

198  
Reg



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Estudio poblacional de *Eucalyptus resinifera* Smith.  
(Myrtaceae) en la reserva ecológica de El Pedregal  
de San Angel, C.U., México D. F.

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

**B I O L O G O**

P R E S E N T A:

**Saúl Germán Segura Burciaga.**



MEXICO, D.F.

OCTUBRE 1995

**FALLA DE ORIGEN**

**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.

**Estudio poblacional de *Eucalyptus resinifera* Smith.  
(Myrtaceae) en la reserva ecológica de El Pedregal  
de San Angel, C.U., México D. F.**

**Saúl Germán Segura Burciaga.**



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 el pasante(s) Saúl Germán Segura Burciaga

con número de cuenta 8351954-9 con el Título: "Estudio poblacional de Eucalyptus resinifera Smith (Myrtaceae) en la Reserva Ecológica de El Pedregal de San Angel, C.U., México D.F."

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

GRADO	NOMBRE(S)	APELLIDOS COMPLETOS	FIRMA
Dr.	Miguel	Martínez Ramos	
Director de Tesis			
Dr.	Miguel Guillermo Franco	Baqueiro	
Dr.	Alfonso	Valiente Barquet	
Dr.	Jorge	Soberón Mainero	
Suplente			
Dr.	Jorge Arturo Meave del	Castillo	
Suplente			

**Al "jefe",  
a mi madre,  
y a toda la gente  
que me ha enseñado algo,  
me ha apoyado y brindado su amistad.**

## Índice

Agradecimientos	5
Resumen	6
1 Introducción	7
2 Antecedentes	11
2.1. Generalidades de algunas introducciones biológicas	11
2.1.1. Formas de invasión por árboles	13
2.2. Aspectos generales de la reserva ecológica de "El Pedregal de San Angel" y del género <i>Eucalyptus</i>	14
2.2.1. El caso de "El Pedregal de San Angel"	14
2.2.2. La reserva ecológica en la UNAM.	16
2.2.3. Características de la reserva ecológica	17
2.3. El género <i>Eucalyptus</i>	18
2.3.1. Morfología del género	20
2.3.2. Fisiología del género	21
2.3.3. Procesos reproductivos	24
2.3.4. Desempeño comparado con otros géneros	25
2.4. Modelos matriciales de la dinámica de poblaciones de organismos clasificados en estadios de desarrollo	27
3 Materiales y métodos	33
3.1. Especie de estudio	33
3.2. Zona de estudio	34
3.2.1. Características físicas	34
3.2.2. Características biológicas	35
3.3. Métodos de campo	37
3.3.1. Establecimiento de las parcelas de estudio	37
3.3.2. Censo de la población de <i>Eucalyptus resinifera</i>	39
3.4. Análisis de los datos	40
3.4.1. Patrones estructurales	41
3.4.1.1. Distribución y abundancia	41
3.4.1.2. Estructura de tamaños de la población y su variación desde el borde hacia el interior de la reserva	41
3.5. Patrones demográficos	42
3.5.1. Supervivencia	42
3.5.2. Crecimiento	42
3.5.3. Fecundidad	43
3.5.4. Reclutamiento de plántulas	43

3.6. Dinámica de la población	44
3.6.1. Crecimiento de la población de 1954 a 1987	44
3.6.2. Crecimiento de la población durante el periodo 89-90	45
3.6.3. Construcción de un modelo matricial para evaluar la dinámica poblacional de <i>Eucalyptus resinifera</i>	45
3.6.4. Parametrización de los modelos	45
4 Resultados	48
4.1. Crecimiento de la población a lo largo de 35 años	48
4.2. Patrones estructurales actuales	49
4.2.1. Distribución y abundancia	49
4.2.2. Estructura de tamaños de la población y su variación desde el borde hacia el interior de la reserva	51
4.3. Patrones demográficos	53
4.3.1. Procesos de natalidad	53
4.3.2. Procesos reproductivos y estimaciones de la fecundidad	57
4.3.3. Supervivencia	60
4.3.4. Crecimiento de los individuos	63
4.3.5. Dinámica poblacional	64
4.3.6. Modelación del crecimiento de la población	67
4.3.6.1. Análisis de sensibilidad	70
4.3.6.2. Análisis de elasticidad	70
5 Discusión	72
5.1. Situación general de población de <i>Eucalyptus resinifera</i> en la reserva ecológica de "El Pedregal de San Angel"	72
5.2. Patrones estructurales	74
5.3. Patrones demográficos	74
5.4. Relaciones con la biota de El Pedregal	78
5.4.1. Con la flora	78
5.4.2. Con la fauna	79
6 Conclusiones	80
Bibliografía	82
Apéndice 1	88
Apéndice 2	90

## AGRADECIMIENTOS

A mi director de tesis, el Doctor Miguel Martínez Ramos quien despertó mi interés por la ecología vegetal y me hizo sesgarme hacia ella desde que cursé con él la materia de Ecología General I en la Facultad de Ciencias.

A mis amigos, sin cuya espontánea ayuda y agradable compañía en el campo, hubiera sido difícil y tedioso medir tantos árboles, tantas veces como se hizo durante el estudio: Fernando Serrano Gareía, Jorge E. Rodríguez Velázquez, Juan C. Menchaca Ibañez, Mario A. González Méndez, Agustín Castro Ramírez, Eduardo Rivera Gamero y Silvia Philippe.

A mis sinodales (todos Doctores, o como dijeran los gringos "All stars"), Miguel Martínez-Ramos, Miguel Franco Baqueiro, Alfonso Valiente-Banuet, Jorge Soberón Mainero y Jorge Meave del Castillo, quienes amablemente aceptaron revisar esta tesis para hacerla visible.

A los Académicos del Centro de Ecología que me brindaron su amable y valiosa ayuda siempre que pudieron, con sus comentarios y orientaciones en alguna etapa del desarrollo de esta tesis (algunos de ellos antes de ser mi sinodales): Miguel Franco Baqueiro, Alfonso Valiente-Banuet, Rubén Pérez Ishiwara, Elena Alvarez-Buylla, Ana Mendoza Ochoa y también a Zenón Cano Santana. Asimismo, Sergio Guevara, Ariel Rojo y Jerzy Rzedowski me hicieron útiles comunicaciones personales.

También agradezco a Oswaldo Tellez y a Francisco Ramos, del Herbario del Instituto de Biología de la UNAM, (MEXU), por la identificación de los ejemplares de encalptos que les llevé.

Finalmente a mis también amigos Guillermo Ibarra Manríquez por ayudarme a encontrar literatura especializada sobre la especie, y Mónica Pallares Trujillo por permitirme usar los dibujos que elaboró sobre el incremento en la cobertura de encalptos en la reserva.

## Resumen

En 1951 se plantaron árboles de *Eucalyptus resinifera* a los lados de los caminos vehiculares que circundan actualmente la reserva ecológica de "El Pedregal de San Angel". Esta plantación inició un proceso de invasión de dicha especie sobre una comunidad natural de matorral xerófilo (malpaís). Mediante fotos aéreas se analizó el crecimiento de la población durante el periodo 1954-1987. Se estudió la población de *E. resinifera* entre agosto de 1989 y julio de 1990. Con base en la clasificación de los individuos en categorías de diámetro a la altura del pecho (DAP) se obtuvieron datos demográficos de una muestra contenida en 10 parcelas de estudio. Con dichos datos se elaboraron dos modelos matriciales tipo Lefkovitch para evaluar la tasa finita de crecimiento poblacional a dos niveles: 1) individuos y 2) de todos los tallos que alcanzaban 1.3 m de altura sin importar si provenían del mismo individuo o no. Se calcularon las matrices de sensibilidad y elasticidad para cada caso, se sumaron los valores de elasticidad de los diferentes componentes demográficos para conocer la contribución relativa de cada uno de éstos en cada modelo.

Los individuos de *E. resinifera* se encuentran distribuidos en forma muy irregular en la reserva ecológica restringida principalmente hacia los bordes de la misma. La preponderancia de individuos pequeños, probablemente jóvenes, sugiere la existencia de una regeneración activa de la población. En el lapso de 33 años, la población de *E. resinifera* creció a una tasa anual promedio de 9.22%. Actualmente dicha población ocupa cerca del 8% del área total de la reserva (11.8 ha) y en estos lugares su cobertura es muy grande. Sin embargo, la tasa finita de crecimiento obtenida para el período 1989-1990 fue cercana a cero. Al parecer, algún factor limitante (probablemente la escasez de suelo) ha detenido el proceso de avance de la población de *E. resinifera* en la reserva ecológica de "El Pedregal de San Angel".

## 1 Introducción

Las comunidades biológicas naturales se encuentran actualmente sujetas a diversos tipos de perturbación antropogénica. Estas perturbaciones varían en magnitud e intensidad. Las más evidentes son aquellas que causan la destrucción masiva del sistema, como ocurre cuando se desmonta una selva y se le reemplaza por campos agrícolas o pastizales de utilidad ganadera. Otras parecen ser sutiles, como cuando se manipulan algunos componentes biológicos sin alterar de manera notoria la estructura y funcionamiento del ecosistema.

La manipulación puede consistir en extraer algunos organismos nativos o introducir otros que son ajenos a la comunidad. La extracción de individuos, si es excesiva, puede conducir en casos extremos, a la extinción local de las especies afectadas. La introducción de individuos de especies ajenas a la comunidad, puede o no causar cambios en ella; el resultado depende en parte de las respuestas que la especie introducida tenga al nuevo ambiente físico y biótico. Después de la introducción, puede darse uno de los dos siguientes resultados generales: i) que la especie sea simplemente una adición, sin provocar más que un aumento en la riqueza de especies del sistema o, ii) que ésta afecte a la comunidad en alguna de sus propiedades intrínsecas, en caso extremo, provocando la exclusión local de especies con el consecuente cambio estructural y dinámico del sistema original (Pimm, 1986; Vitousek, 1990).

Este proceso toma especial interés cuando la comunidad afectada es considerada como reserva natural. A este respecto, Usher (1988 en Mooney y Drake, 1989), después de examinar varias reservas distribuidas en diferentes regiones del mundo, encontró especies introducidas en todas ellas. En cada reserva, al menos una de estas especies correspondió al grupo de vertebrados, y varias al de plantas vasculares. El número de especies de plantas introducidas fue un orden de magnitud mayor que el de especies de vertebrados (Loope, en prensa, en Macdonald *et al.*, 1989). Probablemente, tal resultado refleja la relación numérica

global de la riqueza de especies entre estos grupos de organismos así como la posible mayor vagilidad de las plantas.

Cuando las plantas introducidas son fisiológicamente capaces de: i) capturar recursos que las nativas no pueden obtener, ii) reducir recursos comunes, o iii) asimilar y usar más eficientemente estos recursos, entonces aquéllas tienen el potencial de alterar procesos que afectan a todo el ecosistema y a la estructura de la comunidad (Vitousek, 1986; 1990). La magnitud de estas alteraciones también depende del número de individuos originalmente introducidos, de su distribución espacial, y del desarrollo futuro de su población. Por lo tanto, en el estudio de las consecuencias ecológicas de especies introducidas, para determinar los posibles efectos de la introducción a mediano y largo plazo es importante conocer, entre otras cosas: i) el estado original del sistema al momento de la introducción, ii) el potencial fisiológico de la especie introducida (ámbito conocido de tolerancia a las condiciones) y iii) una evaluación del crecimiento poblacional de la especie en su nuevo ambiente.

El estudio demográfico de organismos introducidos puede ayudar a entender procesos por medio de los cuales estos organismos se establecen en un ambiente nuevo para ellos. Asimismo, la demografía puede ayudar a identificar los estadios más sensibles del ciclo de vida de los organismos introducidos de manera que, de requerirse, se pueda ejercer un control sobre ellos.

Los términos "invasión" y "colonización" serán usados en esta tesis en el contexto vegetal con las siguientes asepciones: "invasión" se refiere a plantas que llegan a una comunidad en la que no habían estado antes, y por competencia tienden a desplazar a plantas nativas (Stirton 1979, en Heywood, 1989). La "colonización" se presenta cuando algunas plantas, mediante los mecanismos naturales de dispersión, llegan a una comunidad a la que no habían llegado antes y ocupan un hábitat o nicho, escasa o nulamente ocupado con anterioridad, lo cual no implica el desplazar a otras especies.

En los terrenos en donde se construía el Campus de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), alrededor de 1951, se conformó un vivero (conocido como Vivero Alto) cerca del Jardín Botánico Exterior. El vivero incluyó principalmente plantas de eucaliptos y de otras especies para proveer de árboles a la Ciudad Universitaria (Jerzy Rzedowski, com. pers.). Posteriormente, se plantaron eucaliptos en camellones, a lo largo de los bordes de circuitos escolares y en ambos lados de la Av. de los Insurgentes, vialidades que fraccionaron a la comunidad natural de malpaís. Esto se hizo con el propósito de establecer una "barrera protectora o aislante" de los efectos causados por la circulación de los automotores o simplemente como ornato.

Debido a que la introducción de los eucaliptos ha resultado en la actualidad en su proliferación, este caso constituye un sistema interesante de estudio para un caso de invasión vegetal sobre una comunidad natural. El interés resulta mayor si se considera que la comunidad de malpaís representa la única reserva ecológica formal dentro de la Ciudad de México. Esta comunidad vegetal está clasificada como matorral xerófilo por contener plantas con requerimientos bajos de agua y altos en radiación solar (Rzedowski, 1954). Es una comunidad que presenta una notable riqueza florística (Valiente-Banuet y De Luna 1991), en la que predomina el estrato herbáceo, en menor grado el arbustivo, y el estrato arbóreo nativo es muy escaso (Rzedowski, 1983).

El propósito del presente trabajo fue aportar conocimientos sobre la población de *Eucalyptus resinifera* en la reserva ecológica de "El Pedregal de San Angel" (REEPSA), y documentar un proceso de invasión a una comunidad natural. Se plantearon los siguientes objetivos particulares: i) describir patrones estructurales y demográficos de la población, ii) obtener estimaciones sobre el incremento de la cobertura de la población, desde su introducción hasta la actualidad, iii) desarrollar modelos matriciales de la dinámica de la población que permitan elaborar hipótesis sobre el estado de crecimiento poblacional, iv) usando

estos modelos, obtener estimaciones de la sensibilidad de cada categoría de la población (*sensu* Caswell, 1988) a posibles perturbaciones demográficas, y iv) aportar una opinión acerca de la adición de una especie y sus posibles consecuencias ecológicas sobre una comunidad natural.

El Capítulo 2 recopila antecedentes sobre: 1) generalidades de algunas introducciones biológicas, y casos de árboles invasores, 2) el caso del malpaís de "El Pedregal de San Angel", particularmente la reserva ecológica de la UNAM, su formación y características como comunidad hospedera de árboles exóticos, 3) una descripción del género *Eucalyptus*, los aspectos morfológicos, fisiológicos y ecológicos relevantes que le confieren éxito en la invasión de nuevos hábitats y que explican en parte su amplia distribución actual y 4) las bases conceptuales y metodológicas generales que se encuentran implícitas en los modelos matriciales usados para simular la dinámica de poblaciones categorizadas por estadios de tamaño o del ciclo de vida. El Capítulo 3 describe la zona de estudio, los materiales y métodos usados para el estudio de la población de *Eucalyptus resinifera* en la REEPSA. El Capítulo 4 presenta los resultados en dos partes; la primera muestra los patrones estructurales de la población de eucaliptos y la segunda los atributos demográficos separados en patrones temporales y espaciales. El Capítulo 5 contiene la discusión general y finalmente en el capítulo 6, se presentan las conclusiones derivadas de los resultados del estudio.

## 2 Antecedentes

### 2.1. Generalidades sobre algunas introducciones biológicas

La mayoría de los eventos de introducción de especies no nativas a comunidades naturales han coincidido con las rutas de invasión que siguieron grupos humanos imperialistas (Heywood, 1989). Los asentamientos humanos creados por estos grupos dieron lugar a un proceso de dispersión artificial de especies a diferentes escalas espaciales. Muchas de ellas fueron expandidas a una escala global a través de la agricultura, hasta llegar a hacerlas comunes en regiones biogeográficamente nuevas para estas especies. Este proceso puede ocurrir de manera muy rápida, como lo muestran casos de plantas introducidas que han llegado a ser comunes en toda una isla en menos de diez años (Darwin, 1859 en Harper, 1977).

Los viajeros acarreaban a los lugares invadidos especies vegetales domesticadas en forma de propágulos (semillas, tubérculos y raíces) o plantas enteras en desarrollo. Del mismo modo, de los lugares invadidos se llevaban plantas nativas que les habían sido útiles, hacia otras regiones. Tal acarreo de especies ha dado como consecuencia, por ejemplo, la presencia de un gran número de especies nativas de Europa mediterránea en Norteamérica y Australia (Harper, 1977). Varias de las especies de plantas ahora más numerosas en los llanos de La Plata (Argentina), que cubren miles de kilómetros cuadrados, casi excluyendo a las plantas nativas, fueron llevadas desde Europa (Darwin, 1859 en Harper, 1977). Asimismo, más de un tercio de la flora de Nueva Zelanda está representada por especies introducidas por los invasores europeos (Good, 1974, en Harper, 1977).

Este flujo de organismos entre regiones se dió notablemente desde el medioevo y ha aumentado con el crecimiento de la población humana, el mejoramiento de los transportes y el aumento de rutas entre regiones. Esto ha introducido nuevos órdenes de magnitud en el potencial de dispersión espacial de los organismos respecto al que poseen de manera natural (Harper, 1977).

Es muy importante hacer notar que la invasión y éxito de establecimiento de las especies adventicias puede facilitarse por las perturbaciones que el hombre provoca a las comunidades naturales. Estas perturbaciones pueden resultar en la creación de condiciones físico-químicas y/o bióticas que favorecen el desarrollo y propagación de las plantas adventicias (Harper, 1977).

Las especies vegetales que han sido colocadas en comunidades que no corresponden a sus lugares de distribución natural son llamadas también invasoras, foráneas, inmigrantes, exóticas, adventicias, extranjeras, neófitas o simplemente especies introducidas (Mack, 1985). Esta caracterización incluye a plantas que se trasladan dentro su mismo ámbito de distribución natural. Existen dos definiciones útiles para este tipo de plantas: i) "especies invasoras", aquellas que se establecen y desplazan a especies nativas (Stirton, 1979 en Heywood 1989), y ii) "especies foráneas", aquellas exóticas (las que se introducen a lugares fuera de su continente original de distribución) que se han establecido exitosamente en comunidades vegetales de manera que pueden confundirse entre las especies nativas pero para las cuales existen indicios de que son nuevas en la comunidad (Michael, 1981).

Una definición útil, para evaluar *a priori* la capacidad o potencial de invasión de una especie vegetal, es la de "plaga ideal" (Baker, 1965 en Noble, 1989). Esta sería una planta perenne con gran plasticidad, germinación dentro de un amplio ámbito de condiciones físicas, rápido crecimiento, maduración sexual temprana, autofecundación, una gran producción de semillas de amplia dispersión, propagación vegetativa y una elevada capacidad de obtención de recursos limitantes.

Las plantas invasoras más exitosas (en cuanto a su adaptación y permanencia en las comunidades invadidas), a nivel mundial, pertenecen a especies de pastos de origen tropical. Se les considera plagas vegetales por su gran agresividad de crecimiento y alta persistencia al establecerse en lugares perturbados (Heywood, 1989), tales como en aquellos en donde hubo la destrucción de un bosque, o donde

ocurren incendios con frecuencia. Casos típicos son las grandes áreas (en el orden de millones de km<sup>2</sup>), cubiertas por bosques húmedos tropicales en Sudamérica (Brasil, Colombia y Venezuela principalmente), los cuales fueron destruidos por los invasores europeos y se volvieron altamente susceptibles a la invasión por pastos, malezas y especies pioneras (Heywood, 1989). Dichas perturbaciones tienden a homogeneizar la biota del planeta con una consiguiente baja en la riqueza y diversidad de especies.

### **2.1.1. Formas de invasión por árboles**

Se sabe que algunas especies arbóreas han invadido comunidades de plantas herbáceas (Vitousek y Walker, 1987), así como matorrales y otras comunidades arbustivas. La permeabilidad de estas comunidades a la invasión por árboles puede interpretarse como la existencia de nichos vacíos o semi-vacíos, capaces de ser ocupados por dichas plantas leñosas.

Los conceptos de "nicho" han sido las bases de la teoría de "similitud limitante", la cual establece que especies similares morfológicamente y, por extensión, ecológicamente, demandan recursos similares en forma muy parecida, por lo que existe una resistencia a la invasión por especies de la misma forma de vida, ya que la competencia por los recursos es mucho más intensa (Lack, 1947, Hutchinson, 1959, en Pimm, 1989; Harper, 1977). También se sabe que las comunidades sinecológica y ambientalmente distintas presentan diferente resistencia a las invasiones (Begon, Harper y Townsend, 1986).

Algunas consecuencias sobre el ecosistema de la invasión por una especie vegetal, pueden ser la alteración de las tasas de productividad y de circulación de nutrientes (Chilvers y Burdon, 1983; Macdonald *et al.*, 1989). También pueden afectarse la hidrología, el desarrollo del suelo y la frecuencia de las perturbaciones naturales (Vitousek, 1986).

Para definir las formas de avance que siguen las poblaciones de árboles, se ha adoptado la terminología utilizada en patología médica para caracterizar el desarrollo de epidemias. Los términos: "horizonte" o "frente de avance", "bolsa de infección" y "foco local de infección", tienen un significado similar en el estudio de la dinámica de epidemias, que en la dinámica de poblaciones de árboles (Van der Planck, 1960, en Harper, 1977). El horizonte de avance se presenta cuando una población se establece junto a una fuente inicial de semillas (población progenitora) y produce un banco de plántulas en el primer año de reclutamiento. La bolsa de infección se da cuando la población nueva se encuentra cerca de la fuente de semillas y requiere de algunos años para constituir un banco de plántulas. Finalmente, el foco local de infección aparece cuando uno o varios individuos se establecen lejos de la fuente de semillas y la regeneración de la población se da por los descendientes de los individuos colonizadores. En este caso, el establecimiento de un banco de plántulas se desarrollará sólo hasta que los primeros descendientes produzcan semillas y una nueva generación. Este proceso toma varios años ya que la distancia a la fuente de semillas impide la formación del banco de plántulas por medio de semillas provenientes de esta fuente (Harper, 1977).

## **2.2. Aspectos generales sobre la reserva ecológica de "El Pedregal de San Angel" y del género *Eucalyptus*.**

### **2.2.1. El caso de "El Pedregal de San Angel"**

La comunidad vegetal encontrada en "El Pedregal de San Angel" se ha desarrollado sobre un sustrato rocoso, originado por erupciones del sistema volcánico del Xitle, que ocurrieron hace aproximadamente 2,500 años. El enfriamiento de la lava expulsada produjo una superficie sumamente irregular que corresponde principalmente, al tipo de solidificación denominado "*pahoehoe*" o dermolítico (Enciso de la Vega, 1979).

El origen de la comunidad vegetal de "El Pedregal de San Angel" se puede explicar con la idea de que al "ciclo vital" de un derrame de lava le corresponde un ciclo natural de sucesión vegetacional (Rzedowski, 1954). El ciclo del derrame comienza con las erupciones volcánicas; la lava incandescente destruye a su paso toda forma de vida existente en el lugar y al enfriarse origina un sustrato rocoso, completamente estéril, comparable con un desierto absoluto. Este sustrato, para el caso de El Pedregal, se calcula que cubría aproximadamente 8,000 ha. Es conveniente mencionar que los ecosistemas que se desarrollan sobre sustratos volcánicos recientes son relativamente bajos en nitrógeno aunque altos en fósforo (Vitousek *et al.*, 1983)

A medida que transcurre el tiempo, en el sustrato va apareciendo una cubierta vegetal cada vez más conspicua y compleja, hallándose esta evolución en relación íntima con la acumulación de suelo y la fragmentación de la roca, fenómenos en los que interviene en forma activa la vegetación misma. Este tipo de sucesión se conoce como primaria y llega a su final cuando se alcanza el clímax regional, es decir, cuando el ecosistema presenta su máximo número de especies (*sensu* Clements, 1916). Para que este clímax ocurra pueden pasar varios miles de años y su establecimiento señala que la corriente de lava ya desapareció como rasgo del paisaje o está en vías de hacerlo (Rzedowski, 1954).

En El Pedregal se fueron estableciendo de forma natural plantas de diferente origen fitogeográfico, incluyendo plantas de las regiones boreales, tropicales (centro y sudamericanas), antártico-andinas y algunas de distribución pantropical (Rzedowski, 1954), formando un gradiente de asociaciones vegetales y una comunidad muy rica de paisaje extraordinario.

Desde hace varios siglos, la perturbación antropogénica en este lugar se ha manifestado de diferentes formas. Algunas partes de El Pedregal se usaron para cultivos agrícolas (Rzedowski, 1954). El malpaís también ha sido afectado por la urbanización, que lo ha fragmentado y reducido en extensión, de manera que,

actualmente sólo quedan unos pocos cientos de hectáreas como islas dentro de la Ciudad de México (en Ciudad Universitaria alrededor de 150 ha).

En la época en la que se construyó el nuevo campus de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), se realizaron actividades de reforestación en varias partes de El Pedregal, principalmente sobre los cerros Zacatepetl y Zacayuca y en algunos terrenos adyacentes (lo que ahora es el llamado Bosque del Pedregal). Según informes de Rzedowski (1954), fueron plantados árboles jóvenes de varias especies de árboles, entre ellos, de *Eucalyptus resinifera*.

En los estudios botánicos recientes hechos sobre la REEPSA (tales como listas florísticas y análisis del banco de semillas) no han sido incluidos los eucaliptos, por ser un componente introducido a la comunidad. Esto ha dejado un hueco para conocer el papel que desempeña la población de *Eucalyptus resinifera* en la comunidad vegetal de la REEPSA, ya que estos árboles son ahora un componente importante de la misma en ciertas áreas.

### **2.2.2. La reserva ecológica en la UNAM.**

Esta reserva fue decretada como tal por un acuerdo de las autoridades de la Universidad Nacional el 30 de septiembre de 1983, con una extensión inicial total de 124.5 ha. Posteriormente, el 20 de agosto de 1990, se firmó un acuerdo mediante el cual se le agregaron 22.4 ha para totalizar 146.9 ha, en los terrenos de la Ciudad Universitaria (Rojo, 1994).

Actualmente la reserva está dividida en varias zonas: dos zonas núcleo inafectables, en las que únicamente se pueden llevar a cabo actividades de investigación; la zona "1" se encuentra en el lado oriente y la zona "2" del lado poniente. Existen además, tres zonas de amortiguamiento, cuya función radica en contener los efectos negativos que sobre las zonas núcleo puedan causar las actividades derivadas de las instalaciones existentes dentro o junto a la reserva, o por el paso de personas y vehículos cerca de estos lugares. En éstas últimas se

pueden realizar actividades escolares y de difusión, y su posición es la siguiente: la zona "a" se encuentra alrededor del Espacio Escultórico, la zona "b" comprende el área del Jardín Botánico Exterior, y la zona "c", que es una franja paralela a la Av. de los Insurgentes del lado poniente (Gaceta UNAM, 26 Noviembre de 1990).

Al definir la superficie destinada a ser reserva ecológica la población de *Eucalyptus resinifera* se había expandido de tal manera, que se incluyeron algunas áreas ocupadas por estos árboles como parte de la misma, a pesar de que los límites de la reserva se trazaron excluyendo algunos metros a partir de los bordes de las banquetas (Alfonso Valiente-Banuet y Ariel Rojo, coms. pers.).

### **2.2.3. Características de la reserva ecológica**

La REEPSA protege a una comunidad vegetal clasificada como matorral xerófilo, denominada por Rzedowski (1954) como *Senecionetum praecocis* debido a la especie dominante del lugar. Esta variedad de matorral xerófilo se encuentra sólo en la parte central del país, y se distingue de las demás por su tipo de sustrato y la gran variedad de orígenes geográficos de las especies que se encuentran en él.

Además de la introducción de los eucaliptos, existen otros factores que perturban a la comunidad natural de El Pedregal. En ella se realizan constantemente actividades tales como prácticas escolares, la extracción de algunas especies animales (ardillas, serpientes, etc.), la recolección de plantas completas o partes de ellas (*Opuntia spp.*, *Muhlenbergia spp.*, *Mammillaria sanangelensis* y *Bursera fagaroides* principalmente); también se colectan fracciones de plantas leñosas secas para utilizarlas como combustibles. Otro tipo de perturbación que se presenta de manera frecuente en la reserva es el depósito de basura (Alvarez *et al.*, 1982). Estos depósitos llegan a ocupar varias decenas de metros cuadrados y muchos de estos desperdicios no son biodegradables (plásticos). Posiblemente estas actividades perturbadoras no causen efectos importantes (cuando menos a corto plazo) sobre la persistencia de algunas especies en la comunidad. Sin embargo,

existen especies que muy probablemente sí son afectadas, ya que por su rareza podrían ser conducidas a una extinción local. Este puede ser el caso de la cactácea *Mammillaria sanangelensis* Sánchez-Mejorada la cual se cree endémica de El Pedregal, y actualmente se le encuentra en una densidad muy baja (A. Valiente-Banuet, com. pers.). Esta problemática es tan evidente, que se han tomado medidas para rescatar por diversos formas (de propagación), a varias especies de plantas en peligro de extinción en El Pedregal (Rubluo, 1994; González y Camacho, 1994).

### 2.3. El género *Eucalyptus*

El género *Eucalyptus* es uno de los que presentan mayor número de especies (alrededor de 500) dentro de la familia Myrtaceae A.L. de Jussieu (Cronquist, 1981). Es originario de Oceanía, de la zona de Australia, Tasmania y Malasia (Pryor, 1976; Figura 1). Varias de las especies de este género han sido llevadas por el hombre a todos los continentes y en muchas partes del mundo algunas de sus especies han proliferado.

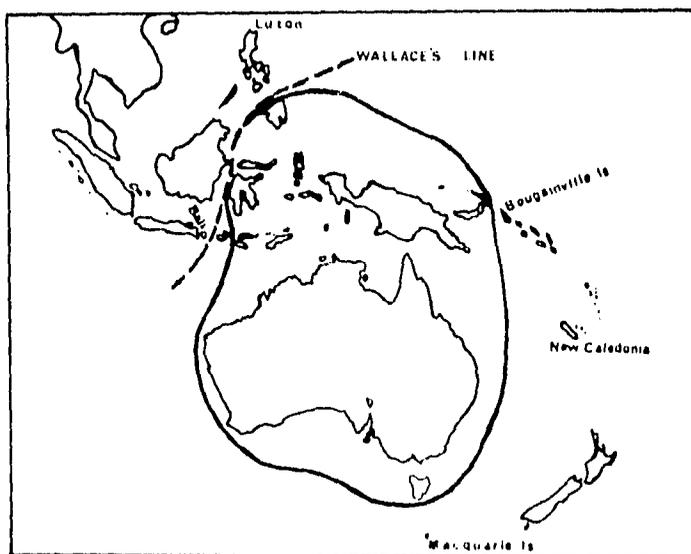


Figura 1. Límites de distribución natural del género *Eucalyptus* (de Pryor, 1976)

El Apéndice 1 muestra una lista de especies de *Eucalyptus* que han sido introducidas con mayor frecuencia a distintos países y el Apéndice 2 algunas de las registradas en México.

El aparente éxito en establecimiento y persistencia de los eucaliptos se debe tal vez, a cuatro factores principales:

- 1) La gran variedad de especies, con las consiguientes diferencias en cuanto a requerimientos del ambiente y atributos fisiológicos, lo cual hace posible que exista una variedad de especies cuyos individuos puedan desarrollarse en una igual variedad de condiciones fisico-químicas.
- 2) Los atributos, que les permiten a los individuos de algunas especies competir por recursos y en algunos casos desplazar a otras especies; tales atributos son un rápido crecimiento, un fuerte desarrollo radicular y capacidad de absorción de agua, una considerable resistencia a la sequía y al fuego, una gran producción de semillas y una prolongada latencia de ellas.
- 3) La intervención del hombre, quien ha promovido su dispersión y producción a gran escala con varios propósitos; por ejemplo, en España los eucaliptos han sido extensamente utilizados en programas de reforestación cubriendo cerca del 80% del área total de angiospermas cultivadas, y cerca del 10% de toda el área reforestada del país (ICONA, 1984).
- 4) La ausencia de sus enemigos biológicos naturales (es decir patógenos, competidores, parásitos y depredadores) en los sitios de introducción. Respecto a este último punto, cabe desatacar que los eucaliptos sufren, en sus lugares nativos, daños severos producidos por insectos folívoros, chupadores y algunos barrenadores, los cuales pueden afectar negativamente el crecimiento de estos árboles (Pryor, 1976; Morrow, 1978).

A este respecto, investigaciones hechas sobre varias especies de eucaliptos han sugerido que el daño por insectos sobre las poblaciones encontradas en localidades australianas es típicamente mayor que en aquellas establecidas fuera de

su ámbito natural, como Norteamérica y Europa (Fox y Macauley, 1977; Morrow, 1977a). El daño causado por insectos en eucaliptos que se encuentran en Australia oscila entre el 15 y 50% de la producción anual del follaje, mientras que un daño del 3 al 10% es lo más común en los eucaliptos de las mismas especies encontrados en otras partes del mundo (Morrow, 1977a).

Algunas especies de eucaliptos, como el caso de *Eucalyptus lehmannii*, son consideradas invasoras de ciertas comunidades. Para esta especie aún no se han logrado desarrollar técnicas efectivas y baratas para eliminar a los individuos establecidos, por lo que es difícil reducir sus poblaciones (MacDonald *et al.*, en prensa).

La principal limitación para plantar eucaliptos fuera de su ámbito de distribución natural son las bajas temperaturas. Las especies de las zonas frías de Australia, particularmente Tasmania, crecen en sitios que reciben nevadas regulares que cubren el terreno durante el invierno sin llegar a congelarlo, y que mantienen la temperatura del suelo apenas por encima de 0 °C. Sin embargo, siempre que se ha intentado plantar eucaliptos en sitios donde se llega a congelar el terreno en invierno, como en ciertas partes de Europa continental, Asia y Norteamérica, mueren todos los individuos (Pryor, 1976).

### **2.3.1. Morfología del género**

El género *Eucalyptus* agrupa plantas leñosas perennifolias, la mayoría de forma arbórea y algunas de tipo arbustivo. Entre las primeras se encuentra la especie *Eucalyptus regnans* que es la angiosperma más grande del mundo, llegando a alcanzar una altura de hasta 100 m.; en general existen dos grupos principales de tamaños, algunos crecen a una altura entre 10 y 25 m y otros entre 30 y 50 m. Algunas de sus especies (30 ó 40) presentan una forma de crecimiento particular denominada "Mallee", caracterizada por tener varios tallos provenientes de un cuerpo leñoso subterráneo denominado lignotubérculo, lo que les confiere a estos

árboles una morfología arbustivoide (Pryor, 1976).

Los lignotubérculos son estructuras de tejido meristemático que se pueden apreciar en la mayoría de los eucaliptos como dos abultamientos globulares en las partes axilares de los cotiledones durante su primer año de vida. En los árboles que no tienen crecimiento tipo "Mallee", la función de los lignotubérculos es regenerar el tejido aéreo perdido debido a traumas, a través de retoños que emergen de dicho conjunto de yemas basales (Pryor, 1976).

El género *Eucalyptus* es notable porque una gran proporción de sus especies presentan corteza desprendible, lo cual resulta en la exposición de tallos muy lisos de colores claros. Las especies con este atributo desprenden sus cortezas estacionalmente (Pryor, 1976).

### **2.3.2. Fisiología del género**

#### **A) Nutrición**

Los eucaliptos son capaces de crecer y reproducirse bajo condiciones pobres en nutrimentos minerales. En los sitios con mayor deficiencia de los mismos, algunos de ellos pueden permanecer como árboles pequeños o como arbustos. Sin embargo, estos árboles responden notablemente en su crecimiento a aumentos en la cantidad de nutrimentos, especialmente de fósforo y nitrógeno (Moore y Keraitis, 1971, en Pryor, 1976).

Las semillas de eucaliptos pueden germinar copiosamente sobre suelos cubiertos por cenizas de plantas leñosas calcinadas por el fuego; a este efecto se le denomina "ash bed" o "cama de ceniza" (Pryor, 1976). Inicialmente se creía que la ceniza, al incorporarse al sustrato, producía tal efecto. Sin embargo, estudios posteriores mostraron que la ceniza no era el factor causal de dicho estímulo, ya que sólo aplicando calor sobre el suelo, se producen idénticos resultados. Por lo tanto, estos estudios sugieren que las temperaturas elevadas favorecen la germinación de las semillas de eucaliptos (Pryor, 1976).

Eseobar y del Valle (1985) evaluaron el efecto relativo de distintos nutrimentos minerales (N, P, K, B, Mg, y Ca) sobre el desarrollo de las plántulas de árboles de la especie *E. saligna*. Las deficiencias de N, Mg y P, y sobre todo K, limitan fuertemente el crecimiento en altura y en producción de biomasa. La deficiencia de Ca no limita el crecimiento en altura, pero sí en producción de biomasa, debido principalmente a un pobre desarrollo radicular. La deficiencia de B no tuvo ningún tipo de efecto.

### **B) Resistencia a la sequía**

Los eucaliptos presentan una notable resistencia a la sequía, de manera que, fisiológicamente, se les considera plantas xerófitas (Pryor, 1976). Tal resistencia se debe al desarrollo de un tejido duro, o esclerénquima, que evita daños severos por marchitamiento permanente. Las plantas que adoptan esta forma de resistencia a la sequía se conocen como esclerófitas (Pryor, 1976). Sin embargo, a diferencia de las verdaderas esclerófitas, los eucaliptos normalmente no economizan agua. Apoyándose en el profundo y amplio alcance de su sistema radicular, son capaces de extraer agua del suelo aún cuando el nivel de tensión del agua sea mayor que aquel que permite la extracción de agua por las plantas mesofíticas. En los eucaliptos, la tasa de transpiración puede permanecer alta aún cuando la provisión de agua disminuya. Cuando hay marchitamiento, los estomas se cierran para evitar la pérdida de agua, permitiendo a la planta sobrevivir bajo condiciones de sequía. Esta respuesta se ha estudiado en *E. calophylla*, aunque parece que no todas las especies de eucaliptos pueden realizar este ajuste fisiológico (Pryor, 1976).

### **C) Resistencia a las bajas temperaturas**

Los eucaliptos presentan también resistencia a las bajas temperaturas (alrededor de los 0 °C), bajo las cuales pueden germinar, establecerse y desarrollarse. En algunas especies, los árboles adultos (inclusive aquellos que no

experimentaron bajas temperaturas en etapas anteriores de su ciclo de vida) pueden sobrevivir bajo temperaturas de congelación, siempre y cuando se llegue a ellas gradualmente. De esta forma, pueden sobrevivir a temperaturas de hasta  $-15^{\circ}\text{C}$ , mientras el suelo no se congele. Sin embargo, los cambios de temperatura relativamente bruscos son letales para los eucaliptos (Pryor, 1976).

#### **D) Resistencia al fuego**

Los árboles de la mayoría de las especies de eucaliptos presentan una notable resistencia al fuego. Esto se debe a las características de su corteza, ya que aunque ésta se carbonice totalmente, sirve como aislante del fuego, protegiendo de las altas temperaturas al cambium y a las yemas vegetativas. Posteriormente, por debajo de esta capa carbonizada se desarrollan yemas que restituyen el follaje quemado. Si el fuego no es muy intenso y sólo se dañan seriamente las hojas, entonces éstas caen para ser reemplazadas al reanudarse el crecimiento. Si el fuego es menos severo, los adultos prácticamente no son afectados y sólo pueden morir las plántulas o los primordios provenientes de los lignotubérculos. Sin embargo, aún en estos casos, cuando las condiciones ambientales vuelven a ser favorables, los lignotubérculos desarrollarán nuevos primordios (Pryor, 1976).

El fuego intenso promueve en la población de eucaliptos una fuerte lluvia de semillas, principalmente de las plantas que están en sitios que presentaban condiciones ambientales muy favorables. En ausencia de fuego, la germinación y sobrevivencia de *E. regnans* en bosques maduros del sur de Victoria, Australia, son bajas (Ashton y Willis, 1982 en Lovett, 1986).

En un experimento realizado por Goodwin (com. pers. a Lovett, 1986), se derribaron árboles maduros y se colocaron plántulas de *E. delegatensis* en 2 tratamientos: i) transectos previamente quemados y ii) no quemados. El crecimiento de las plantas fue notablemente mayor en los sitios previamente quemados.

### 2.3.3. Procesos reproductivos

Los procesos reproductivos en las especies del género *Eucalyptus* comienzan con la anthesis, es decir, cuando se desprende el opérculo que cubre los estambres permitiendo que se expandan radialmente y expongan el polen sobre las anteras. El estilo se encuentra entonces rodeado de estambres unidos entre sí por un anillo; durante este proceso, el estigma comúnmente permanece sin expandirse y no receptivo. En cambio, el pólen ya se encuentra maduro y apto para fecundar a un óvulo si se deposita sobre una superficie estigmática receptiva. El estigma normalmente se hace receptivo uno o más días después de que los estambres se han expandido totalmente; para entonces, gran cantidad del pólen de las anteras ha sido removido por los insectos visitantes y probablemente colocado sobre la superficie estigmática de otro individuo. Esta condición protándrica favorece el entrecruzamiento.

La polinización en casi todas las especies se realiza por medio de insectos aunque, para este proceso, las flores de los eucaliptos no están muy especializadas. Generalmente se observa una gran cantidad de insectos que visitan las flores y que presuntamente intervienen en la polinización. Entre los insectos visitantes se encuentran varias especies de coleópteros, dípteros, himenópteros. Además se han observado, en especies con flores grandes, aves apodiformes (colibrís) y algunas psitasiformes (pericos). Existe sólo un estudio bien documentado sobre polinización por viento en eucaliptos (Cooling y Endean, 1966, en Pryor, 1976). En este estudio se concluyó que, debido a la falta de adherencia del polen a los polinizadores, en *E. tereticornis* la polinización se efectúa principalmente por medio del viento. Sin embargo, la presencia de néctar y la retención de la estructura floral general adaptada a la polinización entomófila, indica que estos árboles pueden efectuar una parte de su polinización por medio de la participación de insectos (Pryor, 1976).

La dispersión de las semillas en la mayoría de las especies de eucaliptos se realiza principalmente a través de la gravedad y el viento. En general, las semillas fértiles que libera la cápsula, si no encuentran condiciones favorables para germinar, pierden su viabilidad a los 14 meses de estar sobre el terreno (Cremer, 1965; Dexter, 1967, en Morrow, 1977b).

#### **2.3.4. Desempeño comparado con otros géneros**

Los individuos del género *Eucalyptus* son plantas con una tasa de crecimiento alta; por ejemplo, existen árboles de eucaliptos de 5 años de edad que presentan una altura similar, por ejemplo, a la de árboles del género *Casuarina* de 20 años de edad (Joyce, 1988).

El fuerte desarrollo radicular que poseen los eucaliptos es una característica que probablemente ha favorecido la expansión de estos árboles en diversos hábitats. Este desarrollo radicular parece conferir a los eucaliptos ventajas sobre otras plantas en la competencia por agua y recursos minerales. En India, por ejemplo, en comparación con árboles de otras cuatro especies comunes, *E. tereticornis* presenta el mayor crecimiento radicular de la raíz pivotante, llegando ésta a tener una longitud similar a la altura del árbol (Dhyani *et al.*, 1990), es decir, en el orden de los 20 m (FAO Forestry Papers, en Joyce, 1988). Para la misma especie, Malik y Sharma (1990) encontraron que en plantaciones de mostaza, "protegidas" por una barrera de eucaliptos de 3.5 años de edad, los eucaliptos extrajeron, a lo largo de un perfil de 0-150 cm de profundidad del suelo, hasta cinco veces más agua que las plantas de mostaza. Tomando en cuenta estos resultados, los autores no recomiendan plantar árboles de esta especie para delimitar o rodear plantaciones en sistemas agroforestales. Otro estudio similar hecho con árboles de la misma especie de  $8 \pm 1$  años de edad, que rodeaban cultivos de garbanzo, lenteja, trigo, coliflor, colza y barza, en general redujeron la cosecha en más de la mitad con respecto a otras localidades que no presentaban eucaliptos (Singh y Kohli, 1992).

En un estudio hecho con árboles de las especies *Eucalyptus hybrid* y *Populus deltoides* que tienen una tasa de crecimiento en altura muy similar, se evaluó la producción de materia orgánica que liberan. Los resultados indicaron que en un periodo de 60 meses, *E. hybrid* liberó 11.5 ton/ha de materia orgánica, mientras que *P. deltoides* 12.5 ton/ha como promedio. Además de la menor cantidad producida, la materia orgánica de *E. hybrid* contuvo significativamente menos nitrógeno (N), fósforo (P) y potasio (K); 1.25 veces menos N y 1.5 menos P y K. En general, la adición de N, P y K al suelo, por *E. hybrid* fue 36.6%, 91.6% y 69.9% menor, respectivamente, a la de *P. deltoides* (Singh *et al.*, 1989).

Se ha discutido que los eucaliptos presentan propiedades alelopáticas que les confieren capacidad para excluir a plantas potencialmente competitivas de su vecindario. La idea proviene del hallazgo de ciertas sustancias encontradas en las hojas, corteza y raíces de varias especies de eucaliptos, tales como algunos fenoles solubles en agua y terpenos volátiles (Silander *et al.*, 1983 en Lovett, 1986), que inhiben el desarrollo de otras plantas. En algunos tejidos de *E. camaldulensis*, por ejemplo, se han encontrado Cineola y  $\alpha$ -pineno, que son terpenos altamente tóxicos y cuyos efectos negativos sobre la vegetación acompañante se han demostrado (Del Moral y Muller, 1970). En hojas de *E. tereticornis* se han encontrado ocho ácidos fenólicos: gálico, gentísico, vainílicico, caféico, p-cumárico, ferúlico y dos ácidos cinámicos (Kohli, 1990).

En el sur de la región de Victoria, Australia, se encontró que las sustancias alelopáticas liberadas bajo el dosel de eucaliptos fueron un factor determinante en la supresión de especies arbustivas. En ausencia de *Eucalyptus baxteri* ssp *Leptospermum mirsynoides* (Myrtaceae) y *Casuarina pusilla* (Casuarinaceae) dominan la vegetación, pero en su presencia están ausentes o severamente suprimidas (Del Moral *et al.*, 1978). Sin embargo, para algunos autores este fenómeno es sujeto de controversia.

#### **2.4. Modelos matriciales de la dinámica de poblaciones de organismos clasificados en estadios de desarrollo.**

El tamaño de una población en un tiempo y espacio dados depende de la relación entre el número de individuos que nacen (o que inmigran) y el número de individuos que mueren (o que emigran) por unidad de tiempo. Suponiendo que los ingresos y egresos son despreciables, la dinámica de una población es función de la relación entre las tasas de natalidad y mortalidad.

El modelaje más simple de la dinámica de una población parte de la "teoría estable" (Impagliazzo, 1985). Esta teoría supone que las poblaciones son sistemas cerrados (es decir, sin inmigración ni emigración de individuos) y que las tasas de natalidad y de mortalidad son constantes a través del espacio y del tiempo. Bajo estas suposiciones, las poblaciones adquieren con el tiempo un estado estable, caracterizado por: i) una estructura de edades o tamaños que es invariable y ii) un crecimiento de la población que ocurre de manera exponencial a una tasa constante. Esta tasa, denominada "malthusiana", depende de tasas de natalidad y mortalidad inherentes a las características biológicas de los organismos.

Los modelos que surgen de la teoría estable se pueden dividir en dos grupos grandes:

1) Modelos determinísticos: Son aquellos que predicen los cambios en los números poblacionales en función únicamente de los números iniciales y de parámetros con valores fijos.

2) Modelos estocásticos: Son aquellos en los que el comportamiento de una población a través del tiempo depende de parámetros que adoptan valores definidos por funciones aleatorias (estos modelos no se tratarán aquí).

Los modelos determinísticos pueden desarrollarse con aproximaciones de tiempo continuo o discreto. La ecuación exponencial integrada:

$$N_{t+1} = N_t e^{rt}$$

representa el modelo básico de los modelos determinísticos de tiempo continuo. Esta ecuación predice que el tamaño de la población (N) en un tiempo dado (t+1) es una función del número de individuos que ocuparon en un tiempo anterior (t) un espacio ilimitado en recursos y de la tasa malthusiana (r).

Los modelos determinísticos de tiempo discreto pueden ser recurrentes o matriciales. La relación:

$$N_{t+1} = N_t \lambda$$

expresa la forma básica de los modelos recurrentes y define que el tamaño de una población en un tiempo dado, es una función del tamaño de la misma en una unidad de tiempo anterior y de la tasa finita de crecimiento de la población (Impagliazzo, 1985). La tasa finita se denomina como Lambda ( $\lambda$ ) y es equivalente a  $e^r$ .

Los modelos matriciales incorporan la variación presente entre individuos de distinta edad o estadio de desarrollo en las tasas de mortalidad y reproducción. Estos modelos fueron desarrollados por Bernardelli (1941), Lewis (1942) y Leslie (1945, 1948) para simular la dinámica poblacional de organismos con generaciones que se sobrelapan (Caswell, 1989). En un principio, los modelos matriciales se aplicaron a poblaciones estructuradas en categorías de edades y su aplicación a poblaciones naturales fue impulsada por el trabajo clásico "On the use of matrices in certain population mathematics" publicado por Leslie en 1945.

Al comenzar un estudio poblacional, es necesario e importante, distinguir correctamente las categorías o estadios en los que se pueden clasificar sus individuos, para asimismo obtener las mejores estimaciones posibles de los descriptores que proporciona el modelo. También es útil representar gráficamente los atributos demográficos básicos de la población a estudiar (Figura 2a).

El modelo básico de Leslie queda descrito por la relación:

$$v_{t+1} = M v_t$$

donde  $v$  representa un vector que contiene el número de individuos de la población, arreglados en categorías de edad  $i$ , y  $M$  es una matriz cuadrada (con  $i$  renglones e  $i$  columnas) que contiene los coeficientes de un conjunto de ecuaciones lineales que determinan el cambio en la cantidad de individuos de edad  $i$  de un tiempo a otro ( $t$  a  $t+1$ ). En el modelo de Leslie los coeficientes diferentes de cero son únicamente aquellos que se encuentran en la primera subdiagonal y en el renglón superior de la matriz  $M$  (Figura 2b). Los coeficientes de la subdiagonal determinan la probabilidad de que un individuo de estadio o edad  $i$  al tiempo  $t$  pase al estadio  $i+1$  al tiempo  $t+1$  y los del renglón superior representan la fecundidad de una hembra promedio de la categoría de edad  $i$  en términos del número de hembras hijas producidas por unidad de tiempo. Al realizar el producto de  $M$  por  $v$  se obtiene la cantidad de individuos en cada intervalo de edad, una unidad de tiempo después, representado por  $v_{t+1}$ .

Un aspecto distintivo del modelo de Leslie, es que el intervalo de tiempo de  $t$  a  $t+1$  corresponde con el intervalo de tiempo tomado como unidad o categoría de edad ( $i$  a  $i+1$ ). Por lo tanto, entre un tiempo y el siguiente, todos los individuos, o pasaron a la siguiente categoría de edad, o murieron. De esta forma, el modelo de Leslie no considera probabilidades de permanencia dentro de una categoría dada, *i.e.*, no tiene valores en la diagonal principal.

Lefkovitch (1963, 1964, 1965) modificó el modelo desarrollado por Leslie al substituir a la edad por el tamaño o el estadio de desarrollo de los organismos como eje descriptor del ciclo de vida. En este modelo, el intervalo de tiempo  $t$  a  $t+1$  y las categorías de edad no necesariamente corresponden entre sí. Por lo tanto, además de las probabilidades de transición de los individuos de un estadio o clase

de tamaño al siguiente, este modelo incluye probabilidades de permanencia en la misma categoría (Figura 2c). Esto se debe a que algunos individuos pueden no cambiar de tamaño en un lapso de tiempo determinado. Los individuos también pueden sufrir regresiones a estadios previos o incluso "brincar" una o más categorías anteriores o posteriores.

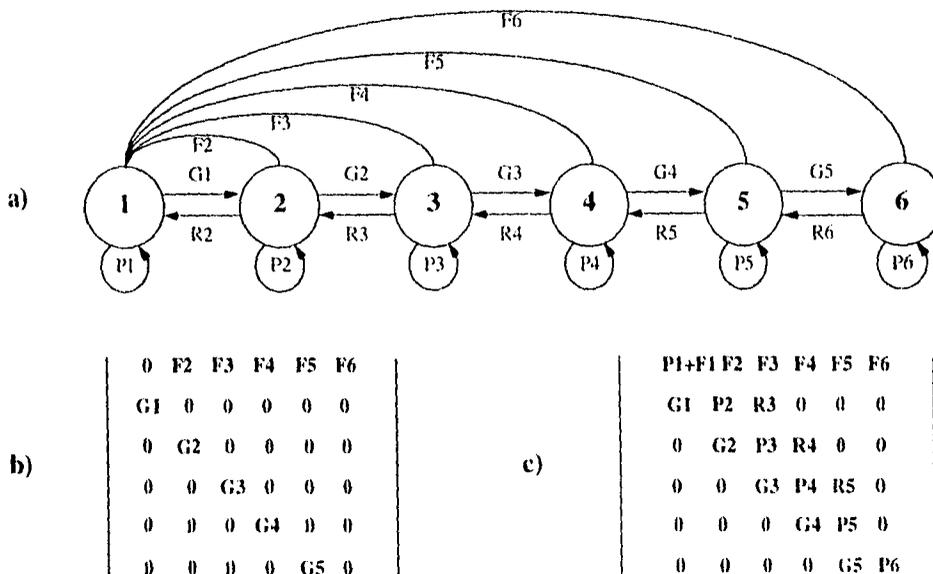


Figura 2. a) Representación gráfica del ciclo de vida de un organismo clasificado en seis categorías de tamaño.  $P_i$  es la probabilidad de permanecer en la misma categoría,  $G_i$  de aumentar a la inmediata superior,  $R_i$  de disminuir a la inmediata inferior, y  $F_i$  son las fecundidades de las categorías maduras. b) Matriz típica de Leslie con la diagonal principal con ceros. c) Matriz típica de Lefkovich con las probabilidades mencionadas en el inciso a.

Los modelos matriciales parten de las siguientes suposiciones generales, además de las mencionadas en la "teoría estable": i) la distribución de edades dentro de las categorías de edad (o estadios de desarrollo) es suficientemente uniforme para no causar variación en los valores de fecundidad, ii) el ambiente es homogéneo y iii) no operan sobre la población factores dependientes de la densidad (Caswell, 1989; Manly, 1990).

Los modelos tipo Lefkovitch son útiles para simular la dinámica de poblaciones de organismos con ciclos de vida complejos, o de organismos cuya edad se desconoce. Estos modelos aportan descriptores ecológicamente importantes de una población, como su tasa finita de crecimiento ( $\lambda$ ), la estructura estable de edades o tamaños ( $w_i$ ) y el valor reproductivo ( $v_i$ ).

El vector de la estructura estable de edades o tamaños, indica la proporción de individuos que existirían en cada categoría, como resultado del crecimiento de la población con las tasas de nacimiento y muerte consideradas. El vector del valor reproductivo indica en un solo término para cada categoría, la cantidad de prole que una hembra de estadio o tamaño  $i$  espera producir desde ese estadio o tamaño hasta su muerte, en relación con la misma esperanza para la primera categoría de la población.

Los modelos matriciales son útiles en la formulación de hipótesis ecológicas y evolutivas sobre la importancia de los componentes de historia de vida en la dinámica de la población a través de los llamados análisis de sensibilidad y elasticidad (Silvertown *et al.*, (1993). La formalización del análisis de sensibilidad fue desarrollada por Caswell (1978) con el propósito de evaluar qué tanto se afecta en forma absoluta la tasa finita de crecimiento respecto a cambios en los valores de cada una de las entradas de la matriz (fecundidad, probabilidades de permanencia o de transición). El análisis de elasticidad (sensu de Kroon *et al.*, 1986) estima la contribución relativa de cada entrada de la matriz a la tasa finita de crecimiento poblacional, es decir, el cambio proporcional de  $\lambda$  que resulta de un cambio

proporcional en alguna entrada de la matriz (ver también Caswell, 1989). Estos análisis dan una aproximación de la importancia de cada categoría o estadio de desarrollo en el crecimiento de la población.

La principal limitación de los modelos matriciales es que la tasa de crecimiento poblacional que se obtiene es válida sólo si las tasas de nacimiento y mortalidad permanecen constantes (por ser modelos determinísticos), lo cual podría ocurrir en poblaciones que crecen en un ambiente temporalmente homogéneo. Esto no se cumple, ya que para poblaciones en condiciones naturales los valores de los parámetros contenidos en los modelos matriciales pueden cambiar como resultado de variaciones ambientales (Sarukhán *et al.*, 1984; Martínez-Ramos *et al.*, 1988). Tampoco considera la variación de edades o tamaños que existe entre los individuos pertenecientes a una misma categoría. Sin embargo, la amplitud en las aplicaciones de los modelos matriciales, ha provocado que cada vez sean más utilizados en estudios de crecimiento de poblaciones.

Los modelos matriciales propuestos por Lefkovich han sido usados por demógrafos de plantas para describir el comportamiento dinámico de poblaciones con historias de vida complejas. Se han realizado estudios en una amplia variedad de organismos, principalmente en aquellos con dificultades para conocer su edad, como algunos arbustos (por ejemplo, Foster y Marks, 1987) y árboles de selvas húmedas (por ejemplo, Hartshorn, 1972; Bullock, 1980; Piñero *et al.*, 1984; Martínez-Ramos *et al.*, 1988 y Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1992). Recientemente Silvertown *et al.*, (1993) compilaron una amplia gama de información matricial lefkoviana existente en la literatura para plantas de distintos hábito, hábitat, origen taxonómico y localización geográfica. Con datos de matrices obtenidas de poblaciones de plantas leñosas y herbáceas perennes, calcularon la importancia relativa de los componentes del ciclo de vida en la tasa finita de crecimiento poblacional para encontrar diferencias debidas a la forma de vida o al hábitat (Silvertown *et al.*, 1993).

### 3. Materiales y métodos

#### 3.1. La especie de estudio

*Eucalyptus resinifera* (Smith)., se conoce también con los nombres de *E. subulata* (A. Cunn., ex Schau) y *E. hemilampra* (F. Muell.) Es un árbol con lignotubérculo que alcanza un tamaño entre 30 y 46 m de altura, y hasta 1.2 m de diámetro a la altura del pecho (DAP, 1.3 m de altura). A pesar de la gran talla que alcanzan, son poco resistentes a los vientos y las ramas de los adultos se rompen con relativa facilidad (De la Lama, 1976).

El período de floración de *Eucalyptus resinifera* en localidades australianas es de noviembre a enero. Produce alrededor de 50,600 semillas viables por kilogramo y su germinación es aproximadamente del 80% en 6 días sin requerir de algún tratamiento previo. Produce los terpenos Cineola y  $\alpha$ -pineno, como principales metabolitos secundarios. Los individuos de *E. resinifera* poseen una tasa de crecimiento rápida; en parcelas en Sudáfrica produce un volumen entre 15 y 25 m<sup>3</sup>/ha/año y en Brasil, hasta 54 m<sup>3</sup>/ha/año (De la Lama, 1976).

La distribución natural de *Eucalyptus resinifera* se restringe desde el nivel del mar hasta a los 600 m de altitud y entre 170-340 de latitud sur, de manera predominante en costas australianas. Los individuos de dicha especie crecen en clima subtropical (húmedo), con precipitación trimestral promedio > 1016 mm y temperatura media anual entre 15.5 y 21.1 °C, con variaciones extremas dentro de este clima, de -5 °C a 45.6 °C (De la Lama, 1976).

Los individuos de dicha especie pueden crecer en gran variedad y condiciones de suelos: someros, arenosos, fértiles, húmedos y profundos, así como en suelos secos y/o pedregosos (De la Lama, 1976).

## 3.2. Zona de estudio

### 3.2.1. Características físicas

El presente trabajo se realizó en la reserva ecológica de "El Pedregal de San Angel" de la Universidad Nacional Autónoma de México localizada en la Ciudad Universitaria, en la parte baja del Valle de México a una altitud de alrededor 2,300 m.s.n.m. Esta localidad tiene una temperatura media anual de 15.5 °C, con variaciones extremas desde los -6 °C, hasta los 34 °C (Enriqueta García, en Valiente-Banuet y de Luna, 1990) y una precipitación pluvial promedio de 870.2 mm anuales. Soberón *et al.*(1991) establecen que en la zona de estudio, los límites anuales de la precipitación pluvial son 814.7 y 925.7 mm, caracterizada por una marcada estacionalidad.

El sustrato en El Pedregal es producto de una solidificación de lava con formas superficiales sumamente irregulares y variadas, como las costeras y surcos acordonados, fragmentos torcidos, vesicularidades y oquedades. También se presentan derrames compactos, masivos y vesiculares en la parte superior, pequeñas chimeneas y tubos de explosión; existen asimismo formas dómicas conocidas como *tumulus*. En las superficies de estas lavas se presentan pequeñas cavidades irregulares y en otras más grandes, incipientes desarrollos de lava-estalaclitas y lava-estalagmitas (Enciso de la Vega, 1979).

Las fracturas son principalmente de compresión y su apertura superficial es hasta de 2 m; este sistema de fracturas tiene longitudes hasta de 40 m. También se existen estructuras como las lavas *plateaux* que son superficies casi planas de lava de estructura acordonada; depresiones de colapso que son hondonadas cerradas, irregulares localmente, semicirculares, con bordes asociados a crestas de presión y cavernas lava caves; estas depresiones alcanzan hasta 3 m de profundidad. El espesor de las lavas de El Pedregal varía entre 50 cm y poco más de 10 m (Enciso de la Vega, 1979).

### 3.2.2. Características biológicas

La vegetación en la zona de "El Pedregal de San Angel", corresponde a una comunidad de 1 a 3 m de altura, de aspecto muy peculiar por la fisonomía de las especies arbustivas dominantes (*Senecio praecox*, *Verbesina virgata*). Presenta además un estrato herbáceo bien desarrollado, un arbustivo ligeramente menos importante, y pocos elementos arbóreos, representados principalmente por el género *Buddleia* (Rzedowski, 1983). Desde el siglo pasado, El Pedregal ha sido considerado como un sitio de alta riqueza florística a pesar de que se ha desarrollado sobre un sustrato rocoso con relativamente poca cantidad de suelo; sin embargo, la misma topografía del área da lugar a una gran variedad de microambientes, los cuales, a su vez, permiten el establecimiento y desarrollo de especies con diferentes requerimientos ambientales.

La comunidad vegetal de la REEPSA está formada actualmente por un total de 320 especies de flora vascular agrupadas en 71 familias con 254 géneros. De estas 71 familias, 66 son fanerogámicas, lo cual representa 30% del total de 220 reportadas para México (Herrera y Almeida, 1994). Con base en estudios o listados florísticos hechos con anterioridad, se calcula que el número original de especies en la comunidad era de aproximadamente 350; de éstas, en la actualidad aún se encuentran en la reserva 226. Las posibles fuentes de especies de los nuevos registros (75) están asociadas con la dispersión de diásporas de encinares aledaños a la reserva, y a la introducción de propágulos en el suelo que se acarrea desde diferentes partes hacia los jardines de C. U. (Valiente-Banuet y de Luna, 1990).

También ha aumentado la riqueza florística del lugar, el establecimiento de otras especies introducidas, como los árboles *Casuarina equisetifolia*, *Cupressus spp.*, *Erythrina spp.*, *Fraxinus spp.*, *Jacaranda mimosifolia*, *Ligustrum spp.*, *Pinus spp.* y *Schinus molle* principalmente, así como varias plantas ruderales, y algunas que han provenido de las exposiciones de plantas presentes en el Jardín Botánico Exterior (como *Opuntia robusta* Wendland).

La fenología de la comunidad vegetal se caracteriza por un período de crecimiento vegetativo que comienza a fines de mayo y aumenta durante junio, julio y agosto; durante este lapso, va en aumento el número de especies que reanudan su desarrollo, así como el volumen total de la vegetación y la cantidad de organismos en reproducción. En septiembre y octubre se da un máximo de formas en flor y fruto. Meave *et al.*, (1994) encontraron resultados similares, después de observar durante un año la fenología de 19 especies muy abundantes en El Pedregal. El máximo de la floración se presentó en la época lluviosa, y el pico de fructificación al final de la misma. En octubre decrece mucho la intensidad de la fotosíntesis. En noviembre, diciembre y enero, todavía se reproducen muchas especies a pesar de que la actividad vegetativa se restringe prácticamente a las leñosas y suculentas. De febrero a mayo, se presentan muy pocas formas activas, pero hay reproducción de casi todos los árboles y de muchos arbustos de talla elevada. (Rzedowski, 1954 y Hernández, 1984, en Soberón *et al.*, 1991).

### **3.3. Métodos de campo**

#### **3.3.1. Establecimiento de las parcelas de estudio**

Mediante el análisis de fotografías aéreas (pares estereoscópicos, COVITUR escala 1:15.000) tomadas en enero de 1987 del área de Ciudad Universitaria, se localizaron las zonas con presencia de eucaliptos. En julio de 1989, en estas zonas se establecieron 10 parcelas de 5 m de ancho y 250 m de longitud cada una, distribuidas tratando de cubrir la mayoría de las zonas con presencia de *Eucalyptus resinifera* (Figura 3). Se eligió esta longitud dado que en un reconocimiento previo, se observó que los árboles más lejanos no se encontraron más allá de esta distancia, partiendo desde el borde de la banqueta. Cada parcela se dirigió siguiendo su longitud mayor, hacia el interior de la reserva y de manera perpendicular a partir del borde de la banqueta. Se procuró una separación lateral mínima de 50 m entre las parcelas contiguas. La localización de las parcelas en la reserva fue la siguiente: dos junto al Jardín Botánico Exterior (1 y 2), en la zona de amortiguamiento "b", dos junto al Centro de Ecología en la misma zona "b" (3 y 4), tres del lado poniente de la Av. de los Insurgentes, en la zona de amortiguamiento "c" y la zona núcleo "2" (5, 7 y 8), y finalmente tres del lado oriente de la misma Av., en la zona núcleo "1" (6, 9 y 10) (Figura 3).

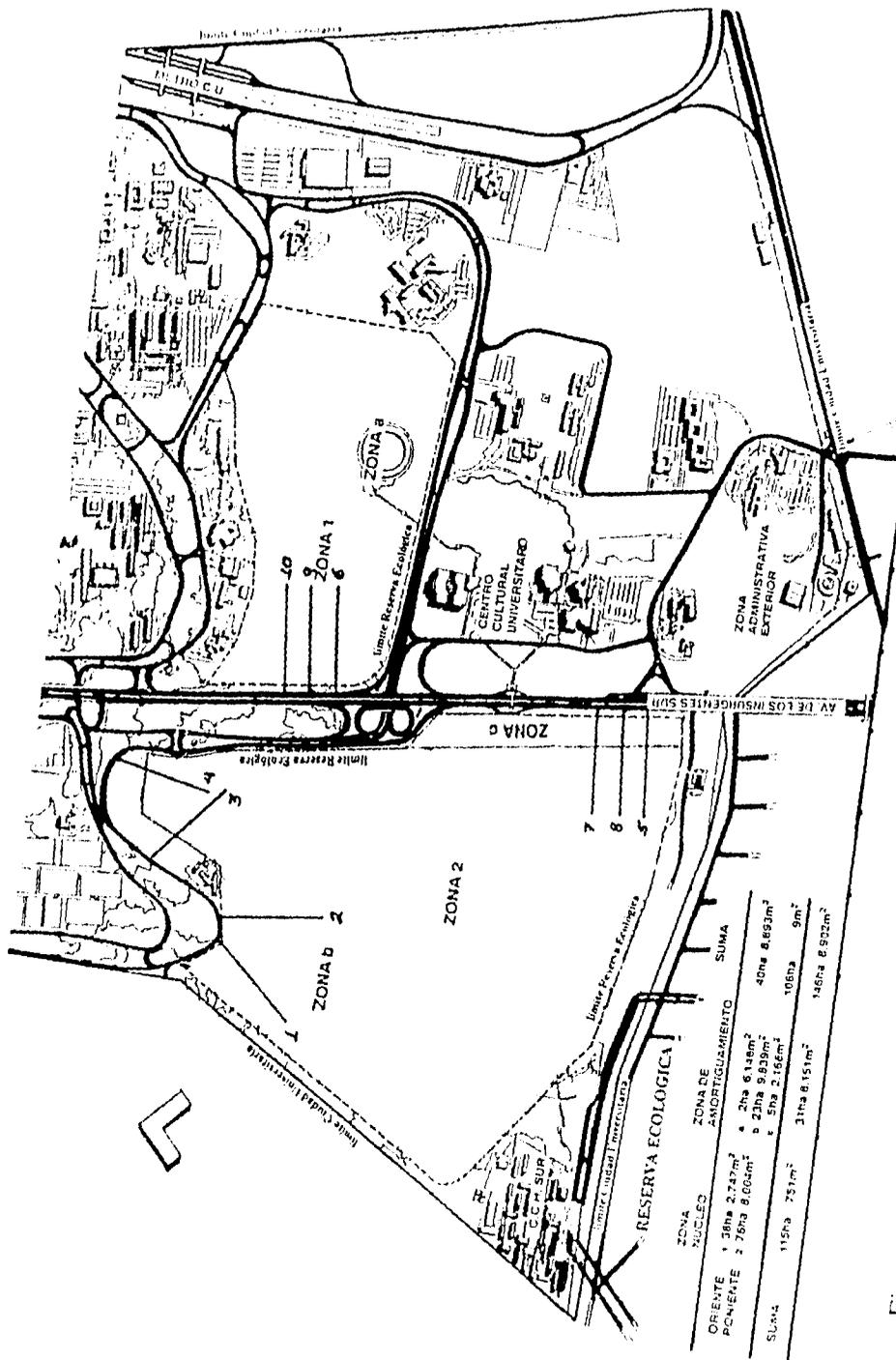


Figura 3. Ubicación de las parcelas de estudio en la reserva ecológica de Ciudad Universitaria.

### 3.3.2. Censo de la población de *Eucalyptus resinifera*.

Todos los árboles que alcanzaban una altura mínima de 1.3 m de altura (0.1 cm de DAP) que se encontraron dentro de las parcelas fueron numerados con pintura de aceite y mapeados. De cada individuo se tomaron medidas de radios de la copa y perímetro del tronco a la altura del pecho (PAP). (Las últimas medidas se convirtieron en diámetros dividiendo la cantidad entre P). Se marcó en el tronco de cada individuo un anillo de color a 1.3 m del suelo para medir siempre, justo sobre este anillo, el perímetro del tronco. En el caso de los individuos con altura menor a 1.3 m, se les midió el perímetro a la base del tallo (PB). El área basal (AB) de los individuos se obtuvo de acuerdo con la relación:

$AB = P * DAP^2 / 4$ ; estos individuos se marcaron por que tenían la posibilidad de alcanzar 1.3 m de altura y el DAP mínimo para incluirlos en la categoría de menor tamaño. Debido a que los árboles de eucalipto estudiados pueden ramificarse por debajo de 1.3 m de altura, en el caso de la presencia de ramas con una altura igual o mayor a ésta, se midió el PAP de cada rama. En estos casos, para obtener el DAP del individuo, se obtuvieron las  $AB_i$  de cada rama y se aplicó la relación  $DAP = \sqrt{4 * \sum AB_i / P}$ . Se eligió este método, por que permite cuantificar los cambios que ocurran en el DAP de los individuos en función del número de tallos que encuentren a 1.3 m de altura en diferentes tiempos. Esto se debe a que los eucaliptos en El Pedregal sufren comunmente traumas mecánicos como las pérdidas de ramas, lo cual hace disminuir temporalmente el DAP del individuo dañado. En estos casos los eucaliptos responden con la producción de reiteraciones, las cuales son tallos provenientes de los meristemas que se encuentran por debajo de la corteza a lo largo de todo el tronco, o del lignotubérculo (Harper, 1977). Con el tiempo, el desarrollo de estos tallos puede recuperar o aumentar el DAP perdido.

Se obtuvo un indicador del crecimiento de los árboles midiéndolos mensualmente de julio de 1989 a julio de 1990.

Como medida de la actividad reproductiva de los árboles, se registraron mensualmente los porcentajes de la copas con flores y frutos. Estos porcentajes fueron evaluados mediante la siguiente escala geométrica discreta: (0) sin estructuras reproductivas, (1) si cubría de 1 a 6%, (2) de 6 a 12%, (3) de 12 a 25%, (4) de 25 a 50% y (5) 50 a 100%

Tanto el reclutamiento de plántulas como la producción de reiteraciones, fueron registrados mensualmente dentro de la superficie de las 10 parcelas de estudio. De cada plántula se obtuvo su PB, altura y cobertura, anotándose además el mes de aparición y su localización en la parcela.

### **3.4. Análisis de los datos.**

Se obtuvieron descriptores de la población (densidad, estructura de tamaños, reclutamientos y tasas de mortalidad, crecimiento y fecundidad), caracterizando el vigor de los individuos por medio del diámetro del tronco (DAP y DB). Esto se hizo así, ya que de las variables obtenidas, ésta fue el indicador del tamaño de los individuos sujeto a menor error de medición, ya que estos árboles se rompen fácilmente. Además, la altura y el diámetro troncal se encontraron estrechamente relacionados alométricamente. Las ecuaciones obtenidas mediante regresiones lineales son las siguientes:

1) Para árboles no ramificados debajo de 1.3 m:

$$DAB=0.66+(1.46)DAP, R^2=0.99$$

2) Para árboles ramificados con DAP único obtenido a partir de todos los tallos

$$DAB=1.13+(1.41)DAP, R^2=0.99$$

3) En forma general, considerando todos los tallos, tanto de árboles ramificados como de no ramificados:

$$DAB=0.88+(1.67)DAP, R^2= 0.91.$$

### **3.4.1. Patrones estructurales**

#### **3.4.1.1. Distribución y abundancia.**

El área total de distribución actual de *Eucalyptus resinifera* en la REEPSA, se estimó a través de una fotografía aérea de la zona tomada en el año de 1987 (COVITUR). En la fotografía se delimitó el área de la reserva y aquella donde se distinguían manchones de eucaliptos. En una copia fotostática sobre un acetato de la fotografía aérea, se recortaron las áreas y se pesaron con una balanza con resolución de centésimas de gramo. Una pieza de 3 x 3 cm del acetato sobrante sirvió como unidad de referencia (U) para estimar el área con la relación  $\text{área} = (\text{peso del área A} \times 9) / \text{peso de U}$ . Conociendo que el área total de la reserva es igual a 146.9 ha, se calculó el área (en ha) cubierta por eucaliptos. Finalmente, el cociente de este valor entre el área de la reserva y multiplicado por 100, provee el porcentaje de la reserva cubierta por eucaliptos.

Para estimar el número de eucaliptos presentes en la reserva, se extrapoló el número de eucaliptos censados en las 10 parcelas de estudio a el área que se estimó cubierta por ellos. Para estimar la cobertura de eucaliptos por hectárea se sumaron todos los valores individuales de cobertura, este valor se dividió entre el área censada en las 10 parcelas de estudio (1.25 ha).

Una evaluación del cambio de la densidad y la cobertura desde el borde hacia el interior de la reserva (sentido probable de la invasión de los eucaliptos), se obtuvo mediante valores de estas variables en intervalos sucesivos de 50 m a lo largo de las parcelas de estudio.

#### **3.4.1.2. Estructura de tamaños de la población y su variación desde el borde hacia el interior de la reserva.**

Para describir la estructura de la población en términos de tamaños de los individuos, se obtuvo la distribución de frecuencias de todos los individuos detectados en el censo original en 10 categorías de DAP con un intervalo de 5 cm

cada una. Para explorar aspectos de la posible invasión por árboles de *Eucalyptus resinifera*, el análisis anterior también se efectuó subdividiendo a la población total en cinco muestras contenidas en áreas sucesivas de 5 m x 50 m que comenzaron en el borde y se dirigieron hacia el interior de la reserva, es decir, hacia las zonas núcleo.

### **3.5. Patrones demográficos.**

Dado que el número de individuos decrece sensiblemente con el aumento en DAP en la escala aritmética mencionada (Figura 5), la muestra total de la población se dividió en seis categorías de DAP con un intervalo que creció geoméricamente:

0.1-1, 1.1-2, 2.1-4, 4.1-8, 8.1-16 y >16.1 cm.

Esto permitió tener un tamaño de muestra similar para todas las categorías.

#### **3.5.1. Supervivencia.**

Para cada categoría de DAP, se obtuvo la proporción de individuos originalmente censados que sobrevivieron al intervalo de un año. El error asociado a estas probabilidades de supervivencia se obtuvo calculando la varianza de una distribución binomial. La varianza de la binomial es  $pq$  (donde  $p$  es la probabilidad de supervivencia y  $q$  la de mortalidad= $1-p$ ) y el error estándar es  $\sqrt{(pq/n)}$ .

#### **3.5.2. Crecimiento.**

El crecimiento de los individuos que sobrevivieron al año de estudio, se basó en el incremento del DAP. Este se estimó mediante la expresión  $CRA=(DAP_f-DAP_i)/DAP_i$ , donde CRA es el crecimiento relativo anual en dap;  $DAP_i$  y  $DAP_f$  son los diámetros a 1.3 m de altura al inicio y final del estudio. Para cada categoría de DAP arriba señaladas, se obtuvo el promedio y el error estándar del CRA, suponiendo que éste se distribuye siguiendo una función normal (E.E.=  $\sqrt{(S^2/n)}$ ).

### **3.5.3. Fecundidad**

Debido al diminuto tamaño de las semillas y la gran cantidad de frutos que se producen por árbol, en este trabajo no pudo llevarse a cabo una estimación directa de la cantidad de semillas que puede producir un individuo de tamaño determinado. Esta estimación requiere de un estudio específico que estuvo fuera de las posibilidades de tiempo que cubrió el presente trabajo. Como alternativa se llevó a cabo una estimación indirecta. Inicialmente, para cada árbol se estimó el porcentaje de la copa cubierta por frutos en la escala antes mencionada (ver inciso 3.2.3.2). Para cada una de las seis categorías geométricas de DAP se obtuvo el valor de este porcentaje para un individuo promedio. Este porcentaje es un índice del vigor reproductivo de árboles de distinto tamaño. A continuación, para cada una de las categorías de DAP se obtuvo la proporción de individuos que produjeron frutos. Este es un índice de la probabilidad de reproducción anual para un árbol promedio de cada categoría de DAP. Finalmente, esta probabilidad se multiplicó por el número total de plántulas que emergieron durante el año de estudio. El resultado se interpreta como la cantidad de plántulas producidas por un árbol promedio de cada categoría, es decir, un estimador burdo de la fecundidad.

### **3.5.4. Reclutamiento de plántulas**

El ingreso de nuevos individuos a la población se estimó mediante el número de plántulas que emergieron durante el año de estudio. En cada mes que se realizó el censo, se registraron tanto las plántulas que nacieron como las que murieron. De esta forma, se pudo obtener la cantidad neta de plántulas ingresadas a la población censada en las 10 parcelas de estudio. Tomando en cuenta la posición exacta de las plántulas emergidas en cada parcela de estudio, se realizó un análisis de la variación espacial del reclutamiento de plántulas respecto a la distancia al borde de la reserva.

### **3.6. Dinámica de la población**

El análisis de la dinámica poblacional de *Eucalyptus resinifera* incluyó: i) una estimación del crecimiento de la población a largo plazo, desde 1954 hasta 1987, ii) una evaluación del cambio neto experimentado por la población durante el año de estudio, y iii) el desarrollo de modelos de proyección lineal o matriciales de tipo Lefkovich y análisis derivados (sensibilidad y elasticidad). Se comparó la estructura estable de edades o tamaños obtenida de cada modelo, con la estructura encontrada en el campo al inicio del estudio.

#### **3.6.1. Crecimiento de la población desde 1954 a 1987**

Usando fotografías aéreas (COVITUR) del área de estudio para dos años (1954 y 1987) y el método descrito para estimar el área de distribución y número de eucaliptos, se llevó a cabo una evaluación del crecimiento de la población de *Eucalyptus resinifera* durante los primeros 33 años desde su introducción. Para el año de 1954 se pudo hacer un conteo de los árboles mediante la observación estereoscópica de los pares de fotografías aéreas, en las cuales los eucaliptos se distinguieron claramente. Con los tamaños poblacionales estimados se obtuvo una tasa de crecimiento de la población en 33 años, de acuerdo a la relación  $N_{1987}/N_{1954}$ . Con este dato se hizo una estimación de la tasa finita de crecimiento anual de la población ( $\lambda$ ) como  $(N_{1987}/N_{1954})^{(1/33)}$ . Este modelo supone que la población crece de manera exponencial.

Por otro lado, la tasa promedio anual a la que se incrementó el área cubierta por *E. resinifera* se calculó como  $(A_{1987}-A_{1954})/33$  años, donde A es el área cubierta por los eucaliptos en cada uno de los años indicados. Esta operación supone un crecimiento constante del área ocupada por eucaliptos.

### **3.6.2. Crecimiento de la población durante el periodo 89-90.**

Se construyeron tablas de flujo numérico que describen los cambios experimentados por la población durante el año de estudio en términos de las ganancias (nacimientos) y las pérdidas (muertes) de individuos. La tasa de crecimiento durante este periodo se estimó mediante el cociente  $(N_0+n-m)/N_0$ , donde  $N_0$  es el número inicial de individuos,  $n$  el número de ingresos (plántulas o reiteraciones) y  $m$  el número de arboles, plantulas o reiteraciones muertos.

### **3.6.3. Construcción de un modelo matricial para evaluar la dinámica poblacional de *Eucalyptus resinifera*.**

Se desarrollaron dos modelos matriciales tipo Lefkovitch. El modelo I se basó en análisis de la población descrita por el número de árboles. El modelo II se basó en el análisis de la población considerando el número total de tallos que alcanzaron la altura de 1.3 m, sin distinguir individuos (genets). Los modelos incluyeron las probabilidades de permanecer en una categoría ( $P_i$ ), las probabilidades de transición a una categoría posterior ( $G_i$ ) o anterior ( $R_i$ ), y la fecundidad de cada categoría ( $F_i$ ).

### **3.6.4. Parametrización de los modelos.**

En el presente estudio, las probabilidades de sobrevivencia anual ( $S_x$ ) se estimaron como la proporción de sobrevivientes después de un año respecto al número de individuos originales en cada categoría de tamaño. Los individuos que sobrevivieron tuvieron tres probabilidades: i) de permanecer en la misma categoría de tamaño ( $P_i$ ), ii) de transitar a una categoría posterior ( $G_i$ ) o iii) a una anterior ( $R_i$ ).  $G_i$  se estimó multiplicando  $S_x$  por la proporción de tallos originales que crecieron lo suficiente para alcanzar la categoría posterior.  $R_i$  se estimó multiplicando  $S_x$  por la proporción de individuos que al perder uno de sus tallos disminuyó su DAP hasta un tamaño tal, que cayó en la categoría anterior.

Finalmente  $P_i$  se obtuvo mediante la multiplicación de la proporción de tallos (o árboles) que permanecieron en la misma categoría de tamaño por  $S_x$ . Debido a que ningún individuo de la categoría de mayor tamaño murió, se supuso un muerto en dicha categoría; esto se hizo para no sobreestimar  $\lambda$ .

La fecundidad ( $F_i$ ) se calculó mediante el siguiente procedimiento: i) se obtuvo la proporción de tallos por categoría que produjeron frutos, lo cual se consideró como una aproximación a la probabilidad de reproducción, ii) esta probabilidad se multiplicó por la cantidad de plántulas sobrevivientes que emergieron durante el año de estudio. Este producto se consideró como una estimación de la fecundidad.

Además de la fecundidad, otro factor que incrementa el número de tallos de eucaliptos a 1.3 m de altura son las anteriormente mencionadas reiteraciones. Tales reiteraciones pueden eventualmente producir tallos principales si el materno muere. Este componente vegetativo (vi) de incremento numérico de la población de tallos totales se evaluó calculando el cociente del número de reiteraciones ( $DAP \geq 0.1$  cm) producidas (y sobrevivientes) en un año en la categoría i entre el número total de tallos originales de esa misma categoría.

El método utilizado para obtener la tasa finita de crecimiento de la población fue el de la potencia, el cual consiste en multiplicar la matriz de transición por sí misma hasta obtener una tasa de crecimiento constante. Este procedimiento se llevó a cabo utilizando el programa "Lambda calculation. PRG1" (E. Alvarez-Buylla, no registrado). Este programa proporciona, además, la estructura estable de edades o tamaños y los valores reproductivos de cada categoría en la estabilidad, así como los valores de sensibilidad y elasticidad para cada entrada de la matriz obtenidas según Caswell (1989) y de Kroon *et al.*, (1986) respectivamente. Todos estos valores arrojan datos útiles sobre la importancia desde varios puntos de vista, de cada categoría de tamaño.

Los intervalos de confianza de las dos tasas finitas de crecimiento poblacional estimadas se obtuvieron, por medio del método analítico (Lande, 1988), el cual requiere, para obtener la varianza de  $\lambda$ , la varianza de cada entrada de la matriz. Las varianzas de las entradas correspondientes a las fecundidades se obtienen empíricamente esto es, para cada categoría, se multiplica su probabilidad de reproducción por el número total de plántulas reclutadas, entre el número de individuos. Las varianzas de las entradas correspondientes a las permanencias y transiciones fueron obtenidas por medio de la probabilidad binomial de proporciones ( $v(a_{ij})=(pq/n)$ ). Con estos datos se obtiene la varianza de  $\lambda$  mediante la fórmula:

$$V(\lambda) = \sum [e(a_{ij})^2 v(a_{ij})]$$

donde  $e(a_{ij})$  es la elasticidad de cada entrada y  $v(a_{ij})$  es la varianza de cada entrada. Finalmente mediante  $\sqrt{v(\lambda)}$  se obtiene un error estándar, que multiplicado por dos, sumado y restado a la  $\lambda$  obtenida, da un intervalo de confianza del 95 %.

## 4 Resultados

### 4.1. Crecimiento de la población a lo largo de 35 años.

De acuerdo a la fotografía aérea tomada en 1954, se distinguieron aproximadamente 150 copas de árboles de *Eucalyptus resinifera* en toda el área representada dentro de los límites actuales de la REEPSA y sus bordes (Figura 4). El área que fue cubierta inicialmente por estos árboles como resultado de la introducción fue cercana al 1% de la reserva, es decir, aproximadamente 1.46 ha.

De acuerdo con la fotografía aérea tomada en 1987, la población de *E. resinifera* ocupaba para ese año un área aproximada de 11.8 ha de la REEPSA, incluyendo los bordes. Esta superficie representa cerca del 8% del área total de la reserva, notablemente restringida a los bordes de la misma (Figura 4).

En 1989 en las 10 parcelas de estudio (1.25 ha en total) se censaron 292 eucaliptos mayores a 1.3 m de altura (0.1 cm de DAP). Este número, extrapolado al área estimada ocupada por *E. resinifera* en toda la reserva, sugiere una abundancia de la especie de cerca de 2,756 individuos, equivalente a una densidad promedio de 234 ind/ha.

Tomando los números poblacionales estimados para 1954 y 1987 se calculó que la población de *E. resinifera* creció 18.37 veces en 33 años, lo que equivale a una tasa anual de 1.087, es decir 8.7% de crecimiento promedio anual. En términos del área cubierta por la población, ésta aumentó a una tasa de 0.23% por año  $[(8\% - 1\%) / 35 \text{ años}]$ , equivalente a un crecimiento de 0.3 ha por año  $[(11.8 \text{ ha} - 1.46 \text{ ha}) / 33 \text{ años}]$ .

La superficie actualmente ocupada por los individuos de *E. resinifera* en el área muestreada fue de 5,750 m<sup>2</sup> y la suma de las coberturas de estos individuos fue de 4,357 m<sup>2</sup>. Esto significa que la fracción del malpaís ocupada por la población de *E. resinifera* se encuentra cubierta en un 75.7% por el follaje de estos árboles.

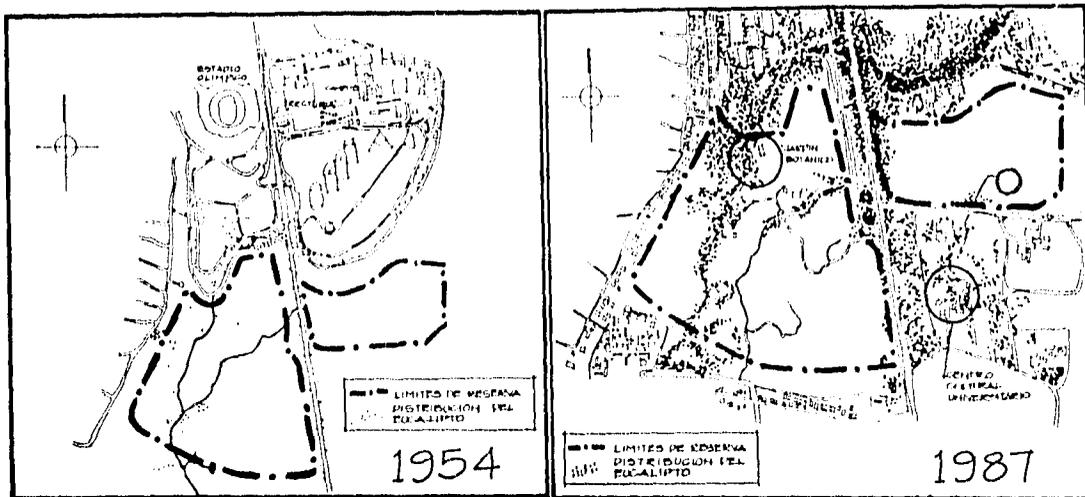


Figura 4. Representación de la cobertura de la población de *Eucalyptus resinifera* en la reserva ecológica de la UNAM en diferentes años.

#### 4.2. Patrones estructurales actuales.

##### 4.2.1. Distribución y abundancia.

La densidad promedio estimada no fue homogénea en las áreas estudiadas. Entre las diez parcelas de estudio, la densidad de la población varió casi treinta veces (Cuadro 1) y el coeficiente de variación, respecto a la densidad promedio por parcela, fue notablemente grande (CV=100.9%).

Cuadro 1. Variación espacial de la densidad de la población (árboles con DAP  $\geq 0.1$ cm) de *Eucalyptus resinifera* en la REEPSA.

TRANSECTO	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
ARBOLES	037	107	026	023	030	032	014	03	06	014
DENSIDAD (inds/ha)	296	856	208	184	240	256	112	024	048	112

Asimismo, la densidad de la población varía con la distancia al borde de la reserva, disminuyendo fuertemente durante los primeros 150 m y en menor grado hasta los 250 m donde tuvo su menor valor de densidad (Figura 5). En general, después de esta distancia ya no se encontraron más árboles.

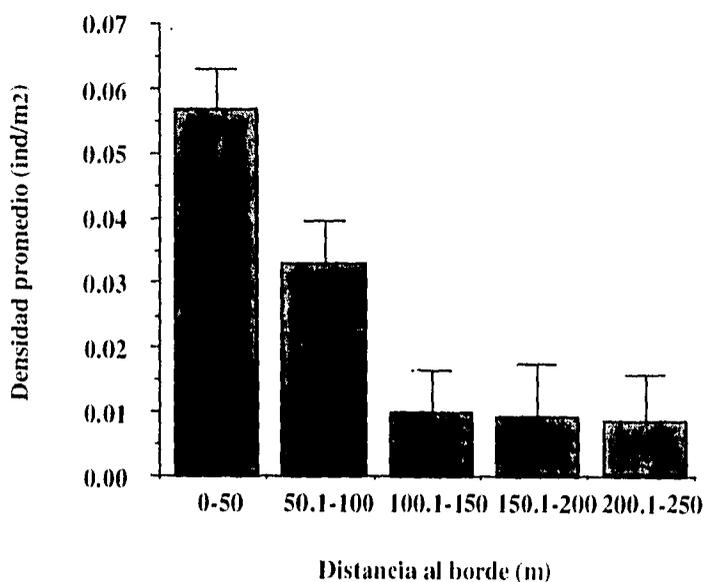


Figura 5. Cambios en la densidad promedio de los árboles de *Eucalyptus resinifera* en la reserva ecológica respecto a la distancia al borde de la banqueta. (Las barras indican  $\pm 2$  E.E.)

#### 4.2.2. Estructura de tamaños de la población y su variación desde el borde hacia el interior de la reserva.

La frecuencia de árboles de *E. resinifera* por categorías de DAP muestra dos modas principales, una para individuos pequeños (0-5 cm) y otra para árboles de 10.1-15 cm (Figura 6). Estas dos modas sugieren la existencia de al menos dos grupos de individuos posiblemente diferentes. Suponiendo una buena correlación entre el DAP y la edad de los árboles, la moda mayor puede indicar un reclutamiento reciente de individuos a la población. La segunda moda parece sugerir un evento de reclutamiento antiguo que no se continuó sino hasta que los individuos plantados al inicio produjeron frutos. Un evento de mortalidad elevada ocurrido hace algunos años puede también explicar el lapso de tiempo sin reclutamientos.

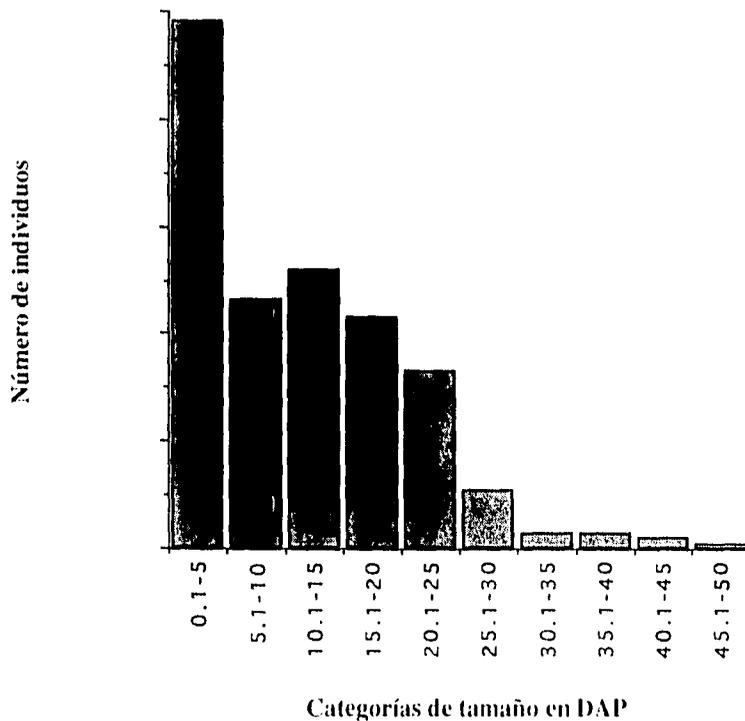


Figura 6. Distribución de tamaños de la población de *Eucalyptus resinifera* en la reserva ecológica de El pedregal de San Angel.

Al igual que con la población general, el mayor porcentaje de individuos de cada categoría diamétrica se encontró en los primeros 50 m a partir de la banqueta. Los árboles de la categoría menor de DAP (0.1-1 cm), sin embargo, exhibieron un máximo hacia el interior (entre 50.1 y 100 m) y no en el borde (Figura 7). Suponiendo que el DAP refleja la edad de los árboles, este pico quizá refleje la existencia de un frente de avance en el reclutamiento de árboles jóvenes. Por otro lado, si se analiza la frecuencia de individuos adultos reproductivos ( $DAP \geq 8.1$  cm, aprox.) con respecto a la distancia al borde, es notable que la población reproductiva ha avanzado hacia el interior de la reserva, a partir de su franja original en el borde, en algunos puntos hasta a más de 200 m (Figura 7).

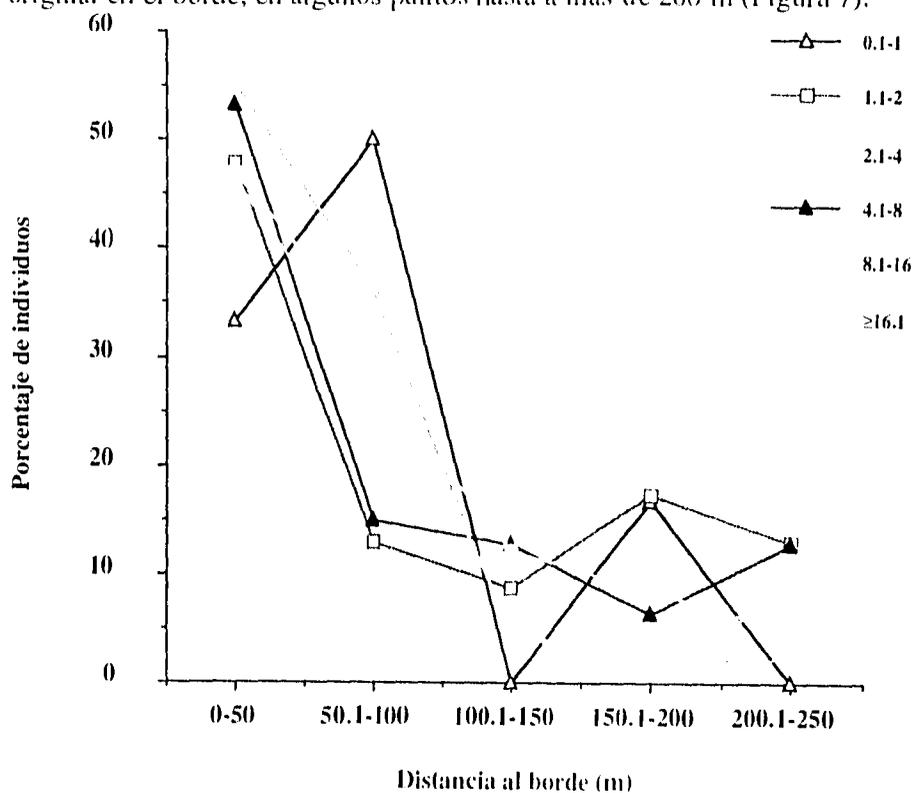


Figura 7. Distribución porcentual de los individuos de *Eucalyptus resinifera* respecto al borde de la banqueta en la reserva ecológica.

### **4.3. Patrones demográficos**

#### **4.3.1. Procesos de natalidad**

El ingreso de plántulas de *E. resinifera* fue estacional durante del año de estudio. Entre los meses de septiembre y noviembre, es decir, en la segunda mitad de la época de lluvias, se presentó un máximo, mientras que en el resto del año el ingreso fue muy bajo (Figura 8a). Entre marzo y mayo, es decir, en la temporada de sequía, no hubo ingresos. Considerando que el pico de la floración ocurrió en abril, se puede estimar que el desarrollo de las semillas y la germinación de las mismas ocurre en un lapso de entre cinco y siete meses.

Respecto a la producción de tallos de reiteraciones, la mayor producción ocurrió en agosto y septiembre. Por el contrario, en abril y mayo no hubo ingresos por esta vía (Figura 8b).

El total de plántulas ingresadas durante el año de estudio fue de 34. La natalidad de plántulas varió respecto a la distancia al borde a la reserva. El mayor reclutamiento proporcional al área censada, tendió a darse hacia el interior de la reserva, particularmente a partir de los 150 m (Figura 9a); es decir, existió un mayor número de plántulas reclutadas por hectárea donde la densidad de la población de individuos  $\geq 1.1$  cm de DAP por hectárea fue la menor.

Se registraron un total de 80 reiteraciones durante el año de estudio. En relación con la distancia al borde, hubo mayor producción de tallos de este tipo por individuo entre 50 y 150 m. Esto se debió a que en esta zona se encontraron varios árboles adultos caídos que produjeron múltiples reiteraciones. Sin embargo, la mayor proporción de reiteraciones que sobrevivieron al año de estudio ocurrió en los primeros 100 m a partir del borde (Figura 9b).

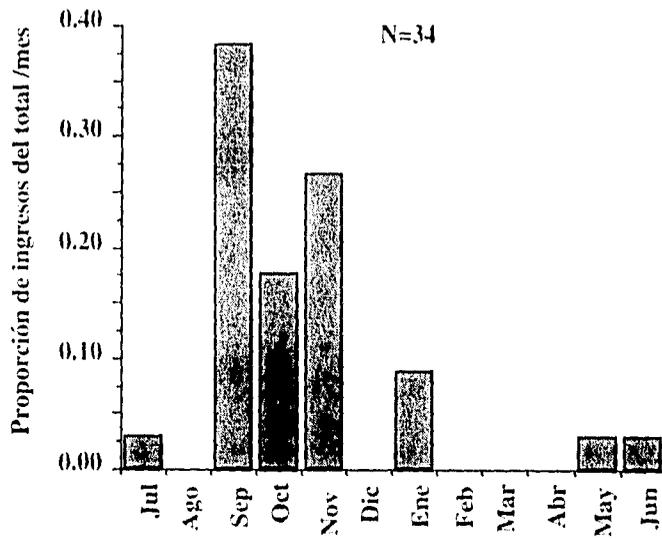


Figura 8a. Patrón temporal de reclutamiento de plántulas de *Eucalyptus resinifera* en la reserva ecológica de El Pedregal de San Angel, C.U., Mexico, D.F.

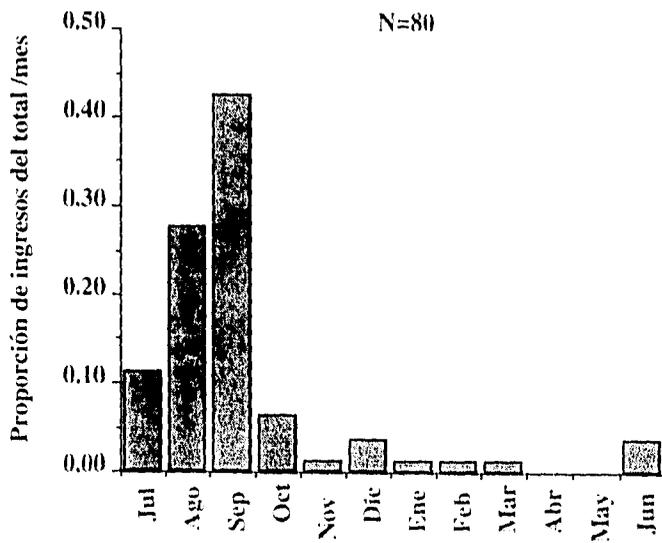


Figura 8b. Patrón temporal de producción de retoños por individuo de *Eucalyptus resinifera* en la reserva ecológica de El Pedregal de San Angel, C.U., México, D.F.

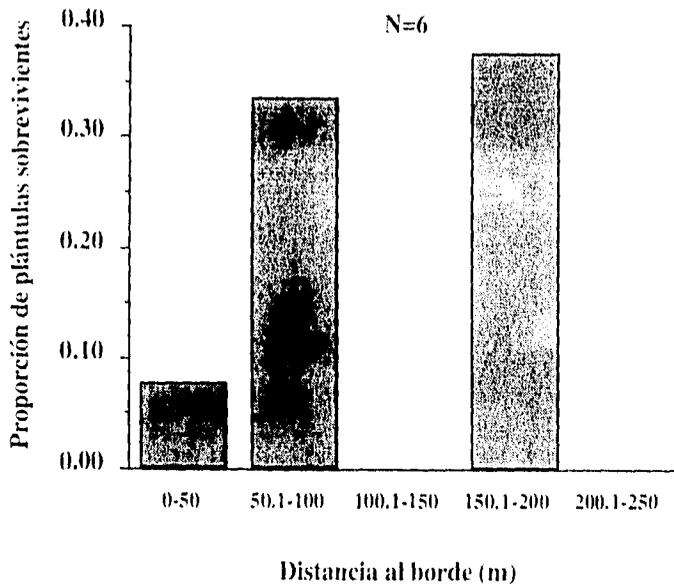


Figura 9a. Proporción de plántulas ingresadas respecto al borde que sobrevivieron al final del estudio en la reserva ecológica.

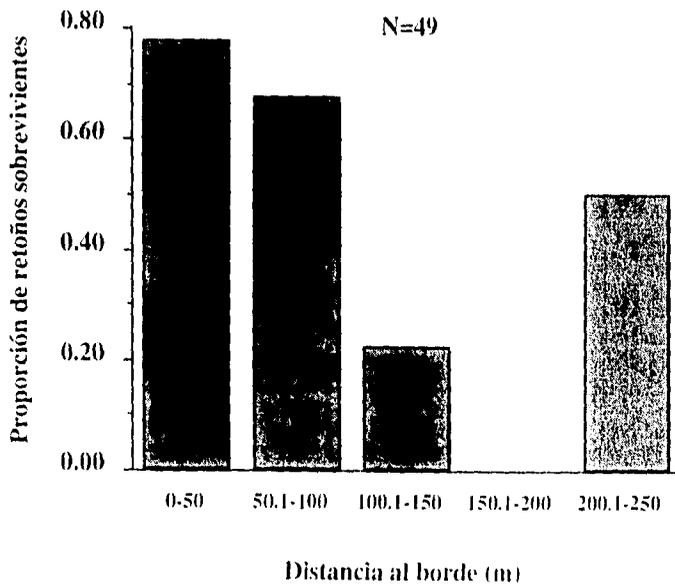


Figura 9b. Proporción de retoños sobrevivientes respecto al borde que sobrevivieron al final del estudio en la reserva ecológica.

El número de tallos a 1.3 m de altura (reiteraciones extras al tallo principal) promedio por individuo de los encontrados al inicio del estudio, no difirió significativamente entre las categorías de DAP (Figura 10).

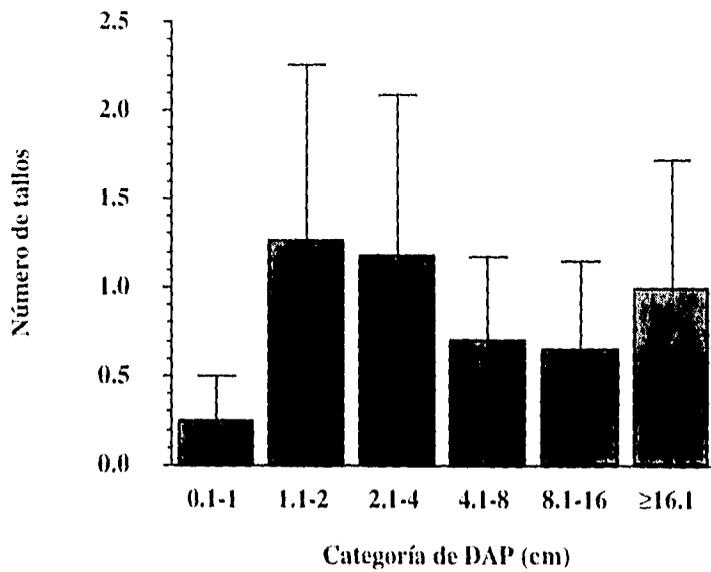


Figura 10. Número promedio de tallos a la altura del pecho por individuo de cada categoría de tamaño en la reserva ecológica. (Las barras indican  $\pm 2$  E.E.)

#### 4.3.2. Procesos reproductivos y estimaciones de la fecundidad.

La producción de flores de *E. resinifera* en la REEPSA durante el año de estudio presentó su mínimo durante los meses de julio a enero, concordando con la época de lluvias, y su máxima expresión durante la estación seca del año, particularmente durante el mes de abril (Figura 11).

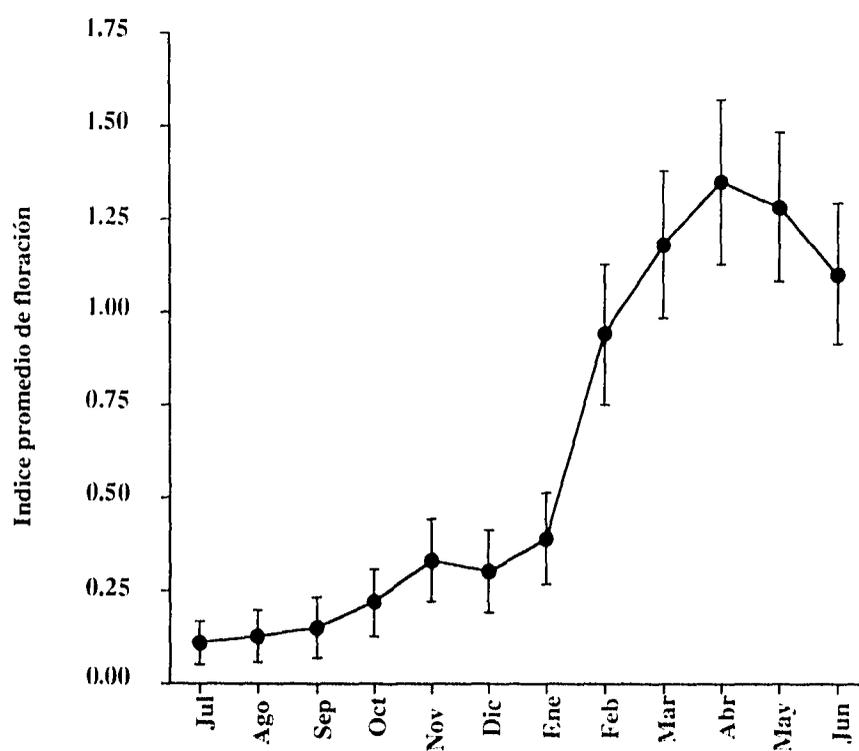


Figura 11. Patrón temporal de floración de *Eucalyptus resinifera* en la reserva ecológica de El Pedregal de San Angel, C.U., México, D.F. (Las barras indican  $\pm 2$  E.E.)

El índice de fructificación que se obtuvo, muestra que aparentemente la población de *Eucalyptus resinifera* presenta una actividad de fructificación constante durante todo el año. Sin embargo, este patrón es un artefacto metodológico, debido a que en un principio se cuantificaba la cantidad de frutos asumiendo que todos tenían semillas. A través del trabajo de campo, se pudo notar que los árboles de *E. resinifera* retienen las cápsulas de sus frutos por varios meses, aunque muchas de ellas hayan liberado sus semillas con anterioridad. Asimismo, otras pueden estar comenzando a esparcir sus semillas y todavía contener algunas (obs. pers.). por esto, en los días de cada censo, no se sabía con certeza si los frutos contenían semillas o no. Por lo tanto, el índice de fructificación obtenido está sobreestimado por lo que no se presentan datos ni figura.

Respecto a los estimadores de la actividad reproductiva de *E. resinifera*, la fecundidad de un árbol, inferida a partir del porcentaje de la copa que presenta frutos, aumentó conforme se consideraron árboles de mayor tamaño (Figura 12). Asimismo, la probabilidad de reproducción muestra un comportamiento similar (Figura 13). Estos resultados indican que los árboles de mayor tamaño son los que tienen mayor aportación en la producción de semillas y consecuentemente de plántulas a la población. Estas aproximaciones de la fecundidad indican una función creciente en la producción de plántulas por árbol en función del DAP

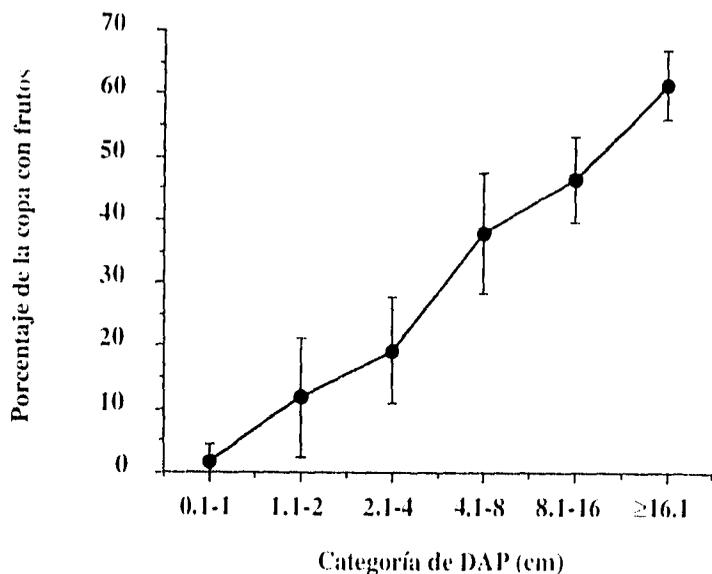


Figura 12. Patrón de fecundidad promedio de *Eucalyptus resinifera* por categorías de tamaño en la reserva ecológica de El Pedregal de San Angel. (Las barras indican  $\pm 2$  E.E.)

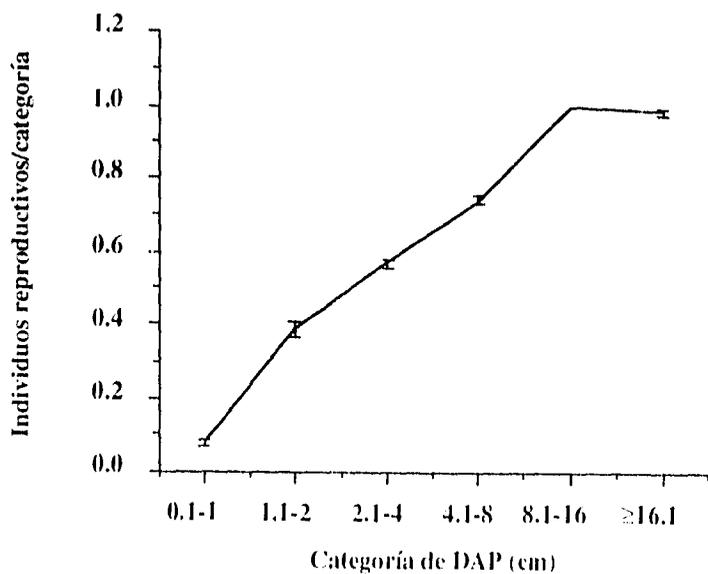


Figura 13. Probabilidad de reproducción por categoría de tamaño de la población de *Eucalyptus resinifera* en la reserva ecológica. (Las barras indican  $\pm 2$  E.E.)

### 4.3.3. Sobrevivencia

La probabilidad de sobrevivencia anual de los individuos de *E. resinifera* aumentó significativamente con el tamaño de ellos (Figura 14a). También se puede resaltar que para la categoría mayor no se detectaron muertes durante el año de estudio. Probablemente, la edad de los individuos de mayor tamaño de la población aún no es tan avanzada como para que mueran por causas de senectud ya que, si consideramos que los árboles de mayor edad se sembraron alrededor de 1950, éstos deben tener una edad de cerca de 45 años.

Respecto a la mortalidad de los individuos censados originalmente, en términos de la distancia al borde, se observó que la mayor proporción de muertos ocurrió únicamente en los primeros 100 m a partir del borde (Figura 14b).

En relación con la mortalidad temporal de los ingresos, tanto plántulas como reiteraciones, presentaron su valor máximo entre enero y febrero (Figuras 15 a y b), que en el sitio de estudio representan parte de la época invernal, es decir, de más bajas temperaturas y de sequía.

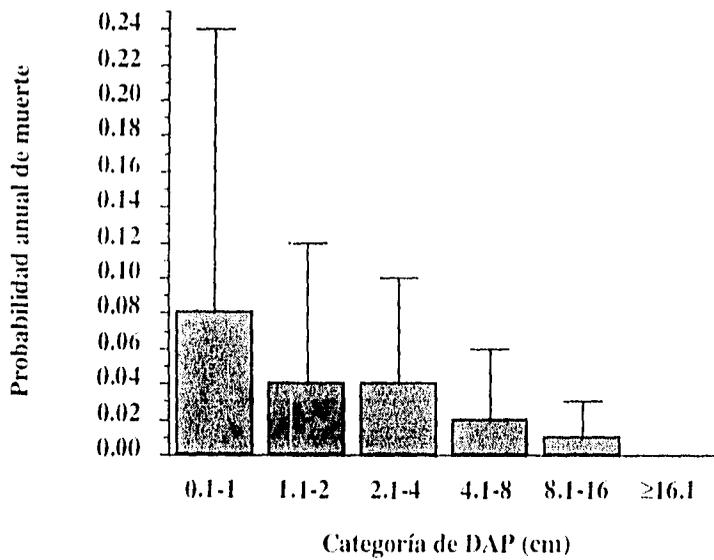


Figura 14a. Probabilidad anual de muerte de los individuos de cada categoría de tamaño de la población de *Eucalyptus resinifera* en la reserva ecológica. (Las barras indican  $\pm 2$  E.E.)

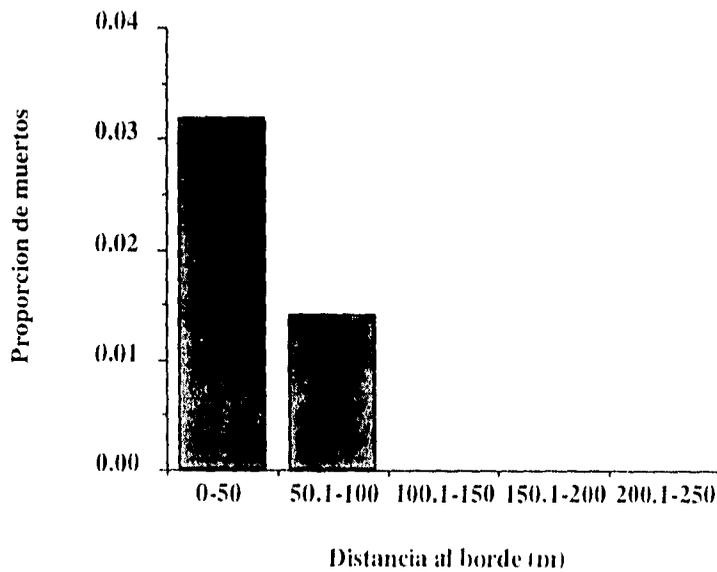


Figura 14b. Patrón espacial de mortalidad anual de los individuos de *Eucalyptus resinifera* censados originalmente en la reserva ecológica.

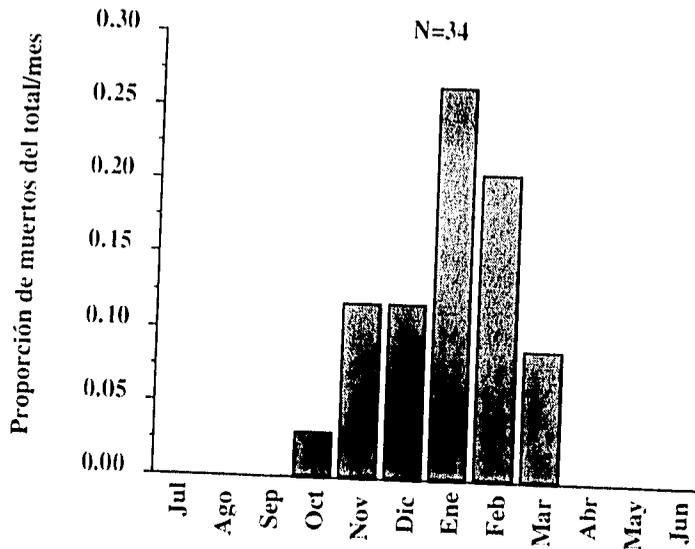


Figura 15a. Patrón temporal de mortalidad de plántulas de *Eucalyptus resinifera* en la reserva ecológica.

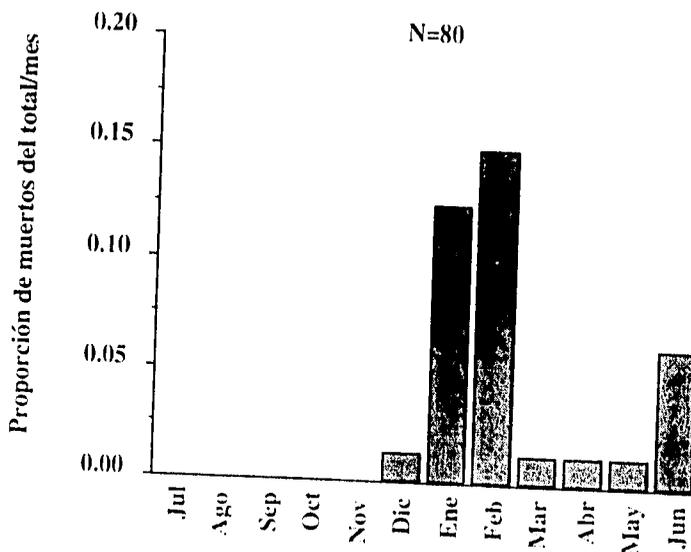


Figura 15b. Patrón temporal de mortalidad de retoños de *Eucalyptus resinifera* en la reserva ecológica.

#### 4.3.4. Crecimiento de los individuos

El crecimiento promedio de los individuos de *E. resinifera* por categoría, en términos del aumento proporcional anual del DAP, esto es, en área, disminuyó significativamente con el tamaño de los árboles (Figura 16). Este patrón fue inverso al observado con la probabilidad anual de sobrevivencia (Figura 14) y el vigor reproductivo de los árboles (Figuras 12 y 13). Es una cuestión por investigar si tales tendencias inversas representan posibles disyuntivas de atributos de historia de vida, como teóricamente se esperaría si existiesen costos asociados a la reproducción (Stearns, 1977).

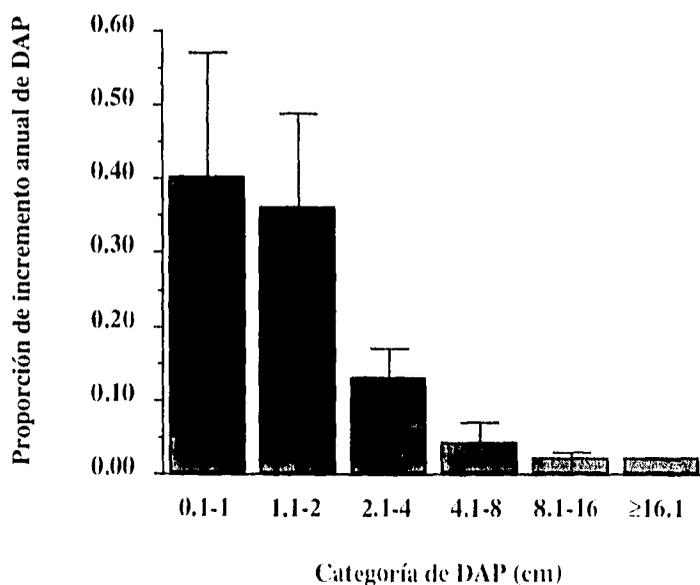


Figura 16. Patrón de crecimiento en términos de incremento relativo de DAP por categoría de tamaño de la población de *Eucalyptus resinifera* en la reserva ecológica. (Las barras indican  $\pm 2$  E.E.)

#### 4.3.5. Dinámica poblacional

El tamaño de la población de individuos de *E. resinifera* en las parcelas de estudio permaneció constante durante el intervalo anual que cubrió este estudio. Durante este tiempo la dinámica fue muy lenta ya que sólo hubo un recambio de seis individuos (2.05% de la población inicial; Cuadro 2).

Respecto a la población total de tallos, también permaneció constante durante el año de estudio, aunque hubo una actividad de recambio mayor. Murieron 31 tallos e ingresaron 49 (8.39% de la población inicial (Cuadro 3).

El número de unidades en cada categoría de tamaño tendió a aumentar con el tiempo en las categorías intermedias y mayores, disminuyendo en las categorías menores. Este patrón se observó tanto a nivel de la población de individuos como de tallos, lo que indica que los tallos están creciendo consistentemente de tamaño, aunque el número de ellos en la población permanezca prácticamente constante (Cuadros 2 y 3).

Cuadro 2. Cambios anuales (89-90) en la población de individuos de *Eucalyptus resinifera* por categoría diamétrica en la REEPSA.

CATEG. DIAM.	0.1-1	1.1-2	2.1-4	4.1-8	8.1-16	≥16.1	TOTAL
A) Individuos T <sub>0</sub>	12	23	47	47	81	82	292
B) Muertos T <sub>1</sub>	01	01	02	01	01	00	006
C) Sobrevivientes T <sub>1</sub>	11	22	45	46	80	82	286
D) Indivs. permanecieron	03	10	40	42	74	82	251
E) Indivs. aumentaron	08	12	05	01	05	00	031
F) Indivs. disminuyeron	00	00	00	03	01	00	004
G) Plántulas ingresadas	34	-	-	-	-	-	034
H) Plántulas muertas	28	-	-	-	-	-	028
I) Plántulas sobrevivientes	-	-	-	-	-	-	006
J) Población T <sub>1</sub> (C+I)	09	18	55	48	75	87	292

Cuadro 3. Cambios anuales (89-90) en la población de tallos de *Eucalyptus resinifera* por categoría diamétrica en la REEPSA.

CATEG. DIAM.	0.1-1	1.1-2	2.1-4	4.1-8	8.1-16	≥16.1	TOTAL
A) Tallos T <sub>0</sub>	186	075	077	062	101	082	583
B) Muertos T <sub>1</sub>	036	008	006	002	002	000	054
C) Sobrevivientes T <sub>1</sub>	150	067	071	060	009	082	529
D) Tallos permanecieron	115	046	062	054	094	082	453
E) Tallos aumentaron	035	021	009	004	005	000	074
F) Tallos disminuyeron	000	000	000	002	000	000	002
G) Plántulas ingresadas	034	-	-	-	-	-	034
H) Plántulas muertas	028	-	-	-	-	-	028
I) Plántulas sobrevivientes	006	-	-	-	-	-	006
J) Retoños ingresados	080	-	-	-	-	-	080
K) Retoños muertos	031	-	-	-	-	-	031
K) Retoños sobrevivientes	049	-	-	-	-	-	049
L) Población T <sub>1</sub> (C+I+K)	170	081	085	063	0980	87	584

Ya sea analizándola como individuos o como tallos, la población mostró un crecimiento mayor hacia el interior de la reserva, particularmente entre los 150 y 200 m.

La población de individuos decreció únicamente en los primeros 50 m, es decir, en donde se encuentra la mayor densidad de eucaliptos (Cuadro 4). La población total de tallos decreció en los segmentos primero y tercero (Cuadro 5). Esta dinámica fue el resultado de considerar los ingresos por vía plántulas menos las muertes ocurridas en todos los tamaños diamétricos de la población durante un año.

Cuadro 4. Recambio de la población de individuos de *Eucalyptus resinifera* respecto a la distancia a la banqueta.

DISTANCIA (m)	0-50	50-100	100-150	150-200	>200	TOTAL
A) Individuos T <sub>0</sub>	142	082	024	023	021	292
B) Muertos T <sub>1</sub>	005	001	000	000	000	006
C) Sobrevivientes T <sub>1</sub>	137	081	024	023	021	286
D) Plántulas ingresadas	013	006	001	008	006	034
E) Plántulas muertas	012	004	001	005	006	028
F) Plántulas sobrevivientes	001	002	000	003	000	006
G) Población T <sub>1</sub> (C+F)	138	083	024	026	021	292
H) Crecimiento neto de la población [(G-A)/A]x100	-2.81	1.21	0	13.04	0	0

Cuadro 5. Recambio de la población de tallos de *Eucalyptus resinifera* respecto a la distancia al borde de la banqueta.

DISTANCIA (m)	0-50	50-100	100-150	150-200	>200	TOTAL
A) Tallos T <sub>0</sub>	262	203	049	034	035	583
B) Muertos T <sub>1</sub>	020	028	004	001	001	054
C) Sobrevivientes T <sub>1</sub>	242	175	045	033	034	529
D) Retoños producidos	018	046	009	003	004	080
E) Retoños muertos	004	015	007	003	002	031
F) Retoños sobrevivientes	014	031	002	000	002	049
G) Población T <sub>1</sub> (C+F)	257	208	047	036	036	584
H) Crecimiento neto de la población [(G-A)/A]x100	-1.9	2.46	-4.08	5.88	2.86	0.17

#### 4.3.6. Modelación del crecimiento de la población

Según el modelo I, a nivel de individuos se estimó que esta población crecería a un tasa finita anual de 1.010050, es decir, 1.00% anual. Los límites de confianza dados por  $\pm$  dos errores estándar ( $\pm 2 E. E.$ ) del valor de  $\lambda$ , dan como límite superior 1.05477 y como límite inferior, 0.96533.

Según el modelo II, a nivel de la población de tallos se estimó una tasa finita de crecimiento anual de la población de 1.023100, equivalente a un crecimiento de 2.31% anual. Los límites de confianza superior e inferior de  $\lambda$  son 1.060248 y 0.985952 respectivamente.

Se obtuvieron estos resultados sin considerar los errores asociados a las fecundidades, ya que éstas se estimaron en forma indirecta. A pesar de esto, ambas tasas de crecimiento no difieren significativamente de 1, por lo que ambos modelos indican que la población de *E. resinifera* que se encuentra en la REEPSA actualmente se mantiene en un tamaño constante.

La estructura estable de tamaños predicha por el modelo I fue estadísticamente diferente (prueba de Kolmogorov-Smirnov,  $D=0.306$ ,  $P<0.01$ ) de aquella observada al inicio del estudio para la población de árboles individuales (Cuadro 6, matriz de individuos). En particular, en este caso, el modelo predice en el equilibrio un exceso de árboles de las categorías de DAP intermedias y una proporción menor en las categorías mayores, respecto a la estructura actual.

La estructura estable de tamaños predicha por el modelo II, no difiere significativamente (prueba de Kolmogorov-Smirnov,  $D=0.078$ ,  $P>0.05$ ) de aquella observada al inicio del estudio (Cuadro 7, matriz de tallos).

*Eucalyptus resinifera*

MATRIZ DE ENTRADA

0.26500 0.04080 0.02050 0.02930 0.01740 0.11130  
0.66660 0.43470 0.00000 0.00000 0.00000 0.00000  
0.00000 0.52170 0.85100 0.06380 0.00000 0.00000  
0.00000 0.00000 0.10630 0.89360 0.01230 0.00000  
0.00000 0.00000 0.00000 0.02120 0.91350 0.00000  
0.00000 0.00000 0.00000 0.00000 0.06170 0.98780

EIGENVALOR MAXIMO DE LA MATRIZ = 1.010050

PROPORCION DE INDIVIDUOS EN CADA CATEGORIA DE DAP:

0.053690402985  
0.062205635408  
0.326392470111  
0.305017184341  
0.066974140771  
0.185720166385  
Suma de los valores relativos = 1.00000

VALORES REPRODUCTIVOS RELATIVOS:

0.074732293249  
0.083527313939  
0.086272525111  
0.114672129789  
0.266969112712  
0.373826625200  
Suma de los valores relativos = 1.00000

MATRIZ DE SENSIBILIDAD

0.02513 0.02912 0.15278 0.14278 0.03135 0.08694  
0.02809 0.03255 0.00000 0.00000 0.00000 0.00000  
0.00000 0.03361 0.17638 0.16483 0.00000 0.00000  
0.00000 0.00000 0.23444 0.21908 0.04811 0.00000  
0.00000 0.00000 0.00000 0.51005 0.11199 0.00000  
0.00000 0.00000 0.00000 0.00000 0.15682 0.43487

MATRIZ DE ELASTICIDAD

0.00659 0.00118 0.00310 0.00414 0.00054 0.00958  
0.01854 0.01401 0.00000 0.00000 0.00000 0.00000  
0.00000 0.01736 0.14860 0.01041 0.00000 0.00000  
0.00000 0.00000 0.02467 0.19383 0.00059 0.00000  
0.00000 0.00000 0.00000 0.01071 0.10129 0.00000  
0.00000 0.00000 0.00000 0.00000 0.00958 0.42529

Cuadro 6. Resultados obtenidos del modelo matricial elaborado para la población total de individuos.

## *Eucalyptus resinifera*

### MATRIZ DE ENTRADA

0.62100	0.06600	0.01400	0.13800	0.16900	0.25900
0.18810	0.61330	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
0.00000	0.28000	0.80510	0.03220	0.00000	0.00000
0.00000	0.00000	0.11680	0.90320	0.00000	0.00000
0.00000	0.00000	0.00000	0.06450	0.93060	0.00000
0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.04950	0.98780

EIGENVALOR MAXIMO DE LA MATRIZ = 1.023100

### PROPORCION DE INDIVIDUOS EN CADA CATEGORIA DE DAP:

0.253670043508  
0.116435517600  
0.174684615447  
0.170167433623  
0.118656629745  
0.166385760077  
Suma de los valores relativos = 1.00000

### VALORES REPRODUCTIVOS RELATIVOS:

0.041418547431  
0.088540240781  
0.119822186504  
0.208038376622  
0.238292631583  
0.303888017079  
Suma de los valores relativos = 1.00000

### MATRIZ DE SENSIBILIDAD

0.06736	0.03092	0.04638	0.04518	0.03151	0.04418
0.14399	0.06609	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
0.00000	0.08944	0.13419	0.13072	0.00000	0.00000
0.00000	0.00000	0.23298	0.22695	0.00000	0.00000
0.00000	0.00000	0.00000	0.25996	0.18127	0.00000
0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.23116	0.32415

### MATRIZ DE ELASTICIDAD

0.04088	0.00199	0.00199	0.00609	0.00520	0.01118
0.02647	0.03962	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
0.00000	0.02448	0.10559	0.00411	0.00000	0.00000
0.00000	0.00000	0.02660	0.20035	0.00000	0.00000
0.00000	0.00000	0.00000	0.01639	0.16488	0.00000
0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.01118	0.31296

Cuadro 7. Resultados obtenidos del modelo matricial elaborado para la población total de tallos.

#### 4.3.6.1. Análisis de sensibilidad

El resultado de mayor importancia de los análisis de sensibilidad obtenidos, proviene del modelo desarrollado para la población de individuos. La matriz de sensibilidad de dicha población indica que la transición de los individuos que se encuentran en la categoría de 4.1-8 a la de 8.1-16 cm de DAP, es la más crítica para la tasa de crecimiento de la población. Esto sugiere el tamaño de los individuos que deben ser removidos en caso de realizar un control de la población de eucaliptos en Ciudad Universitaria.

#### 4.3.6.2. Análisis de elasticidad

Siguiendo a Silvertown *et al.*, (1993), se sumaron los valores de elasticidad correspondientes a los componentes de crecimiento ( $G_i$  o  $R_i$ ), fecundidad ( $F_i$ ) y sobrevivencia ( $P_i$ ), con el propósito de ponderar en términos globales la importancia relativa de cada uno de estos componentes demográficos sobre  $\lambda$ . Estos valores, resultantes del modelo I (para individuos) y II (para tallos) se encuentran en el Cuadro 8. De acuerdo con estos valores, el análisis de elasticidad sugiere que cambios en las tasas de permanencia ( $P_i$ ) tendrían efectos sobre el crecimiento de la población entre 8 y 9 veces mayores que modificaciones proporcionalmente similares en los valores de las tasas de transición ( $G_i$ ) (Cuadro 8). Cambios en las tasas de fecundidad ( $F_i$ ) tendrían entre 18 y 41 veces menos efecto sobre  $\lambda$ , que cambios proporcionalmente iguales en  $P_i$ . La elasticidad de la tasa de regresión ( $R_i$ ) es despreciable.

Cuadro 8. Valores de elasticidad de los componentes demográficos

	$G_i+R_i$	$F_i$	$P_i$
Modelo I (individuos)	0.09186	0.02154	0.88602
Modelo II (tallos)	0.10922	0.04645	0.84340

Para la población de tallos, todos los valores de elasticidad para la permanencia fueron más altos que los de transición. Esta matriz también muestra el valor más alto de elasticidad en la entrada referente a la permanencia de los individuos en la categoría de tamaño mayor. Este mismo resultado se obtuvo de la matriz del análisis de elasticidad para la población de individuos. Sin embargo, para este caso las dos primeras categorías de DAP mostraron elasticidades mayores en las tasas de transición que en las tasas de permanencia.

## 5 Discusion

### 5.1. Situación general de la población de *Eucalyptus resinifera* en la reserva ecológica de "El Pedregal de San Angel".

La abundancia (2,756 inds) y el área de distribución (11.8 ha) que *Eucalyptus resinifera* ha alcanzado en la reserva ecológica de El Pedregal de San Angel, en tan sólo 33 años, documenta un fenómeno fuerte y rápido de invasión vegetal sobre el malpaís provocado por el hombre. Las estimaciones sobre el crecimiento de la población a largo (1954-1987) y corto plazo (1989-90), muestran que la velocidad de invasión ha cambiado, de ser muy rápida al principio a muy lenta en la actualidad. De hecho, los resultados obtenidos con los modelos matriciales sugieren que la población se encuentra cerca de su estabilidad numérica. Sin embargo, para corroborar el nulo crecimiento de la población observado en el año de estudio, habría que recopilar datos demográficos de mayor extensión temporal.

La forma de expansión de la población de *E. resinifera* hacia el interior de la REEPSA parece ajustarse al modelo denominado "frente de avance" (Van der Plank, 1960, en Harper, 1977). Esta forma de avance se da al caer las semillas y germinar más allá del límite de distribución de los progenitores, conformando una nueva franja de individuos, los cuales posteriormente continuarán este proceso.

La gran variación espacial encontrada en la densidad poblacional de *E. resinifera* alrededor de la reserva puede tener tres explicaciones: i) que tal variación represente la distribución inicial de las plantas introducidas, ii) que sea reflejo del efecto de factores limitantes al crecimiento de la población que se encuentran distribuidos de manera heterogénea en el espacio o iii) que ambos efectos actúen simultáneamente.

La proliferación de *E. resinifera* en la REEPSA también podría explicarse por un evento de replantación posterior al inicial. Sin embargo, no se encontró evidencia alguna, ni referencias de que eso hubiese sucedido. Además, en las

fotografías aéreas de 1987, los manchones de eucaliptos corresponden a las mismas zonas donde se encontraban en 1954.

El sustrato rocoso que cubre gran parte de El Pedregal, posiblemente es uno de tales factores limitantes, ya que afecta la disponibilidad de suelo para el establecimiento y desarrollo de los individuos de *E. resinifera*. El sustrato de El Pedregal exhibe gran variación, desde sitios cubiertos con roca desnuda, hasta sitios con una acumulación notable de suelo. En ausencia de suelo, un pobre desarrollo del sistema radicular de los individuos puede afectar negativamente la captura de agua, de nutrientes y su anclaje al sustrato. Como consecuencia, el desarrollo de los individuos, y en última instancia, las probabilidades de que éstos lleguen a la etapa reproductiva y dejen progenie pueden ser afectados.

En términos demográficos, la edad de los individuos mayores de la población de *E. resinifera*, calculada según la época de formación del vivero y de plantación en el malpaís, es de alrededor de 45 años. La talla máxima que pueden alcanzar los individuos de esta especie en suelos profundos y fértiles de Australia (1.20 m DAP; De la Lama, 1976) también sugiere que los individuos de la población de El pedregal son jóvenes en general. Este factor y la elevada sobrevivencia observada en los individuos adultos durante el año de estudio, indican una probable alta persistencia de la población de *E. resinifera* en la REEPSA, si no se efectúa un adecuado control de estos árboles.

## 5.2. Patrones estructurales

La estructura de tamaños bimodal sugiere que existe un reemplazamiento activo en la población. La moda dominante, de individuos pequeños, sugiere que hay suficientes individuos jóvenes que podrían reemplazar a los adultos que fueran muriendo y aún probablemente aumentar el tamaño poblacional de *E. resinifera* en la comunidad vegetal de El pedregal. En cuanto a la moda subdominante que se observó en la estructura de tamaños de la población, es posible que sea el resultado del evento de introducción (plantación) original que ocurrió durante la construcción de la Ciudad Universitaria. Estas interpretaciones deben tomarse con cautela, ya que no se obtuvo la relación entre la edad de los individuos y el DAP. Otra posibilidad, es que dicha distribución de tamaños sea el resultado de fenómenos de interferencia y competencia, que producen como resultado jerarquías de tamaño entre individuos de la misma edad (White y Harper, 1970).

## 5.3. Patrones demográficos

La floración de la población de *E. resinifera* en El Pedregal fue temporalmente distinta a la que ocurre en localidades australianas. Mientras que en sus lugares nativos el pico de floración se presenta de noviembre a enero (i. e., durante el verano austral; De la Lama, 1976), en El Pedregal ocurrió de marzo a junio (primavera). Desde el punto de vista fisiológico, la especie parece haber desfasado su programa fenológico, aunque para asegurarlo habría que analizarlo por más años y comparar las condiciones físicas de cada estación en cada localidad. Este programa de floración puede depender de sistemas hormonales asociados al fotoperíodo o de una estación de sequía previa.

El índice de fructificación utilizado en este estudio presentó problemas que no permitieron determinar adecuadamente la fenología anual de este proceso. Como ya se mencionó, la persistencia de las cápsulas vacías por periodos prolongados obscureció las épocas de mayor actividad de fructificación. La

determinación de tal actividad debe ser llevada a cabo a través de la observación y seguimiento de varias muestras de ramas e inflorescencias marcadas en árboles de diferente tamaño. Además, la estimación del número de inflorescencias producidas por rama y del número de semillas por cápsula, aunque laboriosa, es indispensable para obtener mejores estimaciones de fecundidad a las aquí calculadas. Por el contrario, la alternativa usada para hacer una evaluación de la fecundidad no presentó problemas ya que tanto la probabilidad de reproducción y el número de plántulas emergidas se cuantificaron claramente.

Los procesos de natalidad evaluados en forma temporal indicaron que en enero se efectuó el último ingreso, lo que sugiere, si es que el patrón de floración del año anterior fue similar al obtenido, que las semillas pueden permanecer viables hasta por nueve meses.

El mayor reclutamiento de plántulas hacia el interior de la reserva puede deberse a diferencias en las condiciones ambientales que prevalecen entre el borde de la reserva y su interior, causadas en parte por la reducción en la densidad de árboles de *E. resinifera* que ocurre en esa dirección.

El análisis espacial del reclutamiento de plántulas indicó que más allá de 200 m dentro de la reserva partiendo del borde, no hubo plántulas sobrevivientes de las emergidas durante el año de estudio. Esta distancia puede ser el límite promedio actual de las condiciones físico-químicas o ecológicas favorables para el establecimiento de individuos de *E. resinifera* en El Pedregal. Probablemente las condiciones ambientales que se dan en lugares desprovistos de estrato arbóreo, como puede ser una excesiva carga calórica y elevados déficits de agua, no son favorables para el establecimiento de los individuos. La producción temporal de reiteraciones fue mas amplia que la de plántulas, ya que durante diez meses del año de estudio ingresaron retoños, mientras que las plántulas sólo en siete. Las reiteraciones se presentaron con mayor frecuencia entre los 50 y 100 m, es decir, presentaron una tendencia opuesta al patrón de reclutamiento espacial de plántulas.

Esto se debe a que los árboles que produjeron multitud de reiteraciones fueron los caídos, los cuales fueron cuatro y se encuentran entre 50 y 100 m de distancia del borde.

Además de las muertes por caídas de los árboles, otra causa de mortalidad fue un posible ataque por patógenos que se manifestó por el agrietamiento longitudinal del tronco y la producción de una abundante resina. Durante este proceso, las hojas presentaban un tamaño reducido y posteriormente murió el árbol. Estos síntomas sólo se registraron en dos árboles adultos de los censados, y en otro más que no estaba incluido en las parcelas de estudio. Esto y la ausencia de síntomas de otro tipo sugieren que los patógenos atacan mínimamente a los individuos de la población de *E. resinifera* en El pedregal.

El crecimiento promedio de los individuos, en términos del incremento proporcional de DAP, indicó que la tasa de crecimiento disminuye conforme crece el individuo, hasta un punto en el que permanece constante y bajo, esto ocurre en los individuos a partir de la categoría  $\geq 8.1$  cm.

La dinámica de la población de individuos, con un cambio neto de cero individuos, es un indicio de un crecimiento poblacional nulo. Este resultado está de acuerdo con la tasa finita de crecimiento poblacional obtenida, la cual no difirió significativamente del valor de 1.

La dinámica de la población de tallos totales tuvo un cambio neto al final del estudio de un tallo, que resultó ser una reiteración. Esto refleja que la población de reiteraciones es ligeramente más activa que la de individuos. Esta observación se correlaciona con el hecho de que la tasa finita de crecimiento obtenida del modelo II (1.0231) fue mayor que aquella obtenida del modelo I para los individuos. Sin embargo, como se indicó, al considerar los errores asociados a  $\lambda$ , ésta tampoco difiere significativamente de 1.

Los modelos de proyección elaborados en esta tesis no tuvieron problemas en su configuración, ya que no hubo dudas en la obtención de las probabilidades de

las entradas de las matrices. Solamente la fecundidad requirió de una estimación indirecta. Sin embargo, las tasas finitas de crecimiento poblacional tanto para la población de individuos como para la de tallos, son modelos que al parecer describen con buena aproximación, el estado de crecimiento real de la población de *E. resinifera* en El Pedregal.

La estructura estable de tamaños para el modelo I, comparada con la estructura encontrada en el campo predice que habrá más individuos medianos (de las categorías 2.1-4 y 4.1-8 cm de DAP): aproximadamente el doble de la proporción encontrada y menos de los grandes ( $\geq 8.1$  cm de DAP). Esto, según la escala de tamaños usada, quiere decir que los individuos pequeños crecerán a los tamaños medianos debido a las mayores probabilidades de sobrevivencia de la que tendrán los individuos medianos que podrían crecer a las categorías de tamaños mayores. Además de esto, predice que habrá una proporción un poco mayor de los individuos de menor tamaño, lo que quiere decir que aumentará ligeramente el reclutamiento.

La estructura de tamaños de la población de tallos totales encontrada en el campo es muy similar a la que predice el modelo II. Esto probablemente se debe a que al encontrarse la mayoría de los reiteraciones (que son el 50% de la población de tallos totales) en la parte baja del bosque, encuentran condiciones ambientales más estables y menos intensas que los árboles emergentes, los cuales además tienen mayor masa expuesta. En todo caso se puede decir que el modelo predice una proporción mayor de los individuos medianos (de las categorías 2.1-4 y 4.1-8) en el futuro.

Los resultados del análisis de elasticidad indicaron que la tasa finita de crecimiento poblacional de *E. resinifera* en la REEPSA es relativamente más sensible a cambios en las probabilidades de permanencia ( $P_i$ ) que en los otros componentes demográficos (*i.e.*,  $G_i$ ,  $R_i$  y  $F_i$ ). Esto quiere decir que la tasa de crecimiento de los individuos, así como la producción de reiteraciones y plántulas,

tienen una contribución relativamente menor al crecimiento de la población que la sobrevivencia de los individuos, principalmente de aquellos de mayor talla. Los valores de elasticidad obtenidos para  $P_i$  y  $G_i$  se encuentran dentro del intervalo de valores encontrados por Silvertown *et al.*(1993) para quince especies arbóreas de larga vida ( $P_i, x \pm E.E.=0.88 \pm 0.015$ ,  $G_i=0.08 \pm 0.02$ ). Curiosamente, sin embargo, el valor de la elasticidad para la fecundidad (se consideró solo la vía sexual) obtenido en *E. resinifera*, en la población de arboles individuos ( $F_i = 0.022$ ), fue significativamente mayor que la elasticidad de  $F_i$  ( $0.00054 + 0.00054$ ) para las quince especies estudiadas por Silvertown *et al.*(1993). Se ha propuesto que el potencial de colonización de habitats se relaciona positivamente con los valores de elasticidad de  $F_i$  (Silvertown *et al.*1992). Con base en esto, puede sugerirse que la población de *E. resinifera* estudiada posee un potencial colonizador alto en relación con el resto de las especies arbóreas hasta ahora estudiadas con este enfoque.

#### **5.4. Relaciones con la biota del Pedregal de San Angel**

##### **5.4.1 Con la flora**

En la actualidad la población de *E. resinifera* de ha llegado a crear en cerca del 10% del area de la REEPSA nuevas condiciones ambientales para las plantas nativas. En el área de distribución actual que ocupan los eucaliptos, menos del 25% de suelo se encuentra libre de su cobertura, pero no de su influencia. Es evidente que han provocado disminuciones importantes en la radiación solar, en el movimiento de vientos, en la temperatura, y posiblemente, en la humedad cerca del suelo. Otros factores que posiblemente también han cambiado con la presencia de los eucaliptos son el espectro lumínico, los niveles de disponibilidad de agua subterránea y las características físico-químicas del suelo. Muy probablemente, también muchas plantas nativas (xerofíticas, adaptadas las condiciones que predominan en los sitios abiertos) han sido afectadas negativamente en su abundancia con estos cambios, afectando la estructura de la vegetación de El

Pedregal. Por otro lado, el vigor de los individuos de las especies nativas también se puede apreciar afectado negativamente en las zonas con gran cobertura de *E. resinifera* (obs. pers.).

El notable crecimiento logrado por la población de eucaliptos en El Pedregal quizás se deba a los factores físicos del lugar que le permitieron establecerse y a que el estrato arbóreo nativo en este sitio era y sigue siendo escaso, y por lo tanto no existieron especies arbóreas con las cuales *E. resinifera* pudiese competir. Es decir, no parece haber existido una similitud limitante (Harper, 1977) entre especies nativas y la introducida. Este fenómeno ocurre cuando especies muy similares morfológicamente, y por extensión, ecológicamente, demandan recursos limitantes en forma muy similar. En consecuencia, la competencia entre especies de la misma forma de vida es más fuerte, que entre especies de distinta forma de vida.

La estructura de una comunidad natural es una expresión del estado sucesional en el que ésta se encuentra en un determinado momento. El malpais de El Pedregal de San Angel es una comunidad que se encuentra aún bajo un proceso de sucesión primaria cuyo clímax podría ser un bosque de encino (Rzedowski, 1954). Se puede plantear la idea de que dada su estructura relativamente poco compleja y carente de formas arbóreas, la hacen susceptible a la invasión de especies de dicha forma de vida.

#### **5.4.2. Con la fauna**

En cuanto a la interacción con los animales, se puede decir que la población de *E. resinifera* en El Pedregal es afectada mínimamente por herbívoros ya que durante el trabajo de campo, raramente se detectaron daños por éstos; solamente pocos individuos atacados por folívoros. Otra interacción se da con abejas que frecuentemente se observaron visitando flores de eucaliptos y también se encontraron, varias abejas muertas bajo los árboles. Esto hace suponer que el néctar de las flores de los eucaliptos es tóxico para las abejas de El Pedregal.

ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA

## 6 Conclusiones

Después de analizar los patrones estructurales y demográficos anuales de la población de *Eucalyptus resinifera* en la reserva ecológica de El Pedregal de San Angel, se puede decir que su población se encuentra distribuida en forma de franja irregular (i.e., con distintas densidades y a diferentes distancias del borde), rodeando algunos límites de la reserva donde en ciertos puntos se encuentran a más de doscientos metros hacia su interior.

La población de estos árboles presenta actualmente un lento (posiblemente nulo) crecimiento poblacional en la REEPSA. Probablemente la falta de suelo formado, en gran parte de esta localidad interviene como un factor limitante para el crecimiento poblacional de esta especie. El aumento de la población de *E. resinifera*, según las fotografías aéreas de diferentes años de esta zona, es innegable, ya que se puede apreciar que la población de estos árboles ha ido ocupando cada vez mayor área de la reserva. Sin embargo, en la actualidad parece que la población de *E. resinifera* ya ha alcanzado posiblemente el límite de alguna condición (biótica ó abiótica) que le permitieron anteriormente establecerse.

Otro aspecto interesante (éste desde el punto de vista ecológico), aunque tampoco fue un objetivo del estudio, es que la composición florística de la REEPSA, bajo el bosque de eucaliptos, y fuera de él (pedregal abierto), son distintas entre sí (obs.pers.). Estas aparentes diferencias tal vez se deban a los cambios microclimáticos inducidos por la sombra de estos árboles y la gran cantidad de hojarasca de ellos que cubre el suelo, afectando la germinación de las plantas xerofíticas que predominan en el lugar. En las áreas donde hay copas de eucaliptos, existe menor radiación solar, disminución de la luz disponible conforme se acerca al suelo y disminución de la temperatura. Por lo tanto, allí existe menor evaporación de agua; en este punto también contribuye el tapete de hojas de lenta descomposición de los eucaliptos. Sin embargo, es muy probable que la disponibilidad de agua esté afectada negativamente por la presencia de las raíces de

estos árboles. Conjugando esta absorción de agua con la mencionada disminución de la evaporación inducida por la sombra de los mismos y el tapete de hojarasca, parece ser que el agua que esta última evita que se pierda, es insuficiente para mantener los niveles de agua "normales", y por lo tanto, de cualquier manera parece existir un déficit de agua inducido por los eucaliptos en estos sitios. En estos cambios estructurales de la comunidad provocados por la población de *E. resinifera*, quizás también estén involucrados otros fenómenos como los llamados alelopáticos.

Como último comentario, se puede repetir la mencionada observación de Darwin de 1859, (en Harper, 1977) en los antecedentes, en el sentido de que la disponibilidad de hábitats susceptibles a ser colonizados es función directa de las perturbaciones que ocurren en las comunidades, como la deforestación masiva que se viene realizando en las últimas décadas en varias partes del mundo (principalmente en Latinoamérica).

Es necesario evaluar a las perturbaciones no simplemente en términos de su intensidad, frecuencia o amplitud, sino en términos de efectos ecológicos. Los factores culturales intervienen fuertemente en las decisiones de introducir especies ya sea en forma individual, o a través de programas de reforestación planeados superficialmente por autoridades encargadas de tales acciones. Lo más apropiado es reforestar con plantas nativas, y si se busca otro objetivo que el de simplemente reforestar, es necesario estudiar detalladamente las ventajas y desventajas que acarrearían las especies candidatas para este propósito, con la finalidad de que provoquen la menor perturbación posible al sistema al que se van a introducir.

## BIBLIOGRAFIA

- Alvarez-Buylla, E. and Slatkin, M. (1991). Finding confidence limits on population growth rates, *Tree* Vol. 6, 7:221-224.
- Alvarez-Buylla, E. and Martínez-Ramos. (1992). Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree-an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 80, 275-290.
- Alvarez, F.J. , J. Carabias, J. Meave, P. Moreno-Casasola, D. Nava, F. Rodríguez, C. Tovar y A. Valiente. (1982). Proyecto para la creación de una reserva en El Pedregal de San Angel. Lab. de Ecología, Fac. de Ciencias, UNAM, México.
- ANAIS (1986). Ier. Simposio Brasileiro sobre tecnologia de sementes florestais, Brasil.
- Begon, M., Harper, J.L. and Townsend, C. (1986). Ecology, individuals, populations and communities. Blackwell, 876 pp.
- Bullock, S.H. (1980). Demography of an Undergrowth Palm in Littoral Cameroon. *Biotropica*, 12(4):247-255.
- Burdon, J.J. and Chilvers, G.A. (1974). Fungal and insect parasites contributing to niche differentiation in mixed species stands of eucalypt saplings. *Aust. J. Bot.*, 22:103-114.
- Caswell, H. (1978). A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theoretical Population Biology* 14:215-230.
- Caswell, H. (1989). Matrix population models. Sinauer, Associates, Inc., 328 pp.
- Clements, F. E. (1916). *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Inst. Wash. Pub. 242, 512 pp.
- Cronquist, A. (1981). *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press. 1262 pp.
- de Kroon, H., Plaisier, A., Van Groenendael, J. and Caswell, H. (1986). Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67:1427-1431.

- De la Lama, G. (1976). Atlas del eucalipto. Inst. Nal. de Inv. Agrarias, e Inst. Nal. para la conservación de la naturaleza, España, Vols.I y II.
- Del Moral, R. and Muller, C. (1970). The allelopathic effects of *Eucalyptus camaldulensis*. *The American Naturalist*, 83(1):254-282.
- Dhyani, S.K., Narain, P. and Singh, R.K. (1990). Studies on root distribution of five multipurpose tree species in Doon Valley, India. *Agroforestry Systems*, 12:149-161.
- Enciso de la Vega, S. (1979). Las lavas de El Pedregal. *Ciencia y desarrollo*, México, 25:89-93.
- Escobar, L.M. y Del Valle, J.I. (1985). La nutrición mineral en plántulas de *Eucalyptus saligna*. Instituto Nal.de los Recursos Naturales Renovables y del Ambiente, Investigaciones Forestales, 16, Colombia, 16 pp.
- Foster, H.L. and Marks, P.L. (1987). Stem dynamics of the shrub *Ahous incana* ssp. *rugosa*: Transition matrix models. *Ecology* 68(5): 1234-1242.
- Fox, L.R. and Macauley B.J. (1977). Insect grazing on Eucalypts in response to variation in leaf tannins and nitrogen. *Oecología* (Berlin), 29:145-162.
- Gaceta UNAM. 26 de noviembre de 1990.
- González, K.V. y Camacho, M.F. (1994). Avances en la propagación de cuatro especies presentes en El Pedregal de San Angel, D.F. En: Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo. Ariel Rojo, Compilador. UNAM. pp. 403-410.
- Harper, J.L. (1977). Population Biology of plants. Academic press, 892 pp.
- Hartshorn, G. (1972). The ecological life history and population dynamics of *Pentaclethra maculosa* a tropical wet forest dominant and *Stryphnodendron excelsum*, an occasional associate. Ph.D. Thesis, Washington University.
- Herrera, L.A. y Almeida L.L. (1994). Relaciones fitogeográficas de la flora vascular de la reserva del Pedregal de San Angel, México D.F. En: Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo. Ariel Rojo, Compilador. UNAM. pp. 83-90.
- Heywood, V.H. (1989). Patterns, extents and modes of invasion by terrestrial plants. In: Biological invasions: a global perspective. J. A. Drake and H.A. Mooney (Eds.). SCOPE. pp 31-55.

- ICONA (1984). Inventario Forestal Nacional ICONA, 1965-1974, España.
- Impagliazzo, J. (1985). Deterministic Aspects of Mathematical Demography Biomathematics, Vol. 13, Springer-Verlag, 186 pp.
- Joyce, C. (1988). The tree that caused a riot. *New Scientist*, 18:54-59.
- Kohli, R.K. (1990). Allelopathic potencial of *Eucalyptus*. Project Report, MAB-DOEN Project. India, 199 pp.
- Lande, R. (1988). Demographic models of the northern spotted owl (*Strix occidentalis caurina*). *Oecologia*, 75,601-607.
- Lodge, D.M. (1993). Biological Invasions: Lessons for Ecology. *Tree*, Vol. 8, 4:133-137.
- Lovett, J.V. (1986). Allelopathy: The Australian experience. In: The Science of Allelopathy. Putnam, A.R. and Tang, C.S. (Eds.). John Wiley & Sons. pp 75-99.
- Macdonald, I.A.W., Loope, L.L., Usher, B. and Hamann, O. (1989). Wildlife Conservation and the Invasion of Nature Reserves by Introduced Species: a Global Perspective. In: Biological invasions: a global perspective. J. A. Drake and H.A. Mooney (Eds.). SCOPE, pp 215-255.
- Mack, R.N. (1985). Invading Plants: Their Potential Contribution to Population Biology. In: Studies on Plant Demography, Academic press, pp 127-142.
- Malik, R.S. and Sharma S.K. (1990). Moisture extraction and crop yield as a function of distance from a row of *Eucalyptus tereticornis* Agroforestry Systems, 12:187-195.
- Manly, B. (1990). Stage-structured populations. Chapman and Hall, LTD, pp 101-118.
- Martínez-Ramos, M., Sarukhán, J. and Piñero, D. (1988). The demography of tropical trees in the context of forest gap dynamics: The case of *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas tropical rain forest. In: Plant population Ecology, Davy, A.J., Hutchings, M.J. and Watkinson, A.R., (Eds.), Blackwell Scientific Publications, pp 293-313.

- Meave, J., Carabias, J., Arriaga, V. y Valiente-Banuet, A. (1994). Observaciones fenológicas en el Pedregal de San Angel. En: Reserva Ecológica "El Pedregal de San Angel": Ecología, Historia Natural y Manejo. Ariel Rojo, Compilador. UNAM. pp. 91-106.
- Michael, P.W. (1981). Alien plants. In: Australian Vegetation, Groves, R.H., Cambridge University Press, pp 44-64.
- Mooney, H.A. and Drake, J.A. (1989). Biological Invasions: a SCOPE Program Overview In: Biological invasions: a global perspective. J. A. Drake and H.A. Mooney (Eds.). SCOPE, pp 491-506.
- Moore, C.W.E. and Keraitis, K. (1971). Effect of Nitrogen source on growth of eucalypts in sand culture. *Aust. J. Bot.*, 19:125.
- Morrow, P.A. (1977a). Host specificity of insects in a community of three co-dominant *Eucalyptus* species. *Australian Journal of Ecology*, 2, 89-106.
- Morrow, P.A. (1977b). The significance of Phytophagous Insects in the *Eucalyptus* Forests of Australia. In: The Role of Arthropods in Forest Ecosystems. Mattson, W.J. (Ed.). Springer-Verlag, New York, pp 19-29.
- Morrow, P.A. (1978). Tree Ring Evidence For Chronic Insect Suppression of Productivity in Subalpine *Eucalyptus*. *Science* Vol. 201, 29:1244-1246.
- Noble, I.R. (1989). Attributes of Invaders and the Invading Process: Terrestrial and Vascular Plants. In: Biological invasions: a global perspective. J.A. Drake and H.A. Mooney (Eds.). SCOPE, pp 301-313.
- Parvez, A. (1989). *Eucalypts* in agroforestry: its effects on agricultural production and economics. *Agroforestry Systems*, 8:31-38
- Pimm, S.L. (1986). Community stability and structure. In: Conservation Biology. Sinauer Associates Inc., pp 309-329.
- Pimm, S.L. (1989). Theories of Predicting Success and Impact of Introduced Species. In: Biological invasions: a global perspective. J.A. Drake and H.A. Mooney (Eds.). SCOPE, pp 351-368.
- Piñero, D., Martínez-Ramos, M. and Sarukhán, J. (1984). A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology*, 72, 977-991.

- Pryor, L.D. (1976). Biology of *Eucalyptus*. The Institute of Biology's Studies in Biology no. 61. Edward Arnold, 82 pp.
- Ramakrishnan, P.S. and Vitousek P. M. (1989). Ecosystem-level Processes and the Consequences of Biological Invasions. In: Biological invasions: a global perspective. J.A. Drake and H.A. Mooney (Eds.). SCOPE, pp 281-300.
- Rojo, A. (1994). Plan de manejo reserva ecológica "El Pedregal de San Angel" En: Reserva Ecológica "El Pedregal de San Angel": Ecología, Historia Natural y Manejo. Ariel Rojo, Compilador. UNAM. pp. 371-398.
- Rubluo I.A. (1994). Del tubo de ensaye a la Reserva Ecológica: Rescate de especies en extinción por cultivo *In Vitro*. En: Reserva Ecológica "El Pedregal de San Angel": Ecología, Historia Natural y Manejo. Ariel Rojo, Compilador. UNAM. pp. 399-402.
- Rzedowski, J. (1954). Vegetación del Pedregal de San Angel. *An. Esc. Nac. Cien. Biol.* IPN, México, 8:59-129.
- Rzedowski, J. (1983). Vegetación de México. Limusa, 432 pp.
- Sarukhán, J., Martínez-Ramos, M. and Piñero, D. (1984). The analysis of demographic variability at the individual level and its population consequences. In: Perspectives on Plant Population Biology, Sinauer Associates, pp 83-107.
- Saxena, N.C. (1991). Marketing constraints for *Eucalyptus* from farm lands in India. *Agroforestry Systems*, 13:73-85.
- Singh, D. and Kohli R.K. (1992). Impact of *Eucalyptus tereticornis* Sm. shelterbelts on crops. *Agroforestry Systems*, 20:253-26
- Singh, K., Chauhan, H.S., Rajput, D.K. and Singh, D. (1989). Report of a 60 month study on litter production, changes in soil chemical properties and productivity under Poplar (*P. deltoides*) and *Eucalyptus (E. hybrid)* interplanted with aromatic grasses. *Agroforestry Systems*, 9:37-45.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I. and 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.
- Soberón, J. y Jiménez G. (1991). Ecología hipotética del Pedregal de San Angel. *Ciencia y Desarrollo*, México, 17:25-38.

- Stearns, S. (1977). The evolution of life history traits. A Critique of the Theory and a Review of the Data. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* 8:145-171
- van Groenendael, J., de Kroon, H. and Caswell, H. (1988). Projection matrices in population ecology. *Tree* Vol. 3, 10:264-269.
- Valiente-Banuet, A. y De Luna G.E. (1990). Una lista florística actualizada para la Reserva del Pedregal de San Angel, México, D.F. *Acta Botánica Mexicana*, 9:13-30.
- Vitousek, P.M., Van Cleve, K., Balakrishnan, N. and Mueller-Dombois, D. (1983). Soil development and nitrogen turnover in montane rain forest soils in Hawaii. *Biotropica*, 15:268-274
- Vitousek, P.M. (1986). Biological invasions and ecosystem properties: Can species make a difference?. In: Mooney, H.A., and Drake, J.A., (Eds.), Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii, pp. 163-178. Springer-Verlag, New York.
- Vitousek, P.M. and Walker, L.R. (1987). Colonization, succession, and resource availability: ecosystem-level interactions. In : Gray, a., Crawley, M. and Edwards. P.J. (eds). Colonization, succession, and stability. Blackwell, Oxford. pp. 207-223
- Vitousek, P.M. (1990). Biological invasions and ecosystem processes: toward an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos*, 57:7-13.
- White, J. and Harper, J.L. (1970). Correlated changes in plant size and numbers in plant populations. *Journal of Ecology*, 58, pp 467-485.

## Apéndice 1

### Especies del género *Eucalyptus* comunmente plantadas fuera de Australia.

Espece	Climas y suelos	Loc. geográfica
<i>E. astringens</i>	lluvioso frío, suelo no calcáreo	Marruecos, Túnez, Argelia, Chipre.
<i>E. camaldulensis</i>	diversos	Muy extensa (varios países)
<i>E. cinerea</i>	invernal	Argentina, costas del Mar Negro, C.E.I., Colombia.
<i>E. citriodora</i>	lluvioso cálido	Mundial, trópicos cálidos de monzón.
<i>E. cladocalyx</i>	lluvioso frío	Norte y Sur de Africa.
<i>E. dalrympleana</i>	invernal	España, Francia.
<i>E. deglupta</i>	trópicos húmedos bajos	Mindanao, Papua, Nueva Guinea.
<i>E. diversicolor</i>	lluvioso frío	Sudáfrica, Chile.
<i>E. dives</i>	templado fresco	Sudáfrica.
<i>E. ficifolia</i>	lluvioso frío	Sudáfrica, Chile, Mediterráneo.
<i>E. globulus</i>	clima Atlántico	Bolivia, Chile, India, España, Italia, Portugal.
<i>E. gomphocephala</i>	lluvioso frío, suelo calcáreo	Norte de Africa, Israel, Chipre.
<i>E. grandis</i>	lluvioso cálido	Sur y Este de Africa, Brasil, India (Kerala).
<i>E. gunnii</i>	templado frío	Costas del Mar Negro, C.E.I., Sur de Europa.
<i>E. lehmannii</i>	lluvioso frío, condiciones litorales	Sudáfrica, Túnez.
<i>E. macarthurii</i>	templado fresco	Sudáfrica.
<i>E. maculata</i>	lluvioso cálido	Sudamérica, Sudáfrica.
<i>E. maidenii</i>	lluvioso cálido	Este de Africa.
<i>E. melanophloia</i>	lluvioso templado	Pakistán.

<i>E. microcorys</i>	lluvioso cálido	Africa, Asia, Sudamérica.
<i>E. microtheca</i>	lluvioso fresco, suelos calcáreos	Sudán, Pakistán, Norte de Africa.
<i>E. occidentalis</i>	lluvioso frío, suelos salinos	Marruecos, Túnez, Libia, Argelia, Chipre, Israel.
<i>E. paniculata</i>	lluvioso cálido	Este y Sur de Africa, Brasil, India
<i>E. pulverulenta</i>	lluvioso frío	Estados Unidos (California).
<i>E. robusta</i>	lluvioso cálido	Amplia distribución en los trópicos.
<i>E. rudis</i>	lluvioso frío	Paquistán, Irak, Norte de Africa.
<i>E. sideroxylon</i>	lluvioso frío	Norte de África.
<i>E. tereticornis</i>	lluvioso cálido	India, Zambia, Rodesia, Argentina.
<i>E. viminalis</i>	templado fresco	Sur de Brasil, Argentina, Túnez, Italia, C.E.I., costas del Mar Negro.

---

## Apéndice 2

### Algunas especies de *Eucalyptus* registradas en México (Herbario MEXU).

---

<b>Especie</b>	<b>Distribución</b>
<i>E. botryoides</i>	Edo. de Mex.
<i>E. camaldulensis</i>	Chis., D.F., Nay., S.L.P.
<i>E. citrioides</i>	D.F.
<i>E. filicifolia</i>	D.F.
<i>E. globulus</i>	D.F., Jal., Mich., Oax., Pue., Ver.
<i>E. gomphocephala</i>	Edo. de Mex.
<i>E. longifolia</i>	B.C.
<i>E. oleosa</i>	Edo. de Mex.
<i>E. resinifera</i>	D.F., Edo. de Mex.
<i>E. robusta</i>	Edo. de Mex., Mich., Ver.
<i>E. rostrata</i>	Pue.
<i>E. tereticornis</i>	Chis., D.F., Oax.

---