mortalidad de las ramas de todos los órdenes el *BB* mostró que la natalidad de las ramas primarias es mayor que la mortalidad durante los meses de sequía (diciembre de 1992 a mayo de 1993) mientras que la mortalidad se incrementa en la época de lluvia (junio de 1993 a agosto de 1993) (fig. 3.10). En las ramas de segundo y tercer orden, por el contrario se incrementa la natalidad durante los meses de lluvia e incluso hasta el mes de noviembre, mientras que la mortalidad es más alta en el primer semestre del año (figs. 3.11 y 3.12). En las ramas de cuarto y quinto orden en el *BB* ocurre algo similar a lo sucedido con las ramas de segundo y tercer orden, solo que en este caso el incremento en la natalidad se recorre un mes, es decir, se inicia en el mes de agosto y no en julio como sucede en los ordenes inferiores (figs. 3.13 y 3.14).

Si observamos la tendencia que sigue el **total de natalidad y mortalidad** de las gráficas del *BB*, podemos ver que es muy parecida para las ramas de segundo, tercero, cuarto y quinto orden mas no así para las ramas de primer orden que se comportan de manera contraria a las demás.

En el *MP* a nivel de ramas de primer orden observamos un incremento en la natalidad en relación a la mortalidad a partir del mes de abril y hasta finalizar el año (Fig 3.15). Las ramas de segundo, tercero y cuarto orden nueren más en los primeros meses del año (desde diciembre de 1992 hasta mayo de 1993) mientras que la natalidad se vuelve más importante al empezar las lluvias en el mes de julio de 1993, sin embargo el incremento no es tan fuerte como el que se observa en el *BB* para los mismos órdenes de ramificación (figs. 3.16, 3.17, 3.18). Las ramas de quinto y sexto orden, al igual que en el *BB*, empiezan a incrementarse un mes después que las ramas de órdenes inferiores, es decir, en el mes de agosto (figs.3.19 y 3.20).

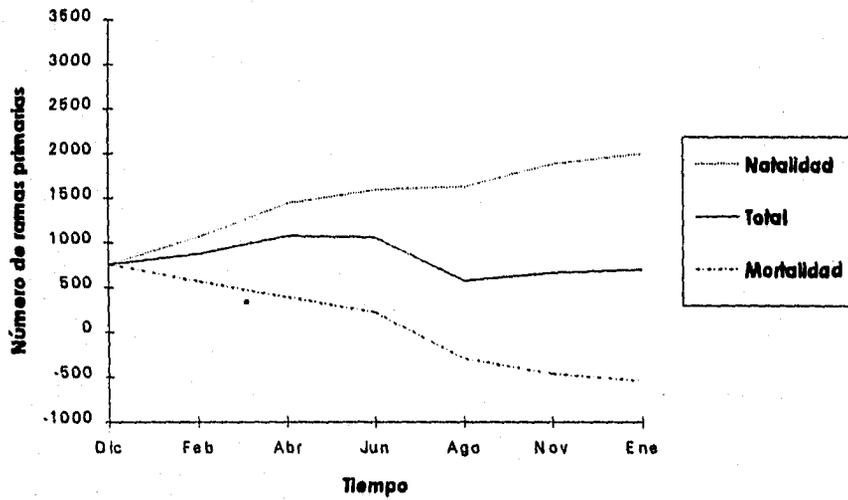


Figura 3.10 Natalidad y mortalidad acumulada de las ramas de primer orden en el BB

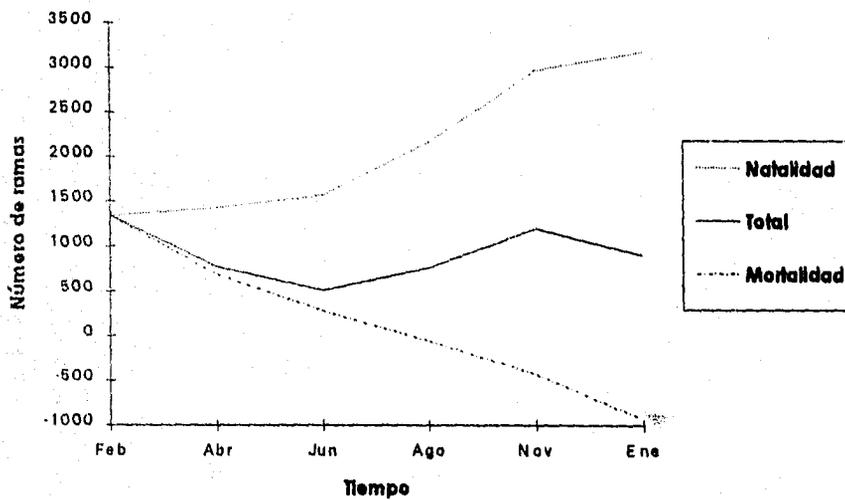


Figura 3.11 Natalidad y mortalidad acumulada de las ramas de segundo orden en el BB

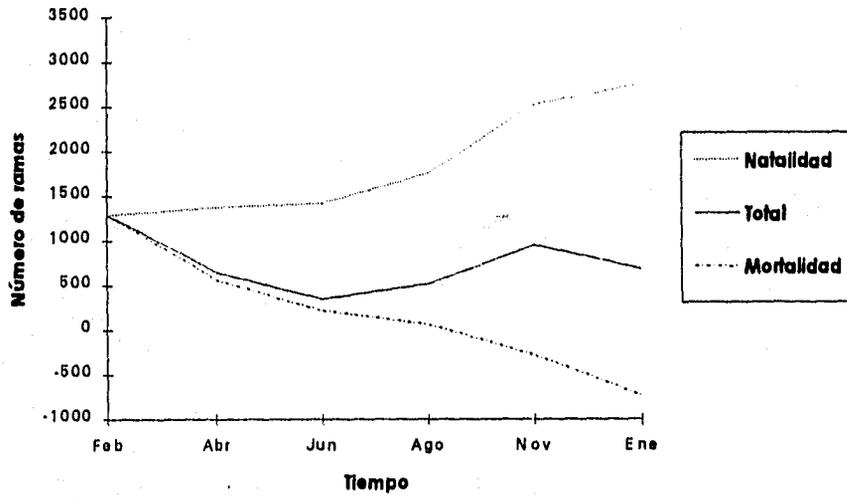


Figura 3.12 Natalidad y mortalidad acumulada de las ramas de tercer orden en el BB

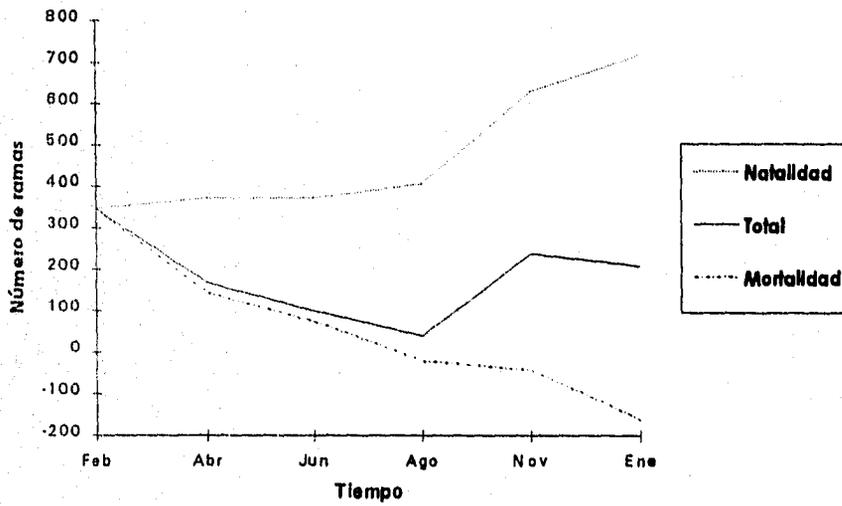


Figura 3.13 Natalidad y mortalidad acumulada de las ramas de cuarto orden en el BB. La escala del eje es menor que en las gráficas anteriores para poder apreciar la dinámica de las ramas.

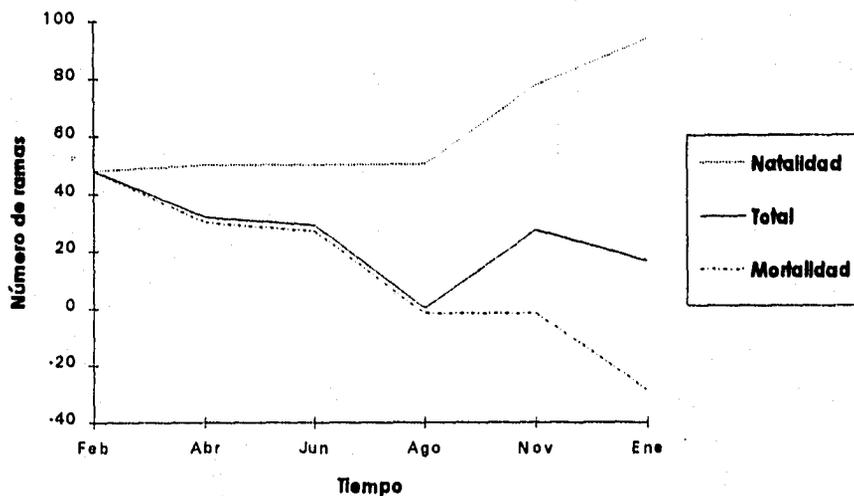


Figura 3.14 Natalidad y mortalidad acumulada de las ramas de quinto orden en el BB. La escala del eje y es menor que en las gráficas anteriores para poder apreciar la dinámica de las ramas.

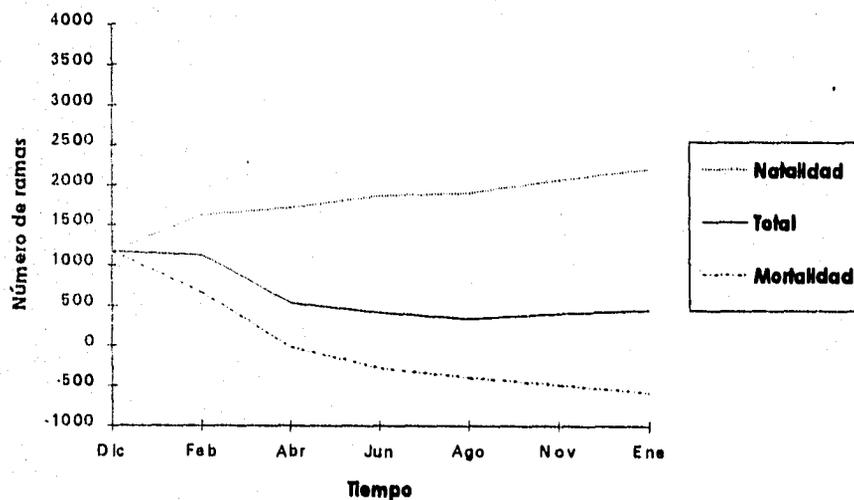


Figura 3.15 Natalidad y mortalidad acumulada de las ramas de primer orden en el MP

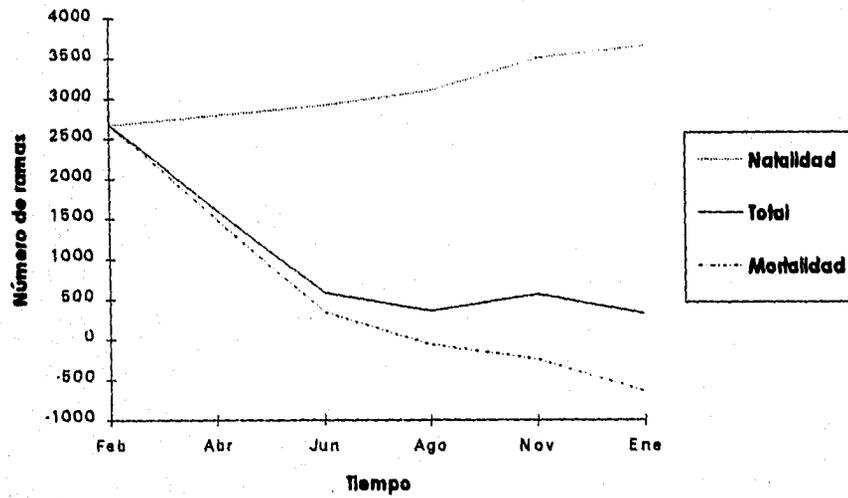


Figura 3.16 Natalidad y mortalidad acumulada de las ramas de segundo orden en el MP

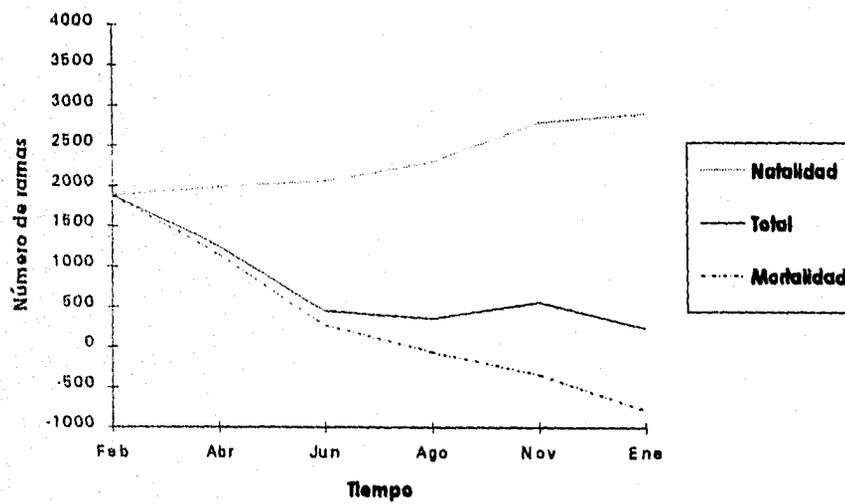


Figura 3.17 Natalidad y mortalidad acumulada de las ramas de tercer orden en el MP.

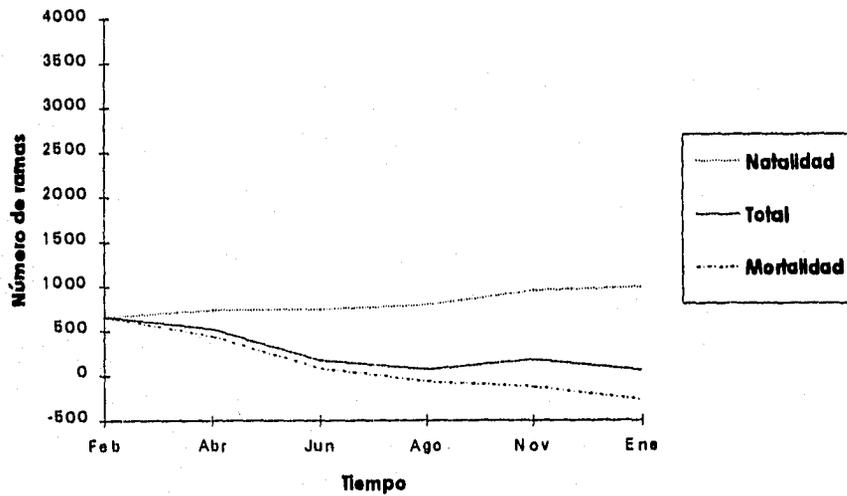


Figura 3.18 Natalidad y mortalidad acumulada de las ramas de cuarto orden en el MP.

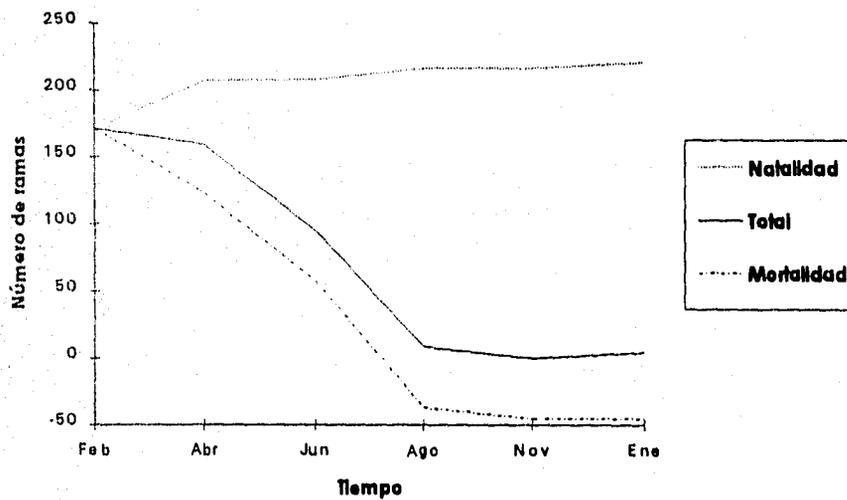


Figura 3.19 Natalidad y mortalidad acumulada de las ramas de quinto orden en el MP. La escala del eje y es menor que en las gráficas anteriores para poder apreciar la dinámica de las ramas.

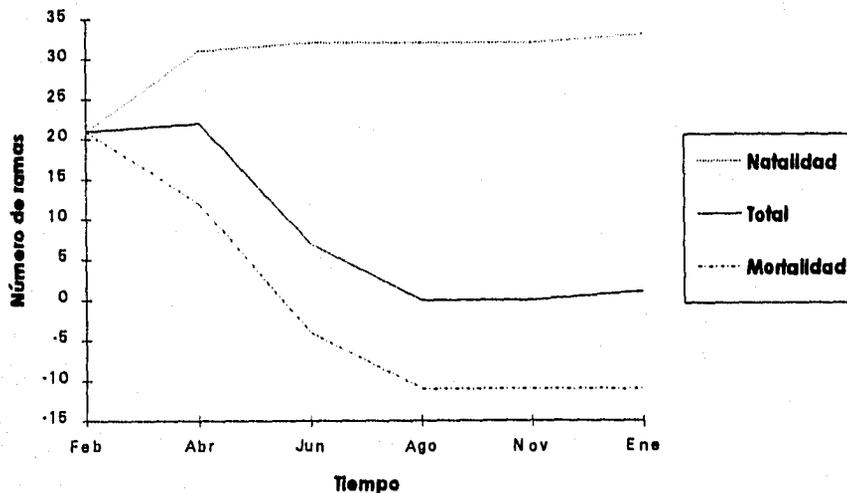


Figura 3.20 Natalidad y mortalidad acumulada de las ramas de sexto orden en el MP. La escala del eje y es menor que en las gráficas anteriores para poder apreciar la dinámica de las ramas.

3.VII Residuos Ajustados de Haberman

Mediante la prueba de Residuos Ajustados de Haberman se estimó qué orden de ramificación (segundo, tercero, cuarto o quinto) producían significativamente más los individuos de cada categoría. El signo de (+) indica que ese orden de ramificación es significativamente más abundante, el signo (-) significa lo contrario que el anterior y el signo (=) indica que no existe una diferencia significativa entre el valor observado y el valor esperado, es decir no se producen ni más ni menos ramas de ningún tipo. (cuadro 3.16 y 3.17).

Los resultados anteriores indican que en el MP las categorías con menor número de ramas primarias producen significativamente más ramas de segundo orden que de los demás niveles de ramificación. Cuando los individuos pertenecen a las categorías mayores es cuando más ramificados están y producen significativamente más ramas de tercero, cuarto y quinto orden.

Categoría	2ª	3ª	4ª	5ª	6ª
1-2 ramas	-	=	+	+	+
3-5 ramas	=	=	+	+	=
6-11 ramas	=	=	=	=	=
12-23 ramas	=	=	=	=	=
24-47 ramas	=	=	=	=	=

Cuadro 3.17 Residuos Ajustados de Haberman para las categorías a nivel de individuos (formadas a partir del número de ramas primarias por individuo) en el BB.

Categoría	2ª	3ª	4ª	5ª
1-2 ramas	+	=	=	=
3-5 ramas	+	-	=	=
6-11 ramas	+	-	-	-
12-23 ramas	-	+	+	+
24-47 ramas	-	+	+	=

Cuadro 3.16 Residuos Ajustados de Haberman para las categorías a nivel de individuos (formadas a partir del número de ramas primarias por individuo) en el MP.

En el bosque ocurre lo contrario, los individuos de las categorías menores producen mayor número de ramas de cuarto, quinto y sexto orden, es decir desde que tienen pocas ramas primarias ya se encuentran muy ramificados. Los individuos con mayor número de ramas primarias en el BB no presentan diferencias significativas en algún orden en particular.

3.VIII Condiciones edáficas

En el cuadro 3.18 el estadístico "T" muestra que la concentración de sales en el suelo es mayor en el MP, al igual que la cantidad de nitrógeno nítrico ($N-NO_3$), nitrógeno amoniacal ($N-NH_4$) y nitrógeno total cuando éstos son elementos mayores asimilables. En los demás análisis edafológicos

no se encuentran diferencias significativas entre sitios. El estadístico "F de Fisher" detecta si existen diferencias significativas entre las varianzas de ambas zonas, indicando para este caso que tenemos una mayor varianza en el MP en cuanto al pH, concentración de nitrógeno nítrico, nitrógeno total y fósforo en medio ácido o neutral cuando estos son elementos mayores asimilables, debido posiblemente a una gran heterogeneidad del suelo.

Análisis edafológico	Valor medio en BB	Varianza en BB	Valor medio de MP	Varianza en MP	Estadístico F de Fisher	Estadístico T de Mann Whitney
pH	6.255	0.026	5.72	0.285	10.96*	32 n.s
concentración de sales	0.2728	0.011	0.490	0.016	1.45 n.s	34**
Materia orgánica % de carbón	15.975	60.382	22.68	110.862	1.83 n.s	28 n.s
Materia orgánica % W-B	1.742	0.097	1.476	0.399	4.11 n.s	21 n.s
Capacidad de retención, intercambio iónico	27.975	62.189	27.08	15.867	3.92 n.s	26 n.s
	Elementos	mayores	asimilables	(ppm)		
nitrógeno nítrico N-NO ₃	1.51	1.854	40.084	861.81	464.83***	34 **
nitrógeno amoniacal N-NH ₄	38	114.987	72.968	505.384	4.39 n.s	34.5 **
nitrógeno total	39.51	123.47	113.052	1837.493	14.93*	35 ***
Fósforo en medio ácido o neutral	17.9	2.565	10.136	30.208	11.80*	18 n.s
Fijación de fósforo	19.12	46.874	22.408	77.156	1.65 n.s	27 n.s
Potasio	106.7	334.085	74.962	662.68	1.98 n.s	1.06 n.s
	Elementos	solubles	(ppm)			
nitrógeno total	72.327	752.262	95.132	436.900	1.72 n.s	31 n.s
Fósforo	2.995	0.228	2.736	0.095	2.40 n.s	0.891 n.s
Potasio	81.597	443.277	87.512	705.574	1.59 n.s	28 n.s

Cuadro 3.18 Valor medio y varianza de cada parámetro edáfico en cada zona, así como de los estadísticos de Fisher y de Mann-Whitney indicando con asteriscos su significancia (* $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.005$). n.s indica que la diferencia no fue significativa.

Los resultados del análisis edafológico realizado por el laboratorio " Cultivos y Suelos S.A " se reportan en el cuadro 3.19, en este se indica el nivel de cada elemento con las siguientes abreviaturas: **M.A** significa muy alto, **A** alto, **Med A** medio alto, **Med.** medio, **M.B** muy bajo, **B** bajo, **Med. B** medio bajo. Varias abreviaturas se pueden presentar por celda lo cual significa que en ese sitio (ya sea el **MP** o el **BB**) las muestras tomadas pasaron por todos esos intervalos.

A pesar de que la diferencia es significativa entre la concentración de sales y la cantidad de nitrógeno entre sitios (cuadro 3.18, estadístico "T"), en el cuadro (3.19) no se observan diferencias muy drásticas en los niveles que se asignan a éstos parámetros. Esto nos podría llevar a considerar que aunque en el **BB** hay significativamente menor concentración de sales y de nitrógeno , esto no crea una deficiencia muy grande de estos componentes con respecto al **MP**.

	MP	BB
pH	ligero, medio y fuertemente ácido	ligeramente ácido
Concentración de sales	B y MB	MB
Materia orgánica total % carbón	MA y Med.B	Med, MA
Materia orgánica % W-B	Mediano, Pobre y Rico	Mediano y Rico
Arcilla	M.B.	M.B.
Capacidad de retención intercambio iónico	B y Med. B	B, Med y Med.B
Nitrógeno nítrico N-NO ₃	B y M.A.	M.B. y B
Nitrógeno amoniacal N-NH ₄	M.A.	M.A.
Nitrógeno total	M.A.	Med. A, Med y A
Fósforo en medio ácido o neutral	B, Med. B y M.B.	Med. B
Fijación de fósforo	Med. B, Med. A y Med	Med, Med. B y B
Potasio	Med. B, A y M.A.	M.A.

Cuadro 3.19 Se presenta mediante abreviaturas como fue considerada la concentración de cada elemento en base a los resultados obtenidos en cada una de las muestras que se tomaron por zonas. Las abreviaturas son las siguientes: **M.A** muy alto, **A** alto, **Med A** medio alto, **Med.** medio, **M.B** muy bajo, **B** bajo, **Med. B** medio bajo. Análisis realizado por "Cultivos y Suelos S.A".

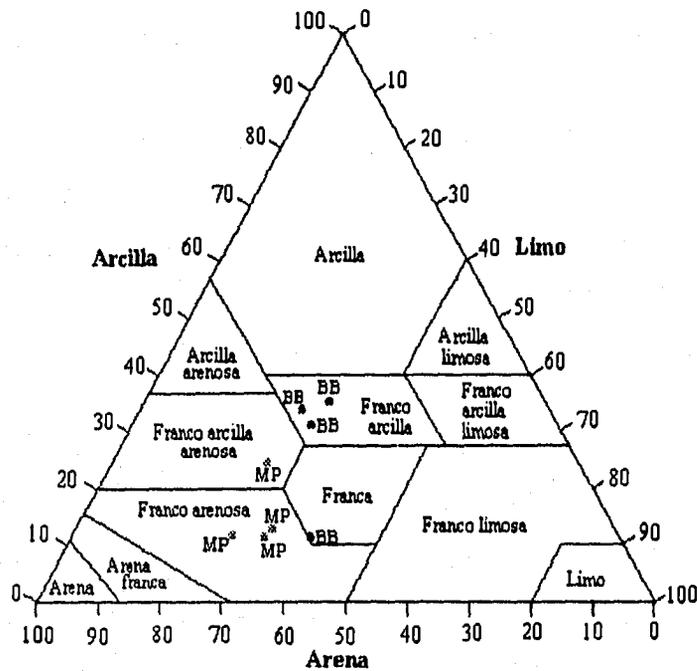


Figura 3.21 Diagrama por medio del cual puede determinarse el nombre de la textura de un suelo a partir de un análisis mecánico. Usando el diagrama, los puntos que corresponden a los porcentajes de limo y arcilla presentes en el suelo estudiado se localizan en las líneas respectivas de limo y de arcilla. El nombre del compartimiento en el que las dos líneas se cruzan es el nombre de la clase textural del suelo dado. Cada muestra tomada se localizó en el triángulo indicando con su respectiva abreviatura (*BB*, *MP*) el lugar al que corresponde.

En la figura 3.21 observamos que el suelo del *MP* tiene una textura franco arenosa y franco arcilla arenosa, mientras que el suelo del *BB* corresponde a una textura franco arcilla y franca. Lo anterior indica que el suelo del *BB* se encuentra más formado y tienen mayor capacidad de retención de agua que los suelos arenosos (Buckman, 1970).

3.IX Condiciones micro ambientales

Los datos climáticos fueron evaluados mediante el promedio mensual y el promedio por horas (conjuntando todos los meses evaluados).

Mensualmente la temperatura ambiental no presenta fluctuaciones tan grandes como sucede con la temperatura del suelo. La temperatura ambiental, en general, es mas alta en el *MP*. La mayor temperatura para ambas zonas se registra en el mes de mayo (cercana a los 25 °C para el *MP*) existiendo solo una diferencia menor a los 3 °C entre sitios. La temperatura mínima se observa en el mes de diciembre y con una diferencia entre zonas de 5 °C aproximadamente (Fig. 3.22). La temperatura del suelo tiene una tendencia semejante a la ambiental y de igual forma la temperatura mayor se presenta en el *MP*. Sin embargo en este sitio registramos la temperatura más alta en el mes de mayo (29.5 °C) mientras que en el *BB* se registró en marzo (19.5 °C). La temperatura mínima para las dos zonas se registró en diciembre (19 °C en el *MP* y 8.5 °C en el *BB*).

Las diferencias en la temperatura del suelo son más marcadas entre ambos sitios de lo que varía la temperatura ambiental dentro de cada zona encontrándose una diferencia de 10 °C aproximadamente al comparar entre el valor máximo y el valor mínimo (Fig. 3.23).

La cantidad de radiación fotosintéticamente activa se registró a la altura del pecho y a 10 cm del suelo. El comportamiento es muy parecido en ambos sitios, no obstante, es importante hacer notar que en el *BB* la radiación a la altura del pecho fue un poco mayor que con respecto a los 10 cm del suelo, mientras que en el *MP* se registró mayor cantidad de radiación a los 10 cm del suelo en el mes de mayo.

La cantidad de radiación registrada en el *MP* siempre fue mayor que con respecto al *BB* (Figs. 3.24 y 3.25) los valores valores más altos fueron en el mes de mayo para ambas zonas y los más bajos en el mes de junio para el *MP* y en diciembre para el *BB*.

El porcentaje de humedad no muestra diferencias muy grandes entre zonas. En los puntos mínimos y máximos siempre es menor el porcentaje de humedad del *BB* presentando éstos valores en el mes de mayo y junio respectivamente (Fig 3.26).

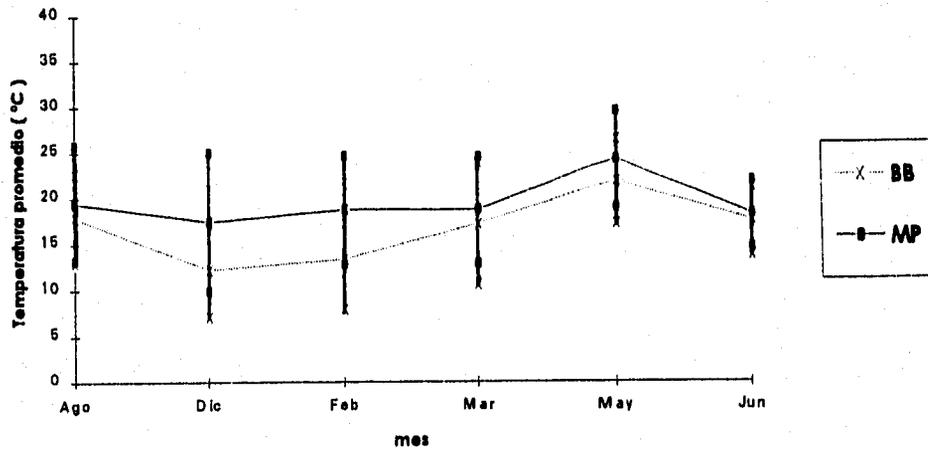


Figura 3.22 Temperatura ambiental promedio en ambas zonas, tomada durante un día de los meses de agosto y diciembre de 1993, febrero, marzo, mayo y junio de 1994

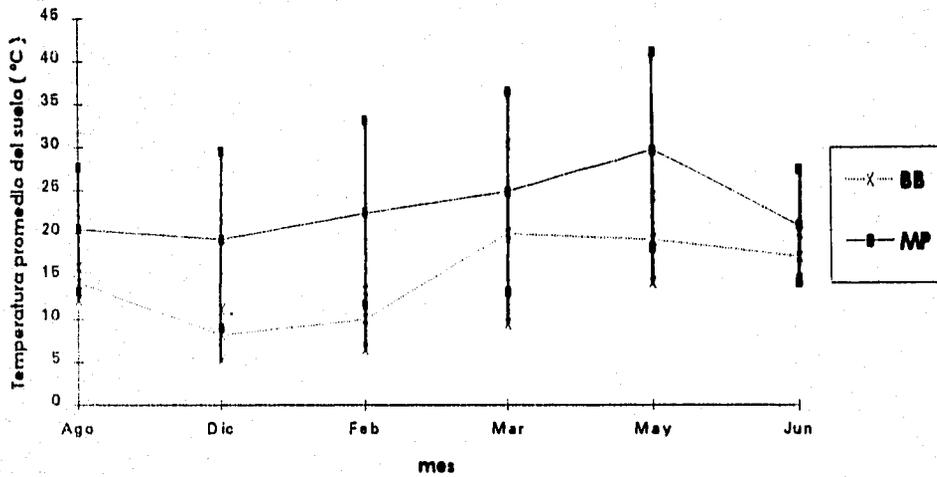


Figura 3.23 Temperatura promedio del suelo tomada en un punto fijo de cada zona que no cambió a lo largo de los meses evaluados.

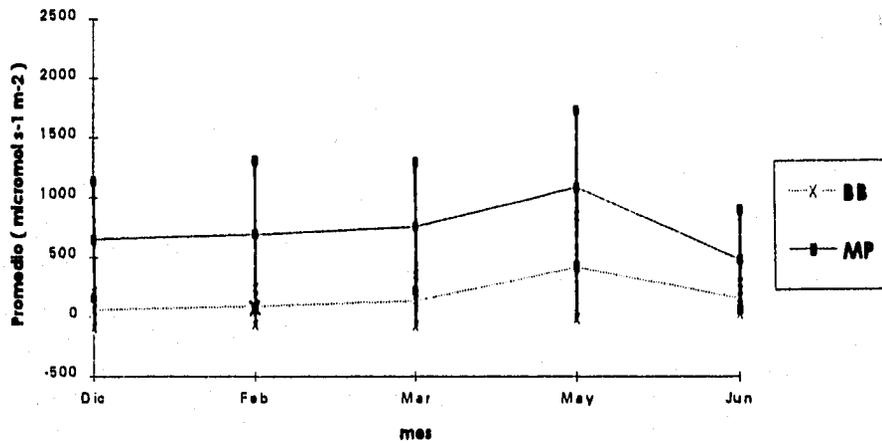


Figura 3.24 Promedio de la cantidad de radiación fotosintéticamente activa (entre los 630-760 nm) tomada a la altura del pecho en ambas zonas. El primer censo en este caso fué en el mes de diciembre de 1993, pues no se dispuso del aparato necesario para medir la radiación en agosto.

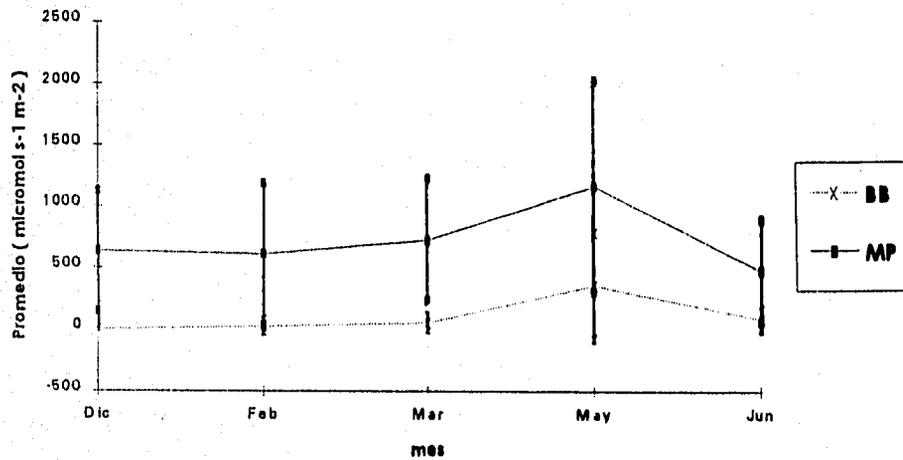


Figura 3.25 Promedio de la cantidad de radiación fotosintéticamente activa (entre los 630-760 nm) tomada a 10cm del suelo en ambas zonas. El primer censo en este caso fué en el mes de diciembre de 1993, pues no se dispuso del aparato necesario para medir la radiación en agosto.

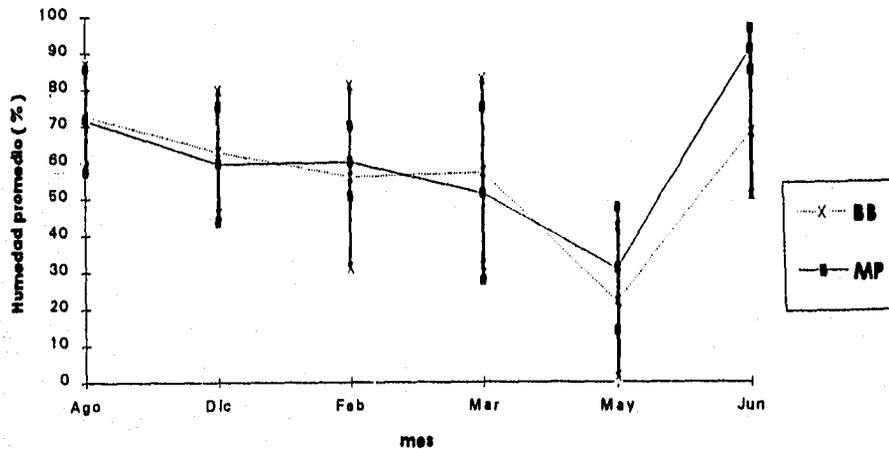


Figura 3.26 Humedad ambiental promedio en ambas zonas, evaluada durante un día de cada uno de los meses indicados.

Las diferencias en la temperatura promedio por horas son también más pronunciadas en el suelo que en el ambiente. El *MP* y el *BB* presentan la temperatura ambiental máxima a las 13 horas (25 °C y 21.5 °C respectivamente) existiendo una diferencia de 3.5 °C aproximadamente. La temperatura mínima de ambas zona se registra a las seis de la mañana (9 °C en el *MP* y 7.5 °C en el *BB*) con una diferencia de 1.5 °C.

En la temperatura del suelo, sin embargo, se registra una diferencia de 15 °C aproximadamente entre sus temperaturas máximas, 33.5 °C a las 14 horas en el *MP* y 18 °C a las 15 horas en el *BB*. La temperatura mínima para ambos sitio se observa a las seis de la mañana existiendo solamente una diferencia de un grado centígrado (Figs 3.27 y 3.28).

La cantidad de radiación fotosintéticamente activa que se registra en el *MP* es mayor que en el *BB* tanto a los 10 cm del suelo como a la altura del pecho. En ambas zonas se registra mayor cantidad de radiación a la altura del pecho, con valores máximos entre la 12 y las 14 horas. Los valores mínimos se registran a las 6 y a las 18 horas en el *BB* y a las 6 A.M. en el *MP*. (Figs. 3.29 y 3.30).

El porcentaje de humedad ambiental por horas tiene un comportamiento parecido entre sitios, sólo que el *BB* alcanza porcentajes de humedad menores a los del *MP* (Fig 3.31).

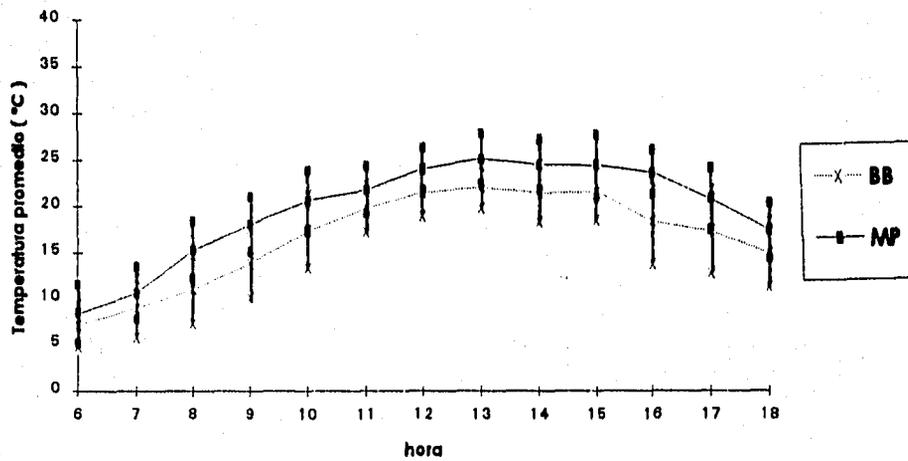


Figura 3.27 Temperatura ambiental promedio por horas en ambas zonas, obtenido a partir del día evaluado en los meses de agosto y diciembre de 1993, febrero, marzo, mayo y junio de 1994.

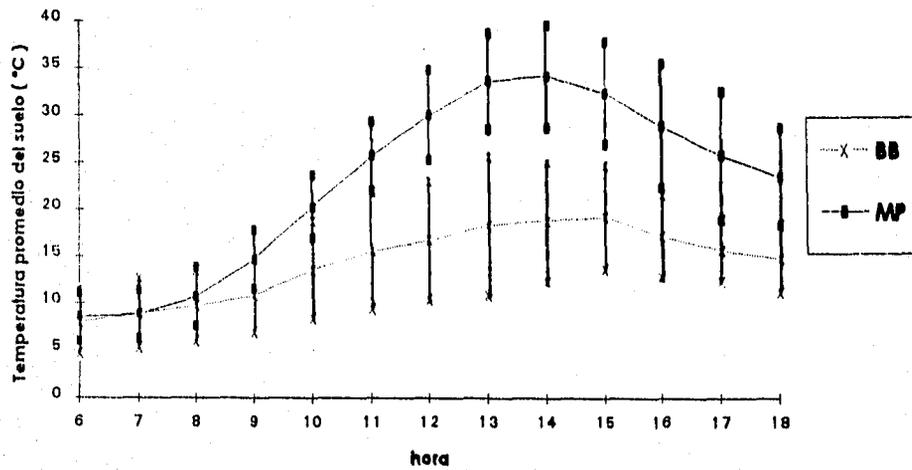


Figura 3.28 Temperatura promedio del suelo por horas en ambas zonas, obtenido a partir del día evaluado en los meses de agosto y diciembre de 1993, febrero, marzo, mayo y junio de 1994.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

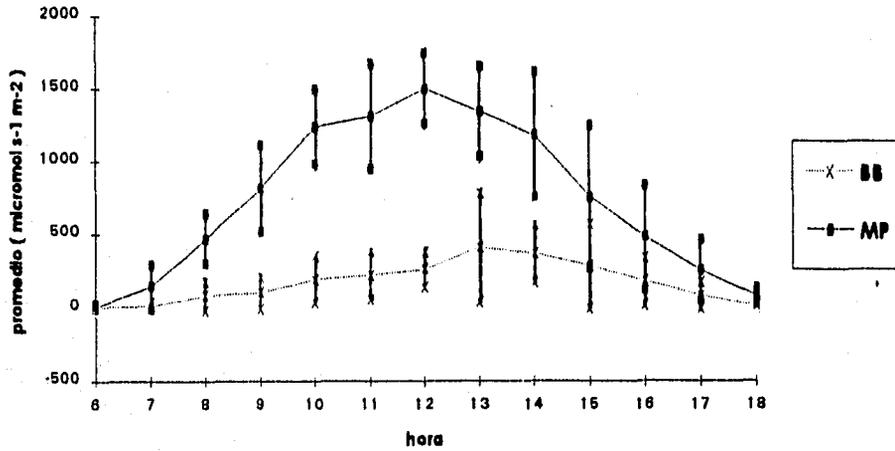


Figura 3.29 Promedio por horas de la radiación fotosintéticamente activa, tomada a la altura del pecho en ambas zonas, obtenido a partir del día evaluado en los meses de agosto y diciembre de 1993, febrero, marzo, mayo y junio de 1994.

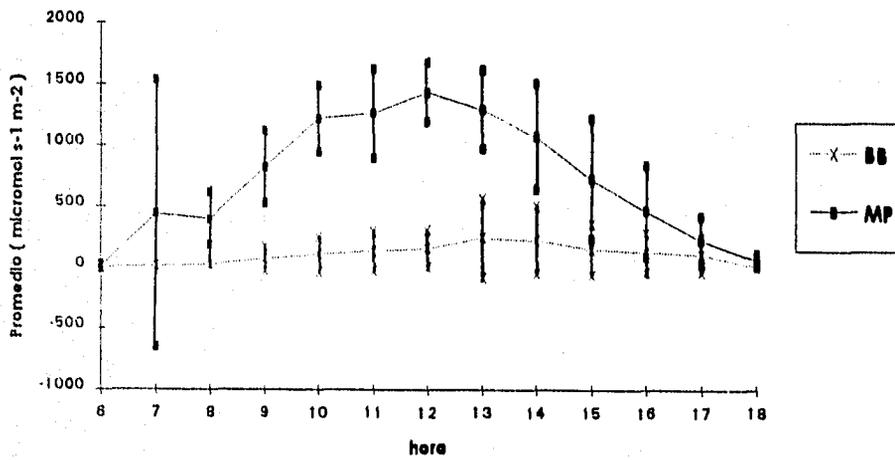


Figura 3.30 Promedio por horas de la radiación fotosintéticamente activa, tomada a los 10cm del suelo en ambas zonas, obtenido a partir del día evaluado en los meses de agosto y diciembre de 1993, febrero, marzo, mayo y junio de 1994.

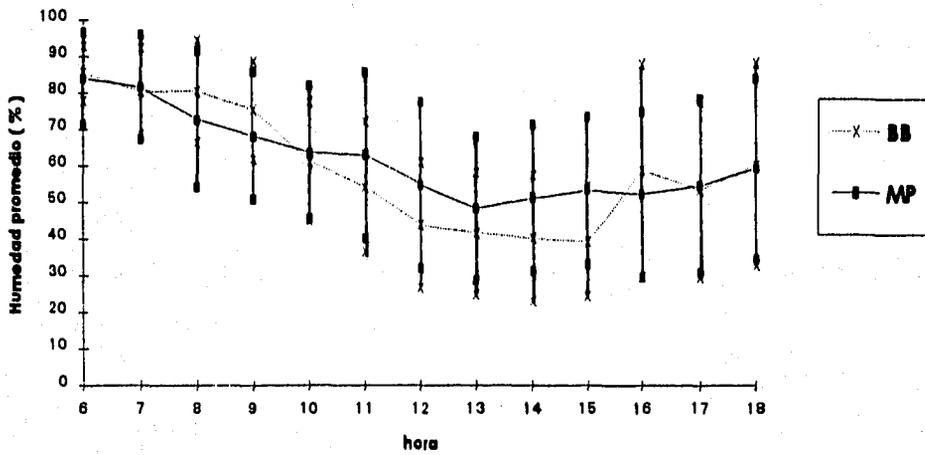


Figura 3.31 Humedad ambiental promedio por horas en ambas zonas, obtenido a partir del día evaluado en los meses de agosto y diciembre de 1993, febrero, marzo, mayo y junio de 1994.

4. DISCUSIÓN y CONCLUSIONES

4.1 Análisis matricial

Salvia mexicana es una especie típica del BB (Soberón *et al.* 1991), sin embargo también crece en otras zonas como el matorral perturbado, formando manchones aislados y siendo una de las especies que más altura alcanza bajo las condiciones que prevalecen actualmente.

Las variaciones en la tasa de producción de las unidades de construcción, i.e. de los módulos, producen formas y tamaños propios para cada individuo que pueden representar las características de una población en particular. Estas variaciones inducidas por el ambiente son parte de la plasticidad de las plantas y, naturalmente están restringidas por sus características genéticas (Harper, 1986).

Existen varias formas de evaluar las variaciones en el crecimiento de las plantas. En este trabajo se partió del enfoque modular del análisis de crecimiento, originalmente propuesto por Harper y White (1974). El termino módulo generalmente se aplica de manera muy laxa pudiendo representar cualquier unidad estructural que se itera en una planta. De este modo, un modulo puede ser una hoja, una metámera, un ramet, una rama etc. (Bell, 1991).

En este trabajo las unidades estructurales utilizadas para analizar el crecimiento de los individuos fueron las ramas. Bell (1991) describe a las ramas en términos de unidades jerárquicas que se distribuyen en órdenes sucesivos. Existen dos maneras de ordenar un sistema de ramas, el primero consiste en partir de la parte central del sistema hacia afuera. Por ejemplo en un árbol sería desde el tronco hacia las ramas externas. Esta forma se denomina "centrífuga". Un segundo proceso denominado "centrípeto" consiste en un ordenamiento desde la periferia hacia la parte central del sistema (Bell, 1991). En este trabajo, el ordenamiento fue centrífugo considerando como rama primaria a aquella que crece de manera vertical emergiendo desde el suelo continuando el ordenamiento hacia las ramas de la periferia que derivan de la rama primaria. Las ramas primarias permitieron reconocer las clases o categorías de tamaño y evaluar el crecimiento de los individuos.

Además, con base en el mismo enfoque, se analizaron por separado las ramas primarias utilizando las ramas de la periferia que emergen de ellas (ramas de segundo orden, tercer orden etc.) para categorizarlas y evaluar su crecimiento.

Watkinson (1988) menciona que a pesar de la gran variedad de subunidades como las ramas o las hojas utilizadas para explorar el crecimiento de las plantas, un gran número de trabajos utilizan los meristemos (Porter, 1983 (I); Porter, 1983 (II)) ya que estos representan el potencial de crecimiento de la planta y reflejan su historia. Critica que las subunidades superiores a los meristemos (ramas, tallos, hojas etc.) pueden presentar una gran variabilidad en el tamaño.

A pesar de las observaciones de Watkinson las ramas siguen siendo subunidades que reflejan en gran medida el crecimiento de las plantas como resultado de la exploración y el aprovechamiento de los recursos del medio (Bell, 1991). Un ejemplo de esto se observa en el estudio realizado por Mc Graw y Antonovics (1983) en el cual desarrollan un modelo demográfico de crecimiento con *Dryas octopetala*, una especie arbustiva perenne que crece en dos zonas contrastantes de Alaska. Las ramas fueron consideradas como las unidades modulares que describen su crecimiento. De manera similar el crecimiento de *Salvia mexicana* fue evaluado mediante sus ramas pues nos pareció que estas representaban en gran medida la forma en que los individuos crecen explorando su medio.

En el *MP* se observa una gran heterogeneidad del sustrato que se refleja en el crecimiento de las plantas y se corrobora con el análisis de suelo que más adelante se discutirá. La mayor parte de los individuos de *Salvia mexicana* de esta zona murieron durante la época de sequía (aproximadamente de febrero a mayo de 1993). Fowler y Antonovics (1981) registraron para *Salvia lyrata* la tasa de mortalidad más elevada durante el verano que es la época más seca en el norte de Carolina. Los pocos individuos que sobrevivieron fueron básicamente los de las categorías superiores, i.e. los que tenían mayor número de ramas primarias. En general estos eran individuos muy vigorosos que añadían bimestralmente una gran cantidad de ramas primarias nuevas que, sin embargo, morían rápidamente. Los individuos que crecen vigorosamente en el *MP* son aquellos que se encuentran en

micrositios favorables, ya sea por la cantidad o calidad del suelo o ambas, o porque se encuentran semiprotectidos de la fuerte insolación por rocas, arbustos o árboles.

En la matriz de proyección construida para los individuos de este sitio observamos con más frecuencia transiciones por debajo de la subdiagonal que las que vemos en la matriz para el *BB*, aunque con valores muy bajos de supervivencia. Esto indica un crecimiento vegetativo vigoroso de los pocos individuos que sobreviven. El valor más elevado en la matriz es el de la permanencia de los individuos de la categoría 5 que son los que básicamente sostienen a la población.

En el *BB* se observa que *Salvia mexicana* crece abundantemente, lo que apoya la observación de Soberón *et al.* (1991) quienes proponen a la especie como indicadora de esta comunidad. En relación a lo anterior observamos que en la matriz de proyección (Cuadro 3.6 A) los valores de cada celda son en general mayores a los estimados para el *MP*. En época de lluvias, sin embargo se notó un aumento en el crecimiento de otras herbáceas y enredaderas que llegaban a crecer sobre las ramas de *Salvia mexicana* incrementando la mortalidad de esta última sobre todo en las primeras clases de tamaño. Cody (1991) menciona que la interrelación que establecen los organismos que habitan un lugar afecta significativamente más el crecimiento de las plantas que las condiciones ambientales que las rodean.

Se sabe que para las plantas perennes la inversión adicional de recursos para el crecimiento vegetativo se traduce en una disminución de la posibilidad de muerte (Mc Graw y Antonovics, 1983; Bloom *et al.* 1985; Kozlowski, 1992), por esto fue importante medir el crecimiento vegetativo de la población de ramas primarias.

En las matrices para ramas de primer orden la probabilidad de supervivencia de las ramas primarias "viejas" del *MP* (aquellas que se marcaron desde la primera evaluación) así como el número de ramas nuevas que generó en promedio cada rama marcada desde la primera evaluación en el mismo lugar, es generalmente menor que con respecto al *BB*. Lo anterior puede deberse a las condiciones ambientales drásticas (sobre todo en la temperatura del suelo y la cantidad de radiación, que más adelante se discutirá) que imperan en el *MP* provocando valores de crecimiento poblacional

menores a los del *BB*. También es importante resaltar que en las matrices de proyección para ramas primarias lo que más contribuye a los valores dentro de cada celda es el crecimiento vegetativo, es decir, el incremento en el número de ramas de primer orden, más que las transiciones de las ramas primarias "viejas" (ya que la mayoría de ellas murieron después del año de estudio). En las matrices de sensibilidad y elasticidad ya no es posible detectar dentro de los valores de cada celda qué corresponde al crecimiento vegetativo y qué a la sobrevivencia de las ramas "viejas", por lo que se asumió que las contribuciones a el valor de λ lo constituye básicamente el crecimiento vegetativo.

La fecundidad en plantas con un gran número de meristemas apicales generalmente aumenta conforme la edad y el tamaño incrementan, hasta un cierto límite en donde la fecundidad empieza a disminuir ya sea por senescencia o por daños externos (Watkinson y White, 1985; Watkinson, 1988) En relación a lo anterior se esperaría que en *Salvia mexicana* las plantas que tuvieran ramas primarias más ramificadas serían las que presentarían los valores más altos de fecundidad. Si observamos los resultados obtenidos en los Residuos Ajustados de Haberman vemos que los individuos del *BB* presentaban grados mayores de ramificación que llegaban hasta ramas de quinto orden desde que tenían pocas ramas primarias, es decir desde que pertenecían a las primeras categorías. Por el contrario en el *MP* las ramas primarias de los individuos se ramificaban a órdenes cada vez más elevados conforme iban aumentando el número de ramas de primer orden. Los valores de fecundidad en las matrices de proyección de ambas zonas coincidieron con este patrón de comportamiento. En el *MP* los individuos de talla media y las ramas primarias muy ramificadas son los que tuvieron un valor de fecundidad más alto, mientras que en el *BB* son los individuos más pequeños, es decir los de menor número de ramas primarias profusamente ramificadas. Así, la fecundidad parece que dependió de la presencia de ramas de órdenes superiores más que de la mera abundancia de ramas de primer orden.

Las condiciones ambientales influyen fuertemente en la forma de crecimiento de las plantas (Fowler y Antonovics, 1981; Mc Graw y Antonovics, 1983; Cody, 1991; Kadmon, 1993; Porter, 1989). El que los individuos del *BB* se encontraran más ramificados desde que tenían pocas ramas de

primer orden posiblemente se debió a razones ambientales. En el *BB* la radiación es un factor limitante, y las plantas sometidas a estas condiciones probablemente resuelven la problemática presentando una cobertura mayor a través de una ramificación más profusa. Las ramificaciones abundantes características del *BB* representan no sólo una forma de crecimiento sino también de exploración y de captura de energía solar. En el *MP* la mayor irradiación, así como la menor disponibilidad de agua y nutrientes, configuran un patrón de ramificación diferente al del *BB*, que lleva a que la reproducción se efectúe solo en individuos de las categorías de tamaño más altas. Las morfologías contrastantes, así como las diferencias en el patrón reproductivo, denotan una plasticidad que explica la amplia distribución de la especie en el Parque Ecológico Ciudad de México, sin ocultar sus preferencias.

Si comparamos la estructura estable de tamaños proyectada para los individuos de las dos zonas, vemos que en ambos casos la proporción más alta de organismos se encontró en la categoría 0, mientras que el porcentaje de individuos que pasa a la categoría 1 fue siempre menor (sobre todo en el *MP*), ya que se observa un fuerte decremento en las proporciones de organismos con respecto a la categoría 0. Esto hace pensar que existen fuertes presiones selectivas sobre la transición de los individuos más pequeños (categoría 0) que impiden su paso a las siguientes categorías, como es común en las poblaciones vegetales (Stein, 1992).

El segundo valor en importancia en la estructura estable de tamaños del *BB* está en la categoría 1, lo que indica que la población, de seguir las condiciones actuales, estaría conformada básicamente por individuos de pocas ramas primarias que posiblemente sean más jóvenes que los individuos con más ramas de este orden.

En el *MP*, después de la categoría 0 el porcentaje más alto de individuos se encuentra en la categoría 5, i.e. la población estaría compuesta predominantemente por individuos grandes que probablemente sean menos jóvenes que los de menor número de ramas primarias. De esta forma la presencia sostenida de individuos de los últimos estadios no está garantizada, puesto que las clases previas están poco representadas y sus probabilidades tanto de supervivencia como de transición son

muy bajas. Así, la alta mortalidad y el bajo crecimiento de las etapas iniciales e intermedias llevan a un crecimiento negativo en esta zona, como lo indica el valor de λ (0.585).

Los tamaños (o las categorías) menos representadas en el *BB* son las más grandes (4 y 5). Posiblemente por competencia por el espacio entre ellas mismas o con otras herbáceas y arbustos pocos individuos de *Salvia mexicana* pueden alcanzar el tamaño de individuos de la categoría 4 y 5. La estructura de tamaños en el *BB* coincide con lo reportado en la literatura, donde se menciona que las poblaciones de plantas establecen jerarquías de tamaños existiendo generalmente más individuos pequeños y pocos grandes (Harper, 1980). En el *MP* este patrón no se conserva, pues las categorías 1 y 2 son las menos representadas debido a una alta mortalidad de plantas de este tamaño. Lo anterior probablemente se deba a las condiciones heterogéneas del suelo donde solo ciertos micrositios son favorables para el crecimiento de las plantas así como a la alta radiación y temperatura.

En la estructura estable de tamaños a nivel de ramas primarias no observamos que las tendencias sean muy distintas entre sitios, quizá la diferencia más notoria sea en el porcentaje más elevado de ramas que sobreviven en la categoría 3 del *MP*, mientras que en el *BB* el porcentaje más alto se encuentra en la categoría 1. Lo anterior posiblemente se debe a que por las condiciones lumínicas es más factible que sobrevivan ramas más ramificadas en el *MP* que en el *BB*, además de estar asociado a la supervivencia de los individuos.

El menor porcentaje de ramas primarias se encuentra para ambos sitios en las categorías 5 y 6, es decir aquellas con un mayor número de ramas de tipo II, de modo que puede suponerse un cierto equilibrio entre el número de ramas primarias y el grado de ramificaciones subsiguiente que presentan.

El valor reproductivo (λ), representado vectorialmente en los modelos matriciales mide la contribución de los individuos de cada categoría al crecimiento poblacional (Steams, 1992). En los individuos del *BB* y del *MP* observamos que la contribución máxima se alcanzará en la categoría de tamaño más grande (categoría 5), mientras que en las ramas primarias de ambos sitios el valor

reproductivo más alto se dará en la categoría 1, es decir las ramas de primer orden menos ramificadas (fig. 3.3 y 3.4). Es importante notar que el número de descendientes con que contribuirá cada categoría en el *BB* a nivel de individuos aumenta paulatinamente teniendo valores reproductivos muy cercanos entre las categorías. Por el contrario en el *MP* observamos un aumento drástico del valor reproductivo de la categoría 5 con respecto a las demás categorías. Se podría pensar que los individuos que más contribuirán a las siguientes generaciones son aquellos con mayor número de ramas primarias que a su vez no están muy ramificados. Aparentemente la tendencia de la población, una vez alcanzada la estructura estable de tanaños, es asignar prioritariamente recursos a la reproducción antes que a la ramificación de las ramas primarias. Esto es congruente con el aparente balance entre el número de ramas de primer orden y el de los órdenes subsiguientes. Sería importante determinar en estudios posteriores el efecto de la reproducción sobre los patrones de ramificación.

El establecimiento de los individuos más pequeños es uno de los momentos más críticos en el ciclo de vida de la mayoría de las plantas y llega a tener un fuerte efecto sobre su adecuación (Stearns, 1992). Las matrices de sensibilidad para individuos muestran que en ambas zonas es en la transición de la categoría 0 a otras categorías donde encontramos los valores más altos, sin embargo es importante hacer notar que en el *MP* λ se vuelve también muy sensible a cambios en la permanencia de la categoría 5 denotando una vez más la importancia que juega ésta en la población.

La elasticidad permite transformar los datos de cada elemento de la matriz de sensibilidad en una medida relativa, con lo que la comparación entre matrices se hace posible (van Groenendael, 1988; Stearns, 1992; Silvertown, 1993). Los valores de elasticidad en el *MP* indican que los individuos que más contribuyen a la tasa de crecimiento de la población (λ) son los de la categoría 5, mientras que en el *BB* son los más pequeños (categorías 1 y 2). En relación a lo anterior tenemos que la tasa de crecimiento poblacional en el *MP* es baja (0.585) debido a la falta de individuos pequeños que remplazarán a los individuos grandes cuando estos mueran. De esta manera la

población tenderá a disminuir. En el *BB* por el contrario la población tenderá a incrementarse gracias a la presencia de individuos pequeños.

Si analizamos la elasticidad en relación a lo que representa cada región de la matriz (cuadro 3.15) vemos que a nivel de individuos en el *MP* el valor de λ se mantiene gracias a la permanencia y, en especial a la de los individuos de la categoría 5, mientras que lo que menos contribuye es la fecundidad. En el *BB* es el crecimiento de los individuos lo que más contribuye al valor de λ y la retrogresión la que menos. En este sitio sin embargo no encontramos diferencias tan drásticas entre los valores de crecimiento, permanencia y fecundidad siendo este último el segundo en importancia.

De acuerdo al análisis de sensibilidad de las ramas primarias en ambas zonas (tomando en cuenta que en la matriz están combinados la producción de ramas nuevas con las transiciones de las ramas primarias "viejas") vemos que existe mayor sensibilidad a la producción de nuevas ramas de primer orden y menos en el crecimiento de las propias ramas. Esto quiere decir que la tasa de crecimiento poblacional (λ) se verá más afectada si existe una disminución en la producción de ramas nuevas (van Groenendael, 1988; Stearns, 1992; Silvertown y Lovett Doust, 1993). Sin embargo no en todas las plantas ocurre lo mismo, en el caso de *Dryas octopetala*, por ejemplo, con la que se hizo un estudio demográfico utilizando como unidades modulares los tallos de la planta, encontraron que la población de módulos es más sensible al crecimiento anual de los mismos que a la producción de nuevos tallos. Este resultado sorprendió a los autores, pues ellos esperaban que ocurriera algo parecido a lo que ocurre en *Salvia* (Mc Graw y Antonovics, 1983). Para *Salvia mexicana* el recambio de ramas de primer orden representa un evento importante pues disminuye la posibilidad de muerte del individuo.

En cuanto a la elasticidad de las ramas primarias vemos que en el *BB* lo que más contribuye al valor de λ es la producción de ramas primarias nuevas que no crecieron más allá de la categoría uno y que le fueron asignadas a ramas primarias "viejas" de la categoría uno (como se explica en la

metodología, cuadro 2.3). En el *MP* las ramas primarias nuevas que se quedan en la categoría uno o que crecen a la categoría dos y que se asignaron a ramas primarias viejas de la categoría uno y dos, son las que más contribuyen al valor de λ (fig 3.7 y 3.8). Así, se puede decir que la tasa de crecimiento poblacional de las ramas primarias del *BB* se mantiene en buena parte gracias a las ramas primarias nuevas de la categoría uno, mientras que en el *MP* es gracias a las ramas nuevas de la categoría uno y dos. La interpretación de las matrices de sensibilidad y de elasticidad de las ramas primarias, como ya se mencionó, se debe centrar en el crecimiento vegetativo más que en la transición de las ramas primarias "viejas", ya que éstas presentaron valores muy bajos de supervivencia. Se puede suponer entonces que las ramas de primer orden nuevas son las que mantienen la tasa de crecimiento de la población de ramas.

El crecimiento vegetativo en las plantas perennes es importante, ya que disminuye las posibilidades de muerte permitiendo que el individuo sobreviva durante largo tiempo (Kozłowski, 1992). En *Salvia mexicana* es gracias al recambio de ramas que los individuos se mantienen vivos, aún cuando las ramas primarias que fueron marcadas en la primera evaluación habían muerto en su gran mayoría al concluir el año de estudio.

Existe un axioma en la teoría de historias de vida que dice que pueden darse "trueques" o "intercambios" entre los diferentes parámetros de las historias de vida, en particular entre la reproducción, el crecimiento y la supervivencia (Steams, 1992). En herbáceas de vida corta, por ejemplo, se podría esperar un intercambio entre la fecundidad y la supervivencia, siendo más importante la primera. Por otro lado la supervivencia e incluso la permanencia en una misma categoría son más importantes para los árboles de larga vida (Silvertown *et al.*, 1993). Mediante los valores de las matrices de elasticidad y con el modelo triangular propuesto por Silvertown *et al.* (1993) es posible medir la contribución de cada componente biológico en el ciclo de vida de las plantas. De esta manera se pudo observar como *Salvia mexicana* creciendo en sitios contrastantes se ubica en zonas distintas del triángulo, como resultado de las diferentes importancias relativas de cada componente biológico.

El *MP* fue perturbado severamente por la acción humana e ignoramos si *S. mexicana* se encontraba ahí desde antes del establecimiento de gente en esa zona o bien si la especie prosperó durante la ocupación o después de que fue desalojado el lugar. Actualmente existen factores externos como poca disponibilidad de agua, de nutrientes y temperaturas probablemente subóptimas que limitan el crecimiento de éstas plantas. La mortalidad de *S. mexicana* en el *MP* fue muy alta durante este año y, como ya se dijo, únicamente sobrevivieron los individuos grandes que posiblemente crecen en microsítios favorables (De Kroon y Hutchings, 1995). Con base en lo anterior y de acuerdo al resultado obtenido en el triángulo (C-S-F) vemos que para la especie en esta zona el único componente del ciclo de vida realmente importante para λ es la supervivencia, ya que los factores externos que la "estresan" limitan el crecimiento y la reproducción. En el *BB* los tres componentes biológicos del ciclo de vida se encuentran más equilibrados siendo ligeramente más importante el valor de crecimiento (fecundidad= 0.31, Supervivencia= 0.33 y Crecimiento= 0.35).

Al analizar los valores de elasticidad mediante el modelo triangular de Silvertown *et al.* (op. cit), se debe de tener siempre en mente el tipo de poblaciones estudiadas, de lo contrario se puede llegar a cometer errores extremos, como considerar a estas matrices equivalentes a las matrices de especies que tienen historias de vida diferentes. Con esto en mente, es posible e interesante ver cómo la misma especie puede tener comportamientos distintos en condiciones contrastantes. La plasticidad en las plantas juega un papel importante (Slade y Hutchings, 1987; Wilson, 1991; De Kroon y Hutchings, 1995), ya que conlleva diferentes estrategias para el crecimiento, la supervivencia y la fecundidad, de acuerdo a los recursos disponibles en el ambiente (Bloom *et al.*, 1985). Estas diferencias se hacen patentes con la comparación aquí realizada.

4.II Natalidad y mortalidad en todos los órdenes de ramificación

Las gráficas de natalidad y mortalidad acumuladas nos permitieron comparar la dinámica poblacional de las ramas de todos los órdenes a lo largo de un periodo de tiempo (White, 1980).

En el *MP* el número inicial de ramas fue siempre superior con respecto al *BB*, sin embargo el número de ramas al final del año de estudio no fue muy diferente entre zonas debido a la alta mortalidad característica del *MP*.

La dinámica de las ramas de primer orden en ambos sitios tuvo comportamientos contrastantes, ya que mientras la mortalidad de ramas disminuyó en el *MP* durante la época de lluvias, en el *BB* se incrementó. Para las ramas de segundo y tercer orden en los dos sitios se encontró un comportamiento muy parecido, es decir, un incremento en los meses de lluvia e incluso al término de la misma (hasta noviembre). Sin embargo en el *MP* entre los meses de junio y agosto el incremento no fue pronunciado como sucedió en el *BB*. Los patrones de recambio fueron diferentes en las dos zonas, siendo más altos en el *BB*.

Es importante notar que la dinámica de las ramas primarias del *BB* fue contraria a la de los órdenes secundario y terciario del mismo sitio pues, como ya se mencionó, en época de lluvias las ramas de primer orden disminuyeron pero las de segundo y tercer orden aumentaron. Lo anterior posiblemente se debió a que a pesar de que en el *BB* en época de lluvias hubo un incremento en la mortalidad de ramas, la natalidad no disminuyó drásticamente. Las ramas primarias nuevas fueron las que comenzaron a ramificarse a órdenes secundario y terciario por lo que en época de lluvias la población de estos órdenes de ramificación se incrementó.

A partir de las ramas de cuarto orden la población de los dos lugares disminuyó hasta el mes de agosto y empezó a aumentar desde este último hasta noviembre. Este recorrido de los meses en los que la población aumentó con respecto a las ramas de primero, segundo y tercer orden se debe a la sencilla razón de que son necesarias ramas de órdenes previos para tener ramas de órdenes superiores.

Las plantas pueden definirse por un modelo arquitectónico que en algunos casos puede verse modificado por influencia del medio ambiente (Bell, 1991, Porter, 1989). A pesar de que la supervivencia de ramas en *Salvia mexicana* es muy distinta en ambas zonas, el patrón arquitectónico de la especie se mantiene. Con base en lo anterior es posible que las gráficas de mortalidad y natalidad acumulada (gráficas 3.10 - 3.20) muestren patrones parecidos entre las ramas del mismo

orden (en la forma de la gráfica, mas no en el número de ramas que nacen y mueren) a pesar de estar creciendo en zonas diferentes.

Las ramas de primer orden no mostraron un comportamiento parecido entre sitios. El incremento en la mortalidad de las ramas primarias del *BB* en época de lluvias posiblemente se debió al aumento en la competencia con otras herbáceas y enredaderas que proliferan durante esa época y que también provocan un incremento en la mortalidad de individuos, sobre todo de las primeras categorías. En el *MP*, la época de lluvias permitió a la población de ramas de primer orden recuperarse después de la época de sequía, cuando la mortalidad fué muy elevada. Los mecanismos fisiológicos que regulan la longevidad y el recambio de ramas no se conocen, pero es de suponerse que en ellos se encuentra parte de la explicación de estos procesos (Bloom, 1985).

4.III Supervivencia y reclutamiento de individuos de la categoría 0

La probabilidad de supervivencia de los individuos de la categoría 0 es siempre mayor en el *BB*, siendo esto más notorio durante el primer semestre del año, i.e., en los meses de sequía. Sin embargo el reclutamiento de estos individuos fué mayor en el *MP*. Los factores que favorecen la germinación de las semillas no fueron estimados, pero podría explorarse la hipótesis de en el *MP* la germinación de las semillas se ve favorecida por las condiciones de luz, factor que en el *BB* podría ser limitante. En este sentido, Shaw y Antonovics (1986) en un trabajo de densidad-dependencia con *Salvia lyrata* encontraron que el establecimiento de plántulas se ve disminuido por la presencia de individuos adultos. Por ello, otra posibilidad es que el reclutamiento sea menor en el *BB* por un mecanismo similar al reportado en *Salvia lyrata*. Una presencia mayor de individuos de *Salvia mexicana* establecidos en el *BB* pudiera provocar un reclutamiento menor al observado en el *MP*.

Una vez que los individuos de la categoría 0 han emergido, las probabilidades de supervivencia de estos individuos se ven reducidas en el *MP*. Esta menor supervivencia podría deberse a la poca disponibilidad de agua o a temperaturas subóptimas quizá también a la poca disponibilidad de

nutrientes o a la dureza del sustrato. La presencia de individuos adultos podría también contribuir a la disminución en la supervivencia de estos organismos (Shaw y Antonovics, 1986).

4.IV Condiciones ambientales

El suelo es uno de los factores ambientales que tienen gran influencia sobre el crecimiento de las plantas (Buckman y Brady, 1970). Del análisis edafológico realizado para cada zona se pueden extraer dos puntos importantes. En primer lugar es interesante ver que existen diferencias significativas en la varianza de algunos componentes del suelo, siendo siempre mayor la varianza en el *MP*. Los componentes que presentan una variación mayor en este sitio son el pH, el nitrógeno en algunas de sus formas y el fósforo, todos de gran importancia para el crecimiento de las plantas (Buckman y Brady, 1970; Millar, 1971). El hecho de que en los análisis efectuados la varianza siempre sea mayor en el *MP* indica que el suelo es más heterogéneo que en el *BB* lo que podría causar que existiera una limitación en cuanto al número de micrositios con concentraciones de nutrientes adecuados y disponibles para los individuos. Es probable que las plantas que logren germinar en estos micrositios del *MP* crezcan vigorosamente y sólo hasta que estos individuos mueran el lugar pueda ser ocupado por otras plantas.

En segundo lugar hay también diferencias significativas en la concentración de algunos nutrientes del suelo (nitrógeno en todas sus formas y en la concentración de sales). La prueba de Mann-Whitney indicó una mayor concentración de estos elementos en el *MP*. Sin embargo a pesar de que estadísticamente estos componentes se presentan en menor concentración en el *BB*, esto no genera diferencias muy drásticas en ambos sitios, como se ve en el cuadro 3.19, la cual reporta los resultados que obtuvieron los laboratorios que realizaron el análisis (Cultivos y Suelos S.A).

Gray (1983) realizó un trabajo en el que comparó el uso de nutrientes de un arbusto siempre verde de chaparral *Ceanothus megacarpus* y de *Salvia leucophylla* arbusto deciduo que crece en la costa sur de California. Asimismo Gray y Schlesinger (1983) compararon el uso de nutrientes por las mismas especies pero en condiciones de laboratorio. *Salvia leucophylla* depende más de los

nutrientes disponibles en el suelo que *Ceanothus*, tanto estacional como anualmente. Por otro lado en condiciones de laboratorio la tasa de crecimiento y tasa de absorción radicular de *Salvia* se incrementa notablemente cuando se le suministra nitrógeno después de un "estres" en el suministro de éste. El aumento en la productividad, área foliar, contenido de nitrógeno y tasa de absorción de sus raíces muestra un comportamiento lineal en respuesta al incremento de nitrógeno. Gray y Schlesinger piensan que ésta forma "oportunist" de obtener nutrientes del suelo de *Salvia leucophylla* pudiera ser una respuesta a las condiciones de sequía y pocos nutrientes que prevalecen en las zonas costeras donde crece esta especie. Si establecemos una similitud entre el MP y las costas del sur de California, *Salvia mexicana* pudiera estar tomando los nutrientes del suelo de una manera muy parecida; de esta forma se podría explicar la presencia de individuos que crecen tan vigorosamente en el matorral perturbado.

En relación a los valores microclimáticos registrados para ambas zonas (durante un día de los meses de agosto y diciembre de 1993 y uno de febrero, marzo, mayo y junio de 1994) se observa una diferencia mayor entre ambos sitios en cuanto a la cantidad de radiación registrada y la temperatura, sobre todo en el suelo. La humedad ambiental, a diferencia de lo que hubiéramos esperado, se comportó de manera parecida, existiendo incluso un menor porcentaje de humedad en el BB durante los meses de mayo y junio.

Es posible entonces que los factores que más afectan en la forma de crecimiento de *Salvia mexicana* sean la radiación y la temperatura del suelo, la humedad del suelo no fué medida pero podría suponerse que es un factor relevante. Es evidente que los factores físicos del medio afectan el crecimiento de las poblaciones de plantas (Fowler y Antonovics, 1981; Mc Graw y Antonovics, 1983; Cody, 1991; Kadmon, 1993; Porter, 1989). No es raro entonces que la radiación y la temperatura pudieran estar generando parámetros demográficos diferentes en *S. mexicana*, más aun cuando crece en sitios contrastantes.

Fowler y Antonovics (1981) compararon la variabilidad de los patrones demográficos de dos especies herbáceas *Plantago lanceolata* y *Salvia lyrata* que fueron transplantados en sitios

diferentes. Se encontraron diferencia en la supervivencia, tamaño y reproducción de ambas especies, debido a la variación de las condiciones físicas del ambiente y quizá a la abundancia de otras especies, herbívoros y patógenos.

Por otro lado un estudio con una planta anual de desierto, *Stipa capensis* prueba que la heterogeneidad del hábitat interactúa con las fluctuaciones de lluvia afectando la dinámica poblacional de la especie (Kadmon, 1993). Con base en lo anterior es evidente que los factores físicos del medio afectan de manera diferencial a las poblaciones de plantas en relación a la heterogeneidad del hábitat.

La importancia más obvia de la radiación solar en las plantas descansa en la dependencia de la vida sobre la fotosíntesis y la dependencia que a su vez tiene la fotosíntesis de la radiación . A muy bajos niveles de irradiación, se producen tasas fotosintéticas tan bajas que no alcanzan a compensar la pérdida energética causada por la respiración, mientras que, a medida que la irradiación se incrementa sobre el nivel necesario para el punto de compensación, se detecta un incremento proporcional de la fotosíntesis. El incremento de esta última, sin embargo, puede combinarse con otros factores para convertirse en limitante del crecimiento, pudiendo llegar a interrumpirlo. A irradiaciones muy altas, los factores secundarios tales como la alta respiración, la deficiencia de agua que causa el cierre de los estomas y la sobreacumulación de productos fotosintéticos en las hojas pueden dar como resultado un descenso en los niveles de fotosíntesis (Spurr y Barnes, 1982). La cantidad y calidad de radiación aunado a otros factores favorece la tasa de crecimiento de las plantas. Los individuos que crecen bajo condiciones de sombra desarrollan una estructura y apariencia diferente de las mismas plantas que crecen bajo radiación solar total. Estos cambios morfológicos son importantes ecológicamente para comprender la capacidad que tienen las especies estudiadas de ajustarse a la condiciones sombreadas y la reacción de estas plantas cuando súbitamente se produce un cambio de dichas condiciones.

La temperatura es un factor que influye en una serie de procesos importantes para las plantas como son la actividad de las enzimas que catalizan las reacciones bioquímicas, especialmente la

fotosíntesis y la respiración, la solubilidad del dióxido de carbono y el oxígeno en las células vegetales, la transpiración, la capacidad de las raíces para absorber agua y minerales del suelo y la permeabilidad de la membrana celular.

Las bajas temperaturas disminuyen el grado de fotosíntesis mientras que a medida que se incrementa la temperatura la actividad vegetal aumenta hasta llegar a una temperatura óptima y luego disminuye hasta que se presenta una muerte por exceso de temperatura. Cuando se producen incrementos de la temperatura por encima del óptimo, el grado de fotosíntesis disminuye (Spurr y Barnes, 1982). En relación a lo anterior es posible que las altas temperaturas del suelo en el MP estén afectando el crecimiento y supervivencia de las plantas.

Aún cuando existen patrones genéticos que determinan el crecimiento de plantas de la misma especie (Schmid y Bazzaz, 1994) como se observa, en parte, en las dinámicas parecidas de natalidad y mortalidad acumuladas de las ramas de todos los órdenes en ambas zonas (figuras 3.10 hasta la 3.20), el medio influye de manera importante en el desarrollo de las plantas provocando crecimientos diferenciales en éstas como respuesta al ambiente circundante (Lovell, 1985; Jones, 1985).

Las dinámicas de natalidad y mortalidad de las ramas de todos los órdenes aún y cuando tienen comportamientos parecidos, reflejan también diferencias importantes provocadas por los factores ambientales. Los resultados que arrojan los Residuos Ajustados de Haberman y en general todo el análisis demográfico son también un reflejo del efecto de los factores ambientales en el crecimiento de las plantas

La demografía es una herramienta útil pues permite analizar la dinámica de las poblaciones y la enorme plasticidad que las plantas pueden mostrar en relación a los sitios en los que se desarrollan. Con base en el análisis matricial efectuado y el análisis de la dinámica de las ramas, podemos ver que *Salvia mexicana* a pesar de ser una especie típica del borde de bosque de encinos, tiene una tolerancia para crecer en sitios con condiciones ambientales diferentes utilizando estrategias distintas

de crecimiento. Dado el carácter perenne de la especie, su cobertura, y el recambio de ramas aquí reportado, *S. mexicana* en el matorral perturbado podría contribuir a la formación de microhabitats relevantes para la sucesión del lugar, sin embargo de continuar el comportamiento demográfico observado durante la temporada de estudio, es muy probable que la población tienda a desaparecer. Por otro lado se reporta en la literatura que los miembros de la familia de las labiadas y en particular en algunas especies del género *Salvia* se producen una gran cantidad de sustancias que pueden tener valor comercial, pero también las hay con efectos alelopáticos (Muller y del Moral, 1966; Muller et al., 1968, Lovett y Weerakoon, 1983). Ya que en el MP el establecimiento de individuos se ve limitado por la cantidad de espacios favorables, sería importante evaluar si *Salvia mexicana* produce sustancias alelopáticas antes de considerarla como una especie propicia para la restauración del matorral xerófilo perturbado dentro del Parque Ecológico de la Ciudad de México.

5. BIBLIOGRAFÍA

- Antonovics, J. y L. Fowler. 1985. Analysis of frequency and density effects on growth in mixtures of *Salvia splendens* and *Linum grandiflorum* using hexagonal fan designs. Journal of Ecology. 73, 219-234.
- Bazzaz, F.A. y J.L. Harper. 1977. Demographic analysis of the growth of *Linum usitatissimum*. New Phytol 78: 193-208.
- Begon, M., J.L. Harper y C. Townsend. 1987. Ecología: individuos, poblaciones y comunidades. Ediciones Omega. Barcelona. 886 pp.
- Begon, M. y M. Mortimer. 1986. Population ecology, a unified study of animals and plants. Blackwell Scientific Publication. Gran Bretaña. 219 p.
- Bell, A.D. 1986. The simulation of branching patterns in modular organisms. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 313: 143-159.
- Bell A.D. 1991. Plant form: An illustrated guide to flowering plant morphology. Oxford University press. 341p.
- Bloom, A.J. F. Stuart Chapin y H.A. Mooney. 1985. Resource limitation in plants- an economic analogy. Ann. Rev. Ecol. Syst. 16, 363-392.
- Buckman, H.O. y N.C. Brady. 1970. Naturaleza y propiedades de los suelos. Montaner y Simón S.A. España. 590 p.
- Cabrera, G.L. 1995. Ecología comparativa de dos comunidades de aves en un bosque templado del Ajusco medio, Distrito Federal. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Caswell, H. 1982. Stable population structure and reproductive value for populations with complex life cycles. Ecology. 63 (5): 1223-1231.
- Caswell, H. 1989. Matrix Population Models. Construction, Analysis, and Interpretation. Sinauer Associates, Inc. E.U.A. 328 p.
- Cody, M.L. 1991. Niche theory and plant growth form. Vegetatio. 97, 39-55.
- Conover, W.J. 1980. Practical Nonparametric Statistics. 2ª edición. John Wiley, New York. 494 p.
- Dawkins, R. 1982. The extended phenotype. Oxford University Press. 307 p.
- Dickinson, G.J. 1971. Nonparametric statistical inference. McGraw-Hills. Pensilvania. 306p.
- Dowdy, S. y S. Wearden. 1991. Statistics for research. John Wiley and sons. EUA. 629p.

- Enciso de la Vega, S. 1994. Las lavas del pedregal de San Angel. en: A. Rojo. (ed.). Reserva Ecológica " El Pedregal " de San Angel. Ecología, historia natural y manejo. UNAM. México. 410 p.
- Fowler, L.N. y J. Antonovics. 1981. Small- Scale variability in the demography of transplants of two herbaceous species. Ecology. 62 (6): 1450-1457.
- Foster, A.S. y E.M. Gifford. 1974. Comparative morphology of vascular plants. San Francisco California. E.U.A. 751 p.
- Gray, J.T. 1983. Nutrient use by evergreen and deciduos shrubs in southern California I. Community nutrient cycling and nutrient- use efficiency. Journal of Ecology. 71. 21-41.
- Gray, J.T. y W.H. Schlesinger. 1983. Nutrient use by evergreen and deciduos shrubs in southern California II. Experimental investigation of the relationship between growht, nitrogen uptake and nitrogen availability. Journal of Ecology. 71. 43-56.
- Greig-Smith, P. 1983. Quantitative plant ecology. Blackwell. Gran Bretaña. 71 p.
- Groenendaal, J.H. van, H. Kroon y H. Caswell. 1988. Projection Matrices in Population Biology. Trends in Ecology and Evolution. vol. 3 (10): 264-269.
- Hallé, R., R.A.A. Oldeman y P.B. Tomlinson. 1986. Tropical Trees and Forest: Ann Architectural Analysis. Spring Verlag. Berlin. 86-97 pp.
- Harper, J.L. 1980. Plant demography and ecological theory. Oikos 35: 244-253.
- Harper, J.L. 1981. The concept of population in modular organisms. en: R.M. May. (ed.) Theoretical ecology, principles and applications. Blackwell. Oxford. 53-77 pp.
- Harper, J.L. 1986. Modules, Branches, and the capture of Resources. en: J.B.C. Jackson, L.W. Buss y R.E. Cook. (eds.). Population biology and evolution of clonal organisms. Yale University Press. E.U.A..1-33 pp.
- Harper, J.L. y J. White. 1974. The demography of plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 419-463.
- Jones, M. 1985. Modular demography and form in Silver Birch. en: J. White (ed.). Studies on plant demography. Academic Press, New York. 223-237 pp.
- Kadmon, R. 1993. Population dynamics consequences of habitat heterogeneity: an experimental study. Ecology. 74 (3): 816-825.
- Kozlowski, J. 1992. Optimal Allocation of Resources to Growth and Reproduction: Implication for Age and Size at Maturity. Trends in Ecology and Evolution. vol.7 (1): Enero. 15-19.
- de Kroon, H. y M.J. Hutchings. 1995. Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. Journal of Ecology. 83, 143-152.
- Larson, J. 1992. Estudio demográfico de *Echeveria gibbiflora* DC. (Crasulaceae) en el Pedregal de San Angel. México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.

- Lovell, H.P. y P.J. Lovell. 1985. The importance of plant as a determining factor in competition and habitat exploitation. en: J. White (ed.). Studies on plant demography. Academic Press, New York. 209-221 pp.
- Lovett, J.V. y W.L. Weerakoon. 1983. Weed characteristics of the Labiatae, with special reference to allelopathy. Biol. Agric. Hortic. 1 (2): 145-158.
- Mc Graw, J.B. y J. Antonovics. 1983. Experimental ecology of *Dryas octopetala* ecotypes II. A demographic model of growth, branching and fecundity. Journal of Ecology. 71, 899-912.
- Mc Graw, J.B. y K. Garbutt. 1990. Demographic growth analysis. Ecology. 71 (3): 1199-2003.
- Menges, E.S. 1990. Population Viability Analysis for an Endangered Plant. Conservation Biology. 4 (1): 52-62.
- Millar, C.E., L.M. Turk y H.D. Foth. 1971. Fundamentos de la Ciencia del Suelo. Continental, México. 572 p.
- Muller, H.C. y R. del Moral. 1966. Soil toxicity induced by terpenes from *Salvia leucophylla*. Bulletin of the Torrey Botanical Club. 93 (2): 130-137.
- Muller, H.W., P. Lober y B. Haley. 1968. Volatile growth inhibitors produced by *Salvia leucophylla*: effect on seedling growth and respiration. Bulletin of the Torrey Botanical Club. 95 (5): 415-422.
- Porter, J.R. 1983. A modular approach to analysis of plant growth I. Theory and principles. New Phytologist. 94, 183-190.
- Porter, J.R. 1983. A modular approach to analysis of plant growth II. Methods and results. New Phytologist. 94, 191-200.
- Porter, J.R. 1989. Modules, models and meristems in plant architecture. en: G. Rusell, B. Marshall y P.G. Jarvis. Plant canopies: their growth form and function. Cambridge University press. Cambridge. 178 p.
- Rzedowski, J. y G. Calderón. 1985. Flora Fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología. México. 674 p.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Acta Botánica Mexicana. 14: 3-21.
- Schmid, B. y F.A. Bazzaz. 1994. Crown construction, leaf dynamics and carbon gain in two perennials with contrasting architecture. Ecological monographs. 64 (2): 177-203.
- Schmitter, E. 1994. Investigaciones petrológicas en las lavas del pedregal de San Angel. en: A. Rojo. (ed.). Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Angel. Ecología, historia natural y manejo. UNAM. México. 410 p.

- Shaw, R.G. y J. Antonovics. 1986. Density-dependence in *Salvia lyrata*, a herbaceous perennial: the effects of experimental alteration of seed densities. Journal of Ecology. 74, 797-813.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I. y Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography- relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. Journal of Ecology. 81: 465-476.
- Silvertown, J. y Lovett Doust. 1993. Introduction to plant population biology. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 210 p.
- Slade, A.J. y M.J. Hutchings. 1987. The effects of light intensity on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. Journal of Ecology. 75, 639-650.
- Soberón, J., R. De la Maza, A. Hernández, C. Bonfil, S. Careaga. 1991. Reporte técnico final del primer año del proyecto "Restauración Ecológica de Lomas del Seminario". Centro de Ecología, UNAM, Coordinación General de Reordenación Urbana y Protección Ecológica, DDF. México.
- Stearns, S.C. 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford University Press. E.U.A. 249 p.
- Spurr, S.H. y B.V. Barnes. 1982. Ecología Forestal. A.G.T. Editor, México. 690 p.
- Tuomi, J. y T. Vuorisalo. 1989. What are the units of selection in modular organisms?. Oikos. 54: 227-233.
- Watkinson, A.R. 1988. On the growth and reproductive schedules of plants: a modular viewpoint. Acta Ecologica, Ecol. Plant. vol. 9 (1): 67-81.
- Watkinson, A.R., y J. White. 1985. Some Life-history consequences of modular construction in plants. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 313: 31-51.
- White, J. 1980. Demographic Factors in Population of Plants. en: O.T. Solbrig. (ed.). Demography and Evolution in Plant Population. University of California Press. 222 p.
- Wilson, S.D. 1991. Plasticity, morphology and distribution in twelve lakeshore plants. Oikos. 62: 292-298.