



00376
6
2ej
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

**FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**“Dinámica poblacional de *Mammillaria magnimamma* en la
Reserva del Pedregal de San Angel”**

TESIS
Que para obtener el grado de
Maestro en Ciencias (Ecología y Ciencias Ambientales)
Presenta
Manuela López Villavicencio

Director de Tesis: Dra. María Teresa Valverde Valdés

México, D.F.

1999

273084
**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer en primer lugar a la Dra. Teresa Valverde, directora de esta tesis; su apoyo incondicional y sus ideas fueron la base y la guía de este trabajo. Agradezco también a los miembros del jurado: Dra. Ma. Teresa Valverde Valdés, Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa, M. en C. Silvia Castillo Argüero, Dr. José Alejandro Zavala Hurtado, Dra. Ma. Del Carmen Mandujano Sánchez, Dr. Carlos Montaña Carubelli y Dr. Arturo Flores Martínez. Gracias a todos por leer tan rápido la tesis, espero haber incorporado la mayoría de sus comentarios.

A los miembros del Laboratorio especializado de Ecología, gracias por la enorme disposición que siempre mostraron para acompañarme y hacer más amenas las salidas al campo.

Agradezco a Ramiro y al Tex por las horas que se desvelaron ayudándome con el programa de Visual Basic.

Esta tesis fue realizada con el apoyo de la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEF) por medio de una beca para estudios de Posgrado de septiembre de 1997 a agosto de 1999 y a través del proyecto CONACyT No. 5-3181 PN.

TABLA DE CONTENIDO

| | |
|---|----|
| INTRODUCCION | 1 |
| 1.1 Demografía y su aplicación en el manejo y la conservación de especies | 1 |
| 1.1.1 Limitaciones del enfoque matricial y de sus aplicaciones | 3 |
| 1.2 Patrones demográficos en plantas..... | 7 |
| 1.2.1. Patrones demográficos en Cactáceas. | 11 |
| 1.3 Objetivos..... | 15 |
| DESCRIPCION DE LA ESPECIE Y SITIO DE ESTUDIO | 17 |
| 2.1 Descripción de la especie | 17 |
| 2.2 Sitio de estudio..... | 18 |
| METODOLOGIA | 22 |
| 3.1 Trabajo de campo..... | 22 |
| 3.1.1 Muestreo y medición de individuos | 22 |
| 3.1.2 Fenología reproductiva | 23 |
| 3.1.3 Germinación y banco de semillas..... | 23 |
| 3.1.4 Sobrevivencia de plántulas | 25 |
| 3.2 Construcción de las matrices de proyección poblacional..... | 25 |
| 3.2.1 Categorización..... | 25 |
| 3.2.2 Probabilidades de transición y mortalidad..... | 27 |
| 3.2.3 Transición de la primera categoría (plántulas) a la categoría 2 | 27 |
| 3.2.4 Fecundidad..... | 28 |
| 3.2.5 Parámetros poblacionales | 29 |
| 3.3 Simulación de la estocasticidad ambiental | 29 |
| 3.3.1 Estimación del vector de estructura poblacional bajo condiciones de estocasticidad espacio-temporal | 30 |
| 3.3.2 Obtención de la tasa de crecimiento poblacional a partir del análisis estocástico | 30 |
| 3.4 Tratamiento estadístico de los datos | 31 |
| 3.4.1 Comparación de la estructura poblacional | 31 |
| 3.4.2 Análisis de sobrevivencia de plántulas..... | 32 |
| 3.4.3 Cálculo del intervalo de confianza de lambda | 32 |

| | |
|---|----|
| RESULTADOS | 35 |
| 4.1 Estructura poblacional..... | 35 |
| 4.2 Fenología..... | 37 |
| 4.3 Germinación y banco de semillas..... | 39 |
| 4.4 Efectos del fuego..... | 41 |
| 4.5 Fecundidad..... | 41 |
| 4.6 Supervivencia de plántulas..... | 42 |
| 4.7 Matrices de transición..... | 46 |
| 4.8 Matrices de sensibilidad y elasticidad..... | 51 |
| 4.9 Estocasticidad..... | 58 |
| 4.9.1 Vector de estructura de tamaños a la iteración 40..... | 61 |
| 4.9.2 Tasa de crecimiento poblacional..... | 62 |
| DISCUSION | 64 |
| 5.1 Comportamiento demográfico de <i>Mammillaria magnimamma</i> | 64 |
| 5.2 Análisis de sensibilidad y elasticidad..... | 68 |
| 5.3 Estocasticidad espacial y temporal..... | 71 |
| 5.4 Consideraciones para la conservación..... | 73 |
| APENDICE | 75 |
| a.1 Ecología de Poblaciones..... | 75 |
| a.1.1 Modelos de crecimiento poblacional..... | 75 |
| a.1.2 Matrices de proyección poblacional..... | 80 |
| CONCLUSIONES | 88 |
| BIBLIOGRAFIA CITADA | 90 |

CAPITULO 1 INTRODUCCION

1.1 Demografía y su aplicación en el manejo y la conservación de especies

La demografía ha comenzado a ser una rama importante dentro del manejo y conservación de recursos naturales. Los estudios de este tipo tratan de responder dos preguntas fundamentales de la biología de las especies cuyas respuestas determinarán hacia dónde deben encaminarse los esfuerzos de cosecha, conservación o recuperación.

Por una parte, a través de la información demográfica de una población puede conocerse: (i) cuál es su situación en un sitio dado y determinarse si está creciendo, decreciendo o estable. Al mismo tiempo, toda esta información permite hacer inferencias acerca de las probabilidades de persistencia de la especie a largo plazo, lo que se conoce como análisis de viabilidad poblacional. Este tipo de análisis tienen como objetivo proyectar el comportamiento de una población a futuro bajo diferentes condiciones de manejo, con el fin de conocer de qué manera éste afecta los parámetros poblacionales y la tasa de crecimiento (Franco, 1990).

Un segundo aspecto importante que puede conocerse a través de los estudios demográficos es (ii) cuál es la contribución relativa de cada una de las etapas del ciclo de vida a la tasa de crecimiento poblacional. En este punto, las matrices de sensibilidad y elasticidad se han transformado en una herramienta indispensable, ya que permiten reconocer cuáles son las etapas con un mayor efecto sobre los diversos parámetros demográficos, hacer simulaciones y proyecciones e integrar esta información dentro de planes de manejo y conservación eficientes (Crouse *et al.* 1987; Boyce, 1992; Primack, 1993; Schemske, *et al.* 1994; de Kroon *et al.* en prensa).

El uso de instrumentos demográficos como herramienta para la conservación se ha aplicado principalmente a especies amenazadas o en peligro de extinción. Estos estudios han tratado de corroborar la eficiencia de los planes de conservación utilizados o bien, plantear planes alternativos. Uno de los trabajos pioneros de este tipo fue realizado por Crouse y colaboradores (1987), quienes evaluaron los planes de manejo de la tortuga marina amenazada *Caretta caretta*. A través de estudios poblacionales basados en matrices de elasticidad y sensibilidad, concluyeron que las etapas protegidas (huevos en los nidos)

resultaban las menos significativas para la tasa de crecimiento mientras que, por el contrario, las etapas que mayor aporte hacían al valor de λ (estadios juveniles), sufrían altos índices de mortalidad al quedar atrapadas en las redes de los pescadores de camarón.

Un segundo estudio de este tipo analizó las probabilidades de persistencia de una planta perenne amenazada (*Pedicularis furbishiae*) (Menges, 1990). Esta planta endémica se encuentra restringida a los valles del río St. John, en Maine, en donde existe una dinámica anual caracterizada por inundaciones, formación de hielos y deslaves, lo que tiene un efecto negativo (al ocasionar la mortalidad masiva de los individuos), pero al mismo tiempo elimina los cambios sucesionales que acabarían con las poblaciones de *P. furbishiae* y crea condiciones óptimas para la especie a largo plazo. A través de estudios demográficos se calcularon los niveles de perturbación y las condiciones ambientales adecuadas para obtener el mayor índice de colonización y el mayor aumento en la tasa de crecimiento poblacional. Este estudio reveló que la persistencia de esta especie requería la protección de un corredor que mantuviera un amplio número de parches para recolonización (Menges, 1990).

Estos ejemplos muestran la necesidad de conocer el comportamiento demográfico de las especies, tanto animales como vegetales, cuando se plantean alternativas de conservación. La utilización de modelos poblacionales es también una buena alternativa para conocer los límites de explotación de ciertas especies y de esta manera programar planes adecuados de manejo. Un ejemplo de esto es el trabajo de Mendoza y Setyarso (1986), quienes estimaron las probabilidades de sobrevivencia de algunas especies de árboles de selva tropical en Indonesia. A partir de análisis matriciales, estos autores proyectaron el crecimiento de las especies bajo los planes de manejo actuales y llegaron a la conclusión que esta tasa de extracción no garantizaba la persistencia de las especies en el futuro. Con la información obtenida del análisis matricial, los autores propusieron planes de manejo alternativos que, variando el número de árboles utilizados o el tiempo entre ciclo y ciclo de extracción, permitirían un uso a largo plazo de la selva.

Un segundo estudio de este tipo fue el realizado por Olmsted y Alvarez-Buylla (1995) con dos palmas mexicanas (*Coccothrinax readii* y *Thrinax radiatta*) que se distribuyen en la selva tropical seca de Quintana Roo. Estas dos especies han sido

sobreexplotadas en los últimos años, amenazando su permanencia en la región. Por medio de simulaciones a partir de datos demográficos, se buscaron estrategias que permitieran la maximización de la producción y la ganancia y al mismo tiempo garantizaran la persistencia de la especie a largo plazo.

Estos son tan solo algunos ejemplos de los trabajos que buscan aplicar la información demográfica a los planes de conservación y manejo. La lista de trabajos con este enfoque ha crecido en los últimos años y, recientemente, al enfoque demográfico se han incorporado nuevos aspectos como la *genética de poblaciones*. La *integración de nuevos aspectos biológicos al enfoque demográfico* es necesaria para conocer los puntos que la demografía por sí sola no puede responder. Esto puede aportar información sobre el estado actual de las poblaciones y sobre los factores que producen reducciones en las mismas, permitiendo conocer de una manera más profunda su comportamiento y generar programas de conservación y manejo más precisos (Shemske *et al.* 1994).

1.1.1 Limitaciones del enfoque matricial y de sus aplicaciones

Aunque los análisis matriciales son una valiosa herramienta para la ecología de poblaciones, también tienen una serie de restricciones. Una de las mayores limitaciones de los modelos matriciales convencionales es ser determinísticos y asumir que las condiciones establecidas por la matriz se mantienen constantes a lo largo del tiempo. Al suponer que los parámetros demográficos se mantienen invariables, se asume también que la población podría crecer en forma exponencial al infinito (cuando el valor de λ es mayor a uno) o bien, decrecer hacia la extinción (cuando el valor de λ está por debajo de uno); según estos supuestos la población crecerá o decrecerá a una tasa finita de crecimiento fija y, a la larga, se equilibrará alcanzando una estructura estable de estados (Bierzychudek, 1982a; Menges, 1990, 1992; Boyce, 1992). Este tipo de modelos no considera que el crecimiento poblacional puede verse afectado por factores como la densodependencia, o los cambios en las condiciones ambientales, que llevan a la variación en la mortalidad, la natalidad, el crecimiento y la reproducción de los individuos.

La consideración de los factores que afectan el comportamiento de las poblaciones a lo largo del tiempo es fundamental, principalmente cuando el uso de matrices está enfocado al manejo y conservación de especies. La estocasticidad ambiental, es decir, los cambios

acontecimientos en los parámetros ambientales, han comenzado a ser incluidos en los análisis matriciales, dado que puede llevar a cambios en los parámetros demográficos y producir resultados diametralmente distintos a los obtenidos a partir de análisis matriciales deterministas (Boyce, 1992). Uno de los primeros estudios en considerar la estocasticidad ambiental dentro de los análisis matriciales fue el de Bierzychudek (1982a), con la planta perenne *Arisaema triphyllum*. Las diferentes matrices de transición que se obtuvieron resultaron significativamente distintas debido a las variaciones ambientales entre años, por lo que la proyección de cada una por separado no reflejaba el comportamiento de la especie a largo plazo. Para representar las variaciones entre años, se consideró que cada una de las matrices obtenidas representaba el posible comportamiento de la población en un momento dado, de manera que el vector poblacional original fue iterándose con cada una de las diferentes matrices, escogiéndolas al azar en cada iteración. El valor de lambda obtenido de esta manera, integra los cambios en el comportamiento de las poblaciones a través del tiempo. Este método ha resultado ser una buena herramienta en los programas de conservación, cuando se busca conocer las probabilidades de persistencia de especies amenazadas en ambientes altamente variables (Menges, 1990, 1992).

Una segunda restricción en el uso de las matrices convencionales está en que éstas no pueden modelar el comportamiento de las especies cuya dinámica poblacional se ve influida por el efecto de variaciones cíclicas en las diferentes estaciones o años (Caswell y Trevisan, 1994). Sin embargo, en el caso de las poblaciones de este tipo, pueden utilizarse matrices periódicas, las cuáles incorporan el resultado que estas variaciones cíclicas tienen sobre la demografía a largo plazo o bien, evalúan el efecto de la variabilidad. Las matrices periódicas para un ciclo ambiental completo (A^1), se forman a partir del producto de las matrices que describen el comportamiento de la población en cada fase del ciclo (B) y, dado que el ciclo completo tiene m fases, habrá m secuencias posibles (Mandujano, 1995):

$$n_{t+m} = \left[(B^m) (B^{m-1}) \dots (B^1) \right] n_t = A^1 n_t$$

La dinámica de la población después de un cierto número de periodos, se obtiene de los eigenvectores y eigenvalores obtenidos a partir de las matrices B de cada fase del ciclo. De igual manera, para conocer la sensibilidad y la elasticidad de lambda a cada parte del

ciclo, deben calcularse cada una de las matrices de sensibilidad y elasticidad obtenidas de cada matriz **B** (Caswell 1989; Caswell y Trevisan, 1994; Mandujano, 1995).

Cuando la densidad poblacional tiene efectos sobre los parámetros demográficos, es necesario modificar el modelo matricial convencional. Esta modificación consiste en reescribir los valores de cada entrada a_{ij} de la matriz como funciones densodependientes. Dado que los valores de las entradas de la matriz (**A**) dependen entonces del vector poblacional (**n**), la matriz puede denotarse como A_n . La ecuación básica de proyección para una población densodependiente queda como sigue (Caswell, 1989; Silvertown y Lovett-Doust, 1993):

$$\mathbf{n}_{(t+1)} = A_n \mathbf{n}_{(t)}.$$

Este modelo puede incluir densodependencia en todas las entradas de la matriz (cuando la fecundidad y sobrevivencia de todas las clases se ven afectadas por la densodependencia) o bien, pueden modificarse sólo aquellas entradas en las cuales la densidad tiene efectos significativos (Silvertown y Lovett-Doust, 1993; Alvarez-Buylla, 1994).

Los modelos matriciales que incluyen densodependencia han sido útiles en la proyección del comportamiento poblacional de algunas especies. Un ejemplo de este tipo de trabajos es el de Alvarez-Buylla (1994), donde se incorporaron funciones de densodependencia en el análisis matricial de una especie de *Cecropia* de la selva de los Tuxtías, en Veracruz. En el caso de esta especie se detectaron efectos significativos de la densidad sobre la fecundidad y supervivencia, pero no en el crecimiento, de manera que dentro de la matriz poblacional las entradas correspondientes a fecundidad y sobrevivencia fueron sustituidas por funciones de densidad. Lo interesante de este modelo es que resulta altamente preciso, ya que la estructura poblacional predicha al incorporar la densodependencia no resultó significativamente distinta de la estructura observada en condiciones naturales.

Aunque las matrices de sensibilidad y elasticidad han resultado de gran utilidad en el diseño de programas de conservación y manejo, hay que considerar que tienen varios tipos de limitaciones y que, por lo tanto, deben tomarse con reservas. Los análisis de

elasticidades miden los efectos relativos que, sobre el valor de λ , tienen cambios pequeños hechos sobre las entradas de la matriz de transiciones. Las elasticidades están basadas en observaciones demográficas pasadas; sin embargo, proyectan el efecto de cambios futuros y suponen que las condiciones actuales serán mantenidas a lo largo del tiempo. Al originarse de análisis determinísticos, los análisis de elasticidades no consideran que sus valores se ven afectados por las variaciones en tiempo y espacio de las poblaciones naturales (de Kroon *et al.* en prensa)

Otra limitación del análisis de las elasticidades está relacionada con los valores que se obtienen. Aunque los valores de elasticidad indican la sensibilidad relativa que los cambios en las transiciones de la matriz tienen sobre λ , no muestran la sensibilidad relativa de las transiciones a las perturbaciones. Así, una perturbación grande sobre una transición con un valor de elasticidad pequeño, puede tener un mayor efecto sobre el crecimiento poblacional que una perturbación pequeña sobre una transición con un valor de elasticidad grande (Silvertown *et al.* 1996). De igual manera, dado que las probabilidades de transición varían entre las poblaciones y para una misma población entre un periodo y otro, es necesario conocer qué tanto se afecta λ como resultado de esta variación. En muchos casos el cálculo de la elasticidad no detecta las fases del ciclo de vida que varían en mayor grado entre un periodo y otro o entre poblaciones. En estos casos, las etapas del ciclo de vida que tienen el mayor efecto sobre el crecimiento poblacional podrían ser las etapas que mayor variación presentan (si esta variación es muy intensa, la población podría incluso extinguirse) y no necesariamente coincidiría con aquellos que presentaron el mayor valor de elasticidad (Boyce, 1992; Schemske *et al.* 1994; Ehrlén y van Groenendael, 1998).

Para determinar la importancia que las variaciones de una etapa del ciclo de vida tienen sobre el valor de λ y, al mismo tiempo conocer de qué manera contribuye cada entrada de la matriz a la tasa de crecimiento poblacional, una buena alternativa es la utilización conjunta de los análisis de elasticidad y los análisis de experimentos de respuesta de tablas de vida (LTRE) (Ehrlén y van Groenendael, 1998). Mientras la elasticidad predice los efectos a futuro basada en datos pasados, los análisis de LTRE evalúan los efectos de variaciones pasadas en las probabilidades de transición. De esta manera, si la variación existente es relevante para cuestiones de conservación y manejo, la elasticidad podría no ser la herramienta adecuada, mientras que los análisis de LTRE

podrían mostrar con mayor claridad cuáles son las fases del ciclo de vida que tendrán un mayor efecto sobre λ (Caswell, 1996; Ehrlén y van Groenendael, 1998).

Aún con sus limitaciones, los análisis de elasticidad resultan una herramienta útil en la planeación de estrategias de manejo y conservación. Es necesario distinguir en qué casos estos análisis brindan información útil y cuándo deben apoyarse en otras metodologías. Tanto en los análisis de elasticidad como en los estudios demográficos en general, es fundamental considerar que cada población tiene un comportamiento propio y que el aplicar programas de conservación y manejo sin considerar lo anterior, puede llevar a procedimientos erróneos que pongan en peligro las probabilidades de persistencia de la población en cuestión.

1.2 Patrones demográficos en plantas

Los parámetros demográficos de las poblaciones responden a las características del ambiente, el cual determina tanto su dinámica poblacional como el curso de la evolución de muchas características de historia de vida (Caswell, 1989). Dado que la influencia del ambiente sobre la demografía de una población es tan importante, resulta interesante conocer si existen semejanzas o patrones en los diversos componentes demográficos del ciclo de vida entre poblaciones que ocupan ambientes similares o bien, dónde se presentan las mayores diferencias entre poblaciones o especies que habitan en ambientes distintos. A través de los análisis matriciales pueden explorarse las diferencias y similitudes en los ciclos de vida y la repercusión que estas diferencias y similitudes tienen sobre el comportamiento demográfico de las especies.

La demografía de plantas se originó a partir de las técnicas demográficas utilizadas por los ecólogos de animales, las cuales resultaron ser una buena herramienta para el estudio de ambos grupos; sin embargo, las plantas comparten características demográficas que las diferencian de los animales. Una de las principales diferencias entre las plantas y los animales superiores está en que las primeras se forman a partir de la repetición de unidades estructurales básicas (módulos). De esta manera, la dinámica y el comportamiento de los parámetros demográficos puede establecerse a dos niveles: un primer nivel relacionado con el número de individuos de la población y un segundo nivel dado por el número de

estructuras o módulos por planta (Harper y White, 1974). Una segunda diferencia que ya se planteó anteriormente, es el criterio o la variable que define mejor el futuro demográfico potencial de los individuos en cada caso. En los animales la edad ha demostrado ser una característica de mayor relevancia en el desarrollo y destino demográfico de los individuos. Por el contrario en las plantas, que tienen por lo general un desarrollo mucho más plástico que los animales, la edad no sólo puede ser un aspecto de poca importancia sino, además, es en muchos casos un factor imposible de determinar (White, 1980). En estos casos otras características como el tamaño, han probado ser más informativas (Werner y Caswell, 1977).

Aunque las plantas comparten una serie de semejanzas en muchas de sus características demográficas, tienen también diferencias dadas por las historias de vida propias de cada grupo. Las plantas anuales son por lo general pequeñas, se reproducen una sola vez al año (aunque algunas pueden hacerlo varias veces a lo largo de su vida) y muchas son características de ambientes con perturbaciones frecuentes (Silvertown, 1987). La germinación es marcadamente estacional en la mayoría de estas especies. Algunas plantas anuales forman bancos de semillas que se van recargando año con año, de esta manera, en un mismo banco se almacenan semillas producidas en años distintos, confiriéndole a la población de semillas una estructura de edades (Harper y White, 1974; Silvertown y Lovett-Doust, 1993; Watkinson, 1997). El banco de semillas es análogo a una extensión del estado juvenil que incrementa el tiempo generacional; este incremento trae como consecuencias la disminución en la tasa de crecimiento poblacional (Kalisz y McPeck, 1992). Las especies que poseen la capacidad de formar un banco de semillas tienen la posibilidad de aumentar el reclutamiento en ambientes con condiciones irregulares o con alta frecuencia de disturbios. En las plantas anuales que no forman banco de semillas, el crecimiento poblacional depende principalmente de los valores de mortalidad y de fecundidad. Por otro lado, en las anuales que forman banco de semillas el valor de λ depende principalmente de la sobrevivencia de las semillas en el suelo y del número de semillas que germina cada año (Kalisz y McPeck, 1992; Silvertown y Lovett Doust, 1993).

Las plantas perennes pueden dividirse en dos grandes grupos: el de las herbáceas y el de leñosas. Una gran parte de las herbáceas perennes se caracterizan por estar formadas por grupos de ramets o módulos de corta duración, de los cuales dependerá el destino

demográfico de la especie. Muchas herbáceas perennes son las primeras en colonizar un sitio tras una perturbación (Silvertown, 1987). Algunas herbáceas perennes se ven afectadas por las altas densidades, lo que se refleja en su reproducción y en su sobrevivencia, que suele ser mayor a bajas densidades poblacionales. Esto puede ocurrir en las herbáceas de ambientes estables, cuyas poblaciones crecen hasta encontrarse cerca de la capacidad de carga. La reproducción en este grupo de plantas varía desde las que se reproducen exclusivamente por semillas, hasta las que se propagan prácticamente sólo en forma vegetativa; en el primer caso, la tasa de crecimiento poblacional se verá fuertemente determinada por la producción de semillas, mientras que en el segundo caso, la λ será altamente sensible a los valores de crecimiento clonal. El ambiente también puede influir sobre el tipo de propagación; en general en los ambientes más estables, la propagación de las herbáceas perennes se da principalmente en forma vegetativa, mientras que los ambientes variables aparentemente favorecen la propagación por medio de semillas (Sarukhán y Gadgil, 1974).

En cuanto a su distribución, existen dos grupos de herbáceas perennes, las que colonizan espacios abiertos y las características de espacios cerrados. Ambos grupos tienen diferencias importantes en cuanto a su comportamiento demográfico. En el caso de las herbáceas de espacios cerrados, el crecimiento poblacional depende en gran medida de la reproducción de los individuos (Silvertown, 1987).

En el caso de las herbáceas perennes de espacios cerrados, los parámetros demográficos y la tasa de crecimiento poblacional frecuentemente se ven afectados por la cantidad de luz disponible (Bierzychudek 1982b, Valverde, 1995). Dado que en este tipo de plantas la luz es un recurso sumamente importante y que se encuentra en cantidades limitadas, la distribución de las poblaciones se da en forma de parches asociados con la formación de claros, sin embargo estos claros son altamente dinámicos y comienzan a cerrarse poco tiempo después de haberse formado, lo que irá cambiando también el comportamiento demográfico espacio-temporal de las herbáceas asociadas (Horvitz y Schemeske, 1986; Valverde y Silvertown, 1997). Al analizar poblaciones de la misma especie sometidas a diferentes condiciones de luz, se ha encontrado que cuando la cantidad de luz es alta, las plantas se comportan en forma semejante a las herbáceas de espacios abiertos, es decir, el mayor aporte a la tasa de crecimiento poblacional está dado por la

reproducción de los individuos (Silvertown *et al.* 1993). Por otra parte, conforme la cantidad de luz disminuye, el valor de λ dependerá principalmente de la supervivencia de los individuos. En cuanto a los valores de crecimiento poblacional, estos tienden a ser mayores en las poblaciones con mayores cantidades de luz y disminuyen conforme lo hace la cantidad la disponibilidad de luz (Valverde, 1995; Valverde y Silvertown, 1998).

La demografía de árboles y arbustos se ve determinada, en la mayoría de los casos, por la presencia de perturbaciones y la formación de claros. La producción de claros permite la germinación y el reclutamiento de nuevos individuos (Silvertown, 1987). En cuanto a su capacidad de colonizar claros, los árboles pueden dividirse en dos grupos, pioneros y primarios. Las especies pioneras pueden colonizar claros de gran tamaño y aparecen poco tiempo después de que el claro se ha formado; estas especies son de crecimiento rápido, de vida corta y generalmente se desarrollan a partir de un banco de semillas en el suelo o de semillas dispersadas por viento o animales. Las especies primarias también requieren de la presencia de claros para desarrollarse, aunque tienen menores necesidades lumínicas que las pioneras. Estas especies se caracterizan por no formar banco de semillas; el reclutamiento se da a partir de semillas que germinan cuando todavía no se ha formado el claro y que se mantienen en fase juvenil hasta que un disturbio permite la entrada de una mayor cantidad de luz, promoviendo su crecimiento (Silvertown, 1987; Silvertown y Lovett-Doust, 1993).

La mayor parte de los árboles y arbustos cuyo reclutamiento depende de la presencia de disturbios, muestran una distribución espacial a manera de parches. Dentro de estos parches, las densidades pueden ser muy altas, de manera que pueden existir efectos de densodependencia que regulen la fecundidad y la sobrevivencia de las poblaciones (Alvarez-Buylla, 1994). Tanto en las especies pioneras como en las primarias, se han encontrado diferencias en el comportamiento demográfico relacionadas con las diferencias en las condiciones ambientales en las que se encuentran. Algunas especies pioneras y primarias, pueden tener crecimiento más lento y menor producción de estructuras reproductivas si crecen bajo condiciones de poca luz; de igual manera, las poblaciones que se localizan bajo estas condiciones presentan menores valores de λ (Martinez-Ramos *et al.* 1989, Silvertown y Lovett-Doust, 1993)

En general, en la mayor parte de las especies de árboles y de arbustos la tasa de crecimiento poblacional se ve influenciada en mayor medida por la sobrevivencia de los individuos adultos establecidos. Esto parece deberse a que tanto los árboles como los arbustos, tienen ciclos de vida muy largos, crecimiento lento y tasas de sobrevivencia de adultos elevadas; incluso se ha encontrado que mientras más longevas son las especies, más importante parece ser para el valor de λ , la sobrevivencia de estas categorías (Silvertown *et al.* 1993; Silvertown, *et al.* 1996).

1.2.1. Patrones demográficos en Cactáceas

Las cactáceas son nativas del continente americano y actualmente se distribuyen desde Canadá hasta el estrecho de Magallanes en América del sur (Bravo-Hollis, 1978) México es el más importante centro de concentración de cactáceas a nivel mundial (Hernández y Godínez 1994), el 40 % de las especies descritas hasta la fecha se distribuyen en nuestro país (Anderson *et al.* 1994). Sin embargo, esta gran diversidad es un tanto frágil, pues la mayor parte de las especies de Cactáceas mexicanas se encuentran amenazadas (Johnson 1992). Toda la familia se encuentra incluida en el apéndice II de CITES (Convention on International Trade in Endangered Species) y muchos géneros y especies están listadas en el apéndice I (Hernández y Bárcenas, 1994; Hernández y Godínez, 1994).

Las cactáceas se distribuyen principalmente en regiones áridas y semiáridas, las cuáles se caracterizan, entre otras cosas, por presentar una escasa cubierta vegetal, altos niveles de radiación solar y bajos niveles de humedad. Aparentemente, la reducida cantidad de agua disponible es el factor limitante, tanto para el crecimiento vegetal, como para la reproducción y germinación de las semillas. Según parece, existe una correlación positiva entre la precipitación anual y los porcentajes de germinación, el número de estructuras reproductivas producidas y el crecimiento de las cactáceas (Johnson, 1992). Lo anterior ha sido detectado para algunas especies como *Echinomastus erectocentrus*, *Ferocactus cylindraceus* y *Carnegiea gigantea*; en esta última se encontró, además, que aunque el aumento en la cantidad de precipitación tenía efectos positivos sobre el reclutamiento y sobre el crecimiento de las poblaciones, un exceso de precipitación podía ser también contraproducente (Johnson, 1992; Bowers, 1997; Pierson y Turner, 1998).

Dentro del ciclo de vida de las cactáceas, una de las etapas más vulnerables es la de las plántulas. Se ha visto que el exceso de radiación y las temperaturas elevadas asociadas a esto, constituyen el principal factor de mortalidad de las mismas determinada, principalmente, por los altos niveles de sequía que se producen bajo ciertas condiciones. El hecho de que esta etapa sea tan sensible a las altas temperaturas y a la baja humedad, puede deberse a que algunas especies de cactáceas conservan, durante las primeras semanas de vida, un metabolismo C_3 antes de presentar el metabolismo CAM característico de los adultos. Esto parece ser la expresión, en esta fase del ciclo de vida, de una condición ancestral que, aunque les permite tener un crecimiento relativamente más rápido y rápida formación de raíces, las vuelve extremadamente vulnerables a la desecación (Altesor *et al.* 1992).

La sensibilidad de las plántulas de las cactáceas frente a la desecación se ha encontrado en algunas especies como *F. cylindraceus*, *Coryphantha robbinsorum*, *C. gigantea* y *Lophocereus schottii*, donde las tasas de supervivencia de los primeros estadios se ven fuertemente afectadas por los niveles de precipitación (Parker, 1989; Schmalzel *et al.* 1995; Bowers, 1997; Pierson y Turner, 1998). Para contrarrestar los efectos nocivos del medio, las plántulas de muchas cactáceas requieren de la presencia de otras especies (nodrizas) que modifican las condiciones microclimáticas. En algunos casos, las plantas nodrizas reducen significativamente la temperatura del suelo, disminuyendo la pérdida de humedad en las plántulas y, al mismo tiempo protegiéndolas del daño causado por herbívoros permitiendo un mejor establecimiento y crecimiento (Nobel, 1988; Franco y Nobel 1989; Valiente-Banuet *et al.* 1991; Martínez-Avalos *et al.* 1993; Flores-Martínez *et al.* 1994). La presencia de plantas nodrizas llega a ser tan importante que algunas especies como *F. cylindraceus*, han mostrado reducciones considerables en sus poblaciones cuando las nodrizas potenciales son eliminadas (Bowers, 1997). A diferencia de las plántulas, los adultos parecen resistir mejor las condiciones ambientales extremas, como las altas temperaturas y la sequía prolongada, por lo que en muchos casos las poblaciones de cactáceas se caracterizan por tener altas tasas de mortalidad de individuos juveniles y bajas tasas de mortalidad de adultos (Bowers, 1997).

La reproducción en las cactáceas se ve influenciada en gran medida por las condiciones ambientales. El fotoperiodo, la temperatura y la cantidad de radiación solar son

elementos importantes que actúan sobre la floración. En algunas especies la floración parece dispararse cuando hay un aumento en la duración del periodo de luz en el fotoperiodo, en la radiación solar y en la temperatura (Nobel, 1988). Algunas otras como *C. gigantea* y *Mammillaria longicoma*, comienzan a desarrollar estructuras florales cuando hay aumento en fotoperiodo justo después de un periodo de bajas temperaturas o de lluvias durante la época fría (Nobel, 1988; Bowers, 1996). También existen especies que florecen durante los meses donde el fotoperiodo es más corto y las temperaturas son menores, como es el caso de *Rebutia marsoneri* y *Opuntia ficus-indica* (Nobel, 1988).

Aunque las características ambientales son importantes en la reproducción de las cactáceas, existen características intrínsecas de los individuos que tienen efectos sobre la formación de estructuras reproductivas. La mayoría de las cactáceas necesitan alcanzar un tamaño mínimo para comenzar a reproducirse y en algunos casos el número de flores y frutos se incrementa a medida que aumenta el tamaño de las plantas (Parker, 1989; Johnson, 1992; Schmalzel *et al.* 1995; Zavala-Hurtado y Díaz-Solís, 1995; Bowers, 1997; Pierson y Turner, 1998; Esparza Olguín, 1998).

Los principales polinizadores de las cactáceas columnares del neotrópico, el centro de México y Venezuela son, según Valiente-Banuet *et al.* (1997), los murciélagos. Sin embargo, las abejas parecen ser también polinizadores importantes, principalmente entre las especies de cactáceas del sur de Estados Unidos. Aunque estos insectos pueden tener un porcentaje de visita mayor al de los murciélagos u otras especies, como pájaros, son polinizadores menos eficientes (Nobel, 1988; Johnson, 1992; Fleming, *et al.* 1996). Las cactáceas globosas como *Mammillaria* y algunas arborescentes como ciertas especies de *Opuntia*, son polinizadas en general, por insectos principalmente abejas y avispa solitarias y sociales. Otros insectos como hormigas o ciertos coleópteros parecen tener un efecto sobre la polinización, aunque aparentemente su efectividad como polinizadores no es tan alta (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995; Mandujano *et al.* 1996). Los dispersores de las semillas de las cactáceas pueden ser de dos tipos, aquellos que toman las semillas del fruto cuando éste todavía se encuentra en la planta y aquellos que toman los frutos caídos al suelo. Los principales dispersores primarios son los murciélagos (algunas de las mismas especies que también son polinizadores importantes) y algunas aves percheras frugívoras o granívoras. Dentro de los dispersores secundarios, los más comunes son las hormigas

durante el día y algunos roedores como ratones durante las noches (Valiente-Banuet y Arizmendi, 1997).

Las semillas de las cactáceas tienen, por lo general, una germinación rápida. Muchas germinan entre los dos a cinco primeros días después de que son expuestas a la humedad. Las semillas son altamente viables y bajo condiciones de laboratorio se pueden conseguir porcentajes de germinación por arriba del 90% (Parker, 1989; Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet, 1998; Quijas Fonseca, 1999; Ruedas Medina, 1999). La presencia de humedad es fundamental para la germinación; muchas especies solamente comenzarán a germinar una vez que la precipitación ha alcanzado un cierto nivel (Nobel, 1988; Bowers, 1997). La temperatura óptima de germinación es variable, algunas requieren pretratamientos de temperaturas por debajo de los cero grados, otras sólo germinan a temperaturas cercanas a los 25°C y otras más pueden germinar incluso después de haber sido sometidas a temperaturas por arriba de los 90°C (Nobel, 1988; Ruedas Medina 1999). Aunque muchas especies de cactáceas producen semillas sin sistemas complejos de latencia, existen algunas especies como *Opuntia rastrera*, que producen semillas que no germinan mientras están frescas y que presentan latencia primaria probablemente como resultado de una inmadurez del embrión (Mandujano *et al.* 1997). En cuanto a las cantidades lumínicas requeridas por las semillas, la mayor parte son fotoblásticas positivas y necesitan una mínima cantidad de luz para comenzar a germinar (Nobel, 1988; Ruedas Medina, 1999).

Existen relativamente pocos trabajos que analicen el comportamiento poblacional de algunas especies de cactáceas; algunos trabajos que han estudiado la demografía de las especies tienen resultados interesantes. En cuanto a los valores de sensibilidad y elasticidad que se han obtenido a partir de análisis matriciales, en algunas especies como *C. robbinsorum*, *Mitrocereus fulviceps*, *Pterocereus gaumeri* y *Mammillaria pectinifera*, se ha visto que el mayor aporte a la tasa de crecimiento poblacional está dado por la sobrevivencia de los individuos adultos, principalmente de las últimas categorías. Por otro lado, en muchos casos la modificación de los valores de fecundidad y reclutamiento de plántulas no tiene efectos importantes sobre el valor de λ ; por esto algunos autores han propuesto que los planes de conservación se centren en la protección de los individuos

adultos (Schmalzel *et al.* 1995, Vite *et al.* 1997; Zavala *et al.* 1997; Méndez y Durán, 1998).

Las cactáceas son plantas particularmente sensibles a las perturbaciones, ya que tienen tasas de crecimiento bajas, ciclos de vida largos y reclutamiento muy escaso, de manera que la recuperación después de este tipo de eventos es extremadamente lenta. Muchas especies tienen áreas de distribución muy restringidas y algunas sólo se encuentran en regiones con condiciones muy específicas (Hernández y Godínez, 1994). El conocer el estado demográfico de las poblaciones de cactáceas nos permitiría inferir sobre sus probabilidades de persistencia en el futuro y reconsiderar la ubicación de algunas especies que, dadas sus características poblacionales, merecen considerarse como amenazadas o en peligro. Al mismo tiempo, los estudios demográficos aportan información biológica importante que debe considerarse dentro de los planes de manejo y conservación de las especies de esta familia.

1.3 Objetivos

Generales:

Analizar el comportamiento demográfico de *Mammillaria magnimamma* en la reserva del Pedregal de San Ángel con el objeto de evaluar su estado de conservación y sus probabilidades de persistencia a largo plazo en esta zona.

Particulares:

- Analizar la manera en que las perturbaciones afectan la dinámica poblacional de esta especie, a través de un estudio demográfico que compare dos sitios contrastantes: uno conservado y otro con una mayor incidencia de perturbaciones.
- Describir el comportamiento fenológico reproductivo (i.e. períodos de floración y fructificación y su nivel de sincronía en la población) en ambos sitios con el objeto de realizar un cálculo preciso de la fecundidad de individuos de diferentes categorías de tamaño.

- Modelar la demografía de la especie a partir del uso de matrices de proyección poblacional para obtener la tasa de crecimiento poblacional.
- Modelar el efecto de la estocasticidad ambiental y temporal sobre la demografía de esta especie a largo plazo para evaluar sus probabilidades de persistencia en las *condiciones de variabilidad ambiental que presenta el Pedregal de San Angel*.

CAPITULO 2

DESCRIPCION DE LA ESPECIE Y SITIO DE ESTUDIO

2.1 Descripción de la especie

Dentro la familia de las cactáceas, uno de los géneros más abundante y diverso es el de *Mammillaria*. Este género es prácticamente endémico de México (donde está representado por alrededor de 160 especies), aunque pueden encontrarse algunas especies en Centro y Sur América, así como en el sur Estados Unidos (Innes, 1990; Hernández y Godínez, 1994).

Mammillaria magnimamma (Fig. 2.1) es una especie endémica de México (Hunt, 1992). Esta se encuentra representada por organismos solitarios o bien, organismos de varias cabezas o tallos que forman montículos aplanados. Los individuos solitarios pueden medir desde unos pocos milímetros hasta 10-12 cm de diámetro. Los tubérculos que forman el tallo son de color verde grisáceo, están dispuestos en series espiraladas y contienen un jugo lechoso en su interior. Las axilas presentan lana blanca principalmente en el área floral. Las espinas son de color córneo a amarillento con una longitud muy variable entre individuos y desiguales entre sí en la misma aréola. Las espinas radiales están por lo general ausentes. Las flores miden de 20 a 25 mm de diámetro y son de color rosado oscuro a amarillo claro; el fruto es claviforme, de color rojo brillante y mide alrededor de 1.5 mm de largo. Las semillas son oblongas de color café oscuro (Pilbeam, 1980; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

M. magnimamma se distribuye en matorrales xerófilos y pastizales de la Altiplanicie Mexicana, desde Zacatecas y San Luis Potosí hacia el norte, hasta el Estado de México, Tlaxcala y el Distrito Federal hacia el sur. También se le encuentra en Tamaulipas, Puebla, Veracruz, Michoacán y Jalisco. Crece en altitudes que van de los 1700 a los 2600 msnm., en terrenos planos o en laderas y cerros con pendientes poco pronunciadas (Rzedowski y Rzedowski, 1985; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

El periodo de floración de la especie va de febrero a julio y su fructificación de marzo a agosto (Quijas Fonseca, 1999). Cada fruto produce en promedio 93 ± 37 semillas, la mayor parte de las cuales son viables y pueden germinar bajo condiciones muy diversas. Las semillas muestran fotoblastismo positivo aunque los requerimientos de luz disminuyen

conforme aumenta la edad de las mismas. La germinación es quasi-simultánea, lo que hace pensar que germinan poco tiempo después de la fructificación, en el momento en que la humedad ambiental es alta, de manera que se favorece el establecimiento de las plántulas. Aparentemente las semillas no presentan un mecanismo de latencia complejo, por lo que probablemente no permanezcan mucho tiempo en el suelo formando un banco persistente. El crecimiento de las plántulas de *M. magnimamma* es sumamente lento. Aunque las tasas de crecimiento se ven afectadas por algunas condiciones como cantidad de nutrientes, agua o luz, son de alrededor de 0.01 a 0.02 g/g/día (Quijas Fonseca, 1999; Ruedas Medina, 1999).

2.2 Sitio de estudio

El Pedregal de San Angel se formó a partir del derrame de lava provocado por la erupción del Volcán Xitle hace más de dos mil años. El Xitle forma parte de la Sierra del Chichinautzin, que se extiende desde el sur del Valle de México hasta el norte del valle de Toluca. Esta sierra fue formada por procesos volcánicos monogenéticos (erupciones que sólo ocurren una vez, no duran más de diez años y dejan un cono volcánico remanente) hace cerca de 20 millones de años durante el Plioceno (Carrillo-Trueba, 1995). La erupción del Xitle se dio en varias etapas; los primeros derrames de lava fueron relativamente pequeños pero muy fluidos y, cuando ya se encontraban enfriándose, fueron cubiertos por los que siguieron (Schmitter, 1994). Esta superposición de derrames volcánicos cambió notablemente el paisaje fisiográfico original; se formaron grietas, montículos rocosos, hondonadas, hoyos, arrugas, cuevas, planchas y fracturas que constituyen actualmente la superficie de extraordinaria heterogeneidad topográfica que tiene esta zona (Carrillo-Trueba, 1995). La gran cantidad de microambientes topográficos formados de los derrames y la existencia de un gradiente altitudinal (de los 3,100 a los 2,250 msnm), dan lugar a un considerable número de hábitats, lo que ha permitido el establecimiento de una flora enormemente variada (Rzedowski, 1994). La comunidad vegetal más extendida y característica del Pedregal, es la que Rzedowski denominó asociación *Senecionetum praecosis*. Este tipo de comunidad está constituida por un matorral abierto donde están representados los estratos arbustivo, herbáceo y rasante, sin que exista un estrato arbóreo verdadero. Las especies representadas en esta comunidad crecen bajo condiciones de poco

suelo, en altitudes que van de los 2250 a los 2500 msnm, lo cual corresponde a la parte más baja del derrame y comprende a los terrenos de Ciudad Universitaria (Rzedowski, 1994). En esta zona, la temperatura media anual es de 14-15.5 °C y presenta variaciones extremas que van de -6 a 34.6 °C, mientras que la precipitación fluctúa entre 700 y 950 mm por año (Rzedowski, 1994; Valiente-Banuet y de Luna, 1994). Este clima se considera, según la clasificación climática de Köppen, como templado sub-húmedo con régimen de lluvias de verano (Soberón *et al.* 1994).

Las perturbaciones de que ha sido objeto esta zona, particularmente en las últimas cuatro décadas, como la reducción de su área, la contaminación y recientemente el aumento en la frecuencia de los incendios, han dado lugar a un cambio importante en la composición florística. Este cambio ha consistido principalmente, en una disminución en el número de especies originales y un aumento de las especies ruderales asociadas a áreas alteradas (Valiente-Banuet y de Luna, 1994). Se estima que el número original de especies en la zona baja del Pedregal era de 350; para 1954, Rzedowski encontró todavía unas 345 especies. Sin embargo, para 1987 Valiente-Banuet y de Luna registraron solamente 226 de las 345 especies originales, lo que revela una pérdida de 124 especies. A su vez, en esta última publicación se reportan alrededor de 77 especies que probablemente hayan entrado a la comunidad más recientemente; de éstas, 20 habían sido previamente citadas por Rzedowski para localidades adyacentes al Pedregal, dos son introducidas y 55 son de procedencia incierta. Es importante mencionar que aproximadamente un 25% de estos nuevos registros tienen hábitos ruderales y su presencia puede estar asociada a la alta frecuencia de perturbaciones (Valiente-Banuet y de Luna, 1994).

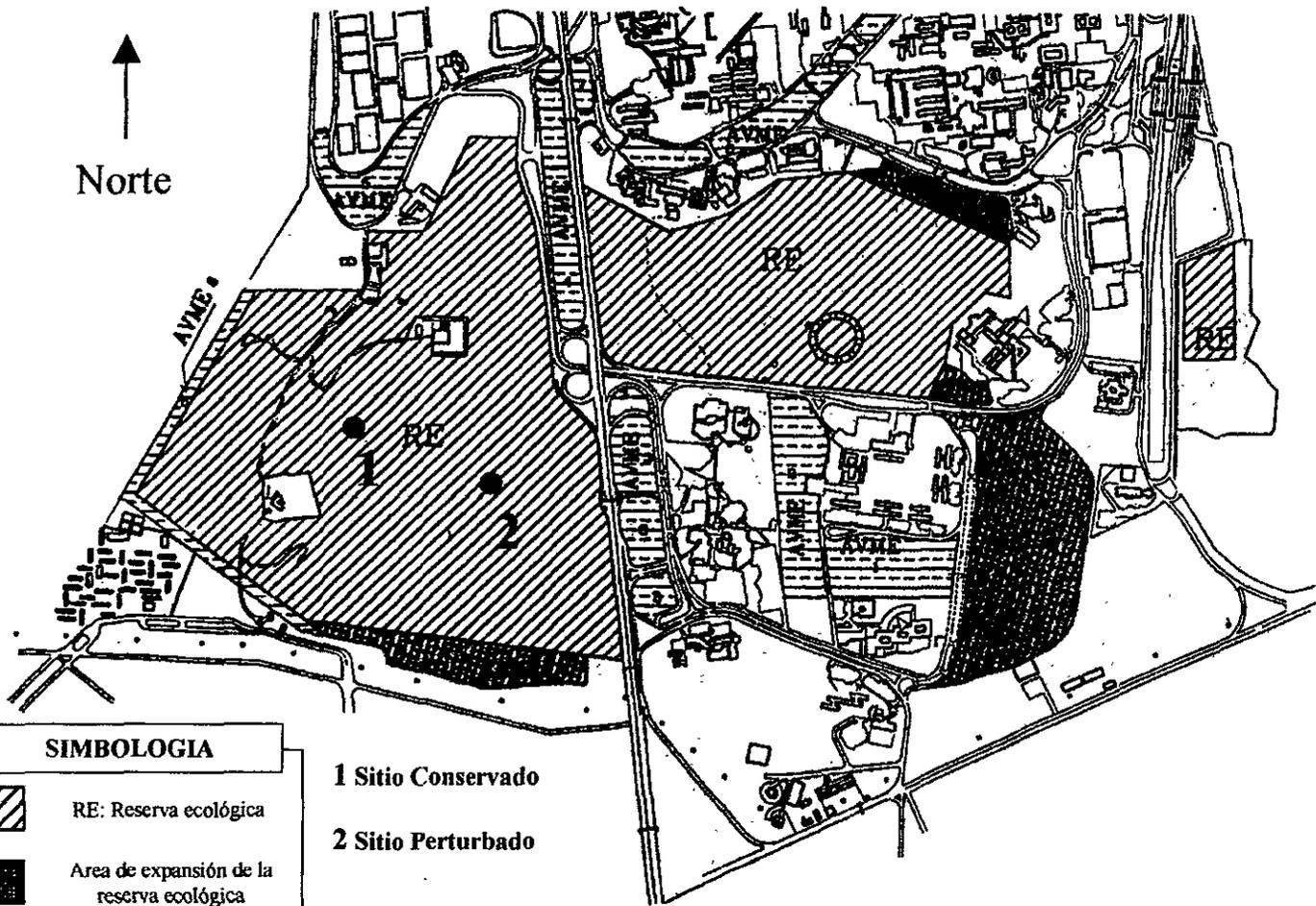
Originalmente, la comunidad de *Senecionetum praecosis* ocupaba cerca de 40 Km², lo cual representaba un 50% de la superficie total que resultó del derrame de lava del Xitle. En la actualidad, como resultado del avance en los procesos urbanos, ésta se ha reducido a sólo 2.9 Km², lo que representa una pérdida del 90% del área original (Alvarez *et al.* 1994). En septiembre de 1983 se declaró como "Zona Ecológica Inafectable" una superficie de 1.24 Km² dividida en cinco áreas distintas; más tarde, en 1990 se amplió la superficie a 1.46 Km² y se redefinió el área protegida estableciendo una división entre la zona núcleo y un área de amortiguamiento cuyo fin era amortiguar de manera natural los efectos negativos ocasionados por las instalaciones existentes dentro de la zona de reserva

(Carrillo-Trueba, 1995). A la fecha la reserva cuenta con poco más de 1.86 Km², después de la adición de nuevos terrenos en 1996 (Meave, comunicación personal).

De las 61 familias de plantas que originalmente existieron dentro del pedregal, una de las más afectadas ha sido la de las Cactáceas (que en este lugar está representada sólo por cinco especies, una de las cuales es introducida), por una parte porque son plantas muy vulnerables a las perturbaciones y, por otra, porque han sido objeto de una intensa colecta para usos ornamentales; esto ha llevado prácticamente a la extinción a especies como *Mammillaria sanangelensis*, que es endémica de esta localidad (Valiente-Banuet y de Luna, 1994; Carrillo-Trueba, 1995). Incluso especies que aparentemente no han sido consideradas en peligro, como *M. magnimamma*, se encuentran ahora en cantidades significativamente menores que hace cuatro décadas (Rzedowski comunicación personal), lo que indica que, aunque todavía se encuentran bien representadas en esta zona, sus poblaciones se han visto seriamente afectadas principalmente por el saqueo para su venta, por la reducción del área del pedregal y por el aumento en la incidencia de perturbaciones de origen antropogénico.

En este trabajo se eligieron dos sitios contrastantes dentro de la reserva del Pedregal de San Angel ubicados en los terrenos de Ciudad Universitaria (Fig. 2.2). El primer sitio corresponde a una zona relativamente bien conservada, con un estrato arbóreo desarrollado y una mayor cantidad de suelo, la cuál queda ubicada detrás del Jardín Botánico (Zona conservada, Sitio 1) (Trejo, 1999). El segundo sitio (Zona perturbada, Sitio 2), se localiza cerca de la Avenida de los Insurgentes, en una zona con mayor incidencia de perturbaciones (principalmente por fuego); la vegetación predominante tiene características ruderales y el estrato arbóreo se encuentra muy poco desarrollado. Recientemente en este segundo sitio ha habido un incremento en la frecuencia de incendios durante la temporada seca. Durante el tiempo que duró este estudio la zona perturbada sufrió dos incendios; el primero en abril de 1996 y el segundo a finales de febrero y principios de abril de 1998. En este segundo incendio se quemaron además, algunas secciones de la zona conservada.

↑
Norte



SIMBOLOGIA



RE: Reserva ecológica



Área de expansión de la
reserva ecológica

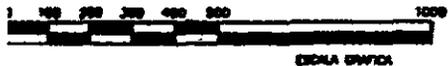


AVME: Área verde de
manejo especial

1 Sitio Conservado

2 Sitio Perturbado

Figura 2.2 Sitios de estudio dentro de la reserva ecológica del Pedregal de San Angel. Tomado de Trejo, 1999.



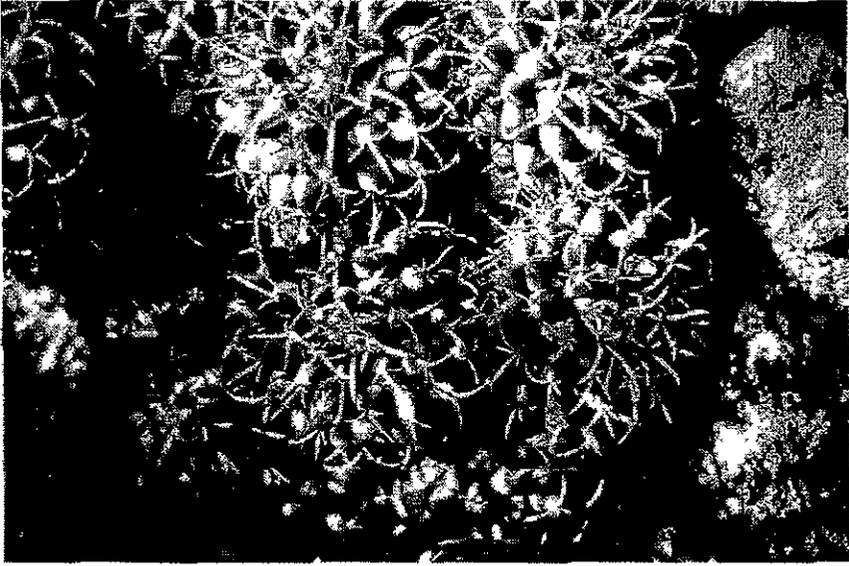


Figura 2.1 *Mammillaria magnimamma* en la Reserva del Pedregal de San Angel

CAPITULO 3 METODOLOGIA

3.1 Trabajo de campo

3.1.1 Muestreo y medición de individuos

En cada una de las dos zonas de trabajo se eligió una muestra de individuos de *Mammillaria magnimamma* a los cuáles se siguió en el tiempo desde 1996 hasta 1998 para determinar su destino demográfico. En abril de 1996 se mapearon y marcaron alrededor de 200 individuos en cada zona (incluyendo a individuos en diferentes clases de tamaño). Dado que *M. magnimamma* se distribuye de forma agregada y sus densidades son muy bajas (0.06 individuos/m² - Trejo, 1999), se buscaron áreas circulares en las que hubiera al menos cinco individuos de la especie. En estos sitios se colocó una estaca central y se marcaron todos los individuos que se encontraban dentro de un círculo de 3m de radio. A partir de la estaca se midieron las coordenadas (dirección N-S y E-W) y distancia) de cada uno de los individuos con el fin de conocer su posición y poder localizarlos nuevamente (Fig. 3.1). El número de círculos por zona dependió de la densidad de los individuos y fue de 25 para la zona conservada y de 22 para la perturbada

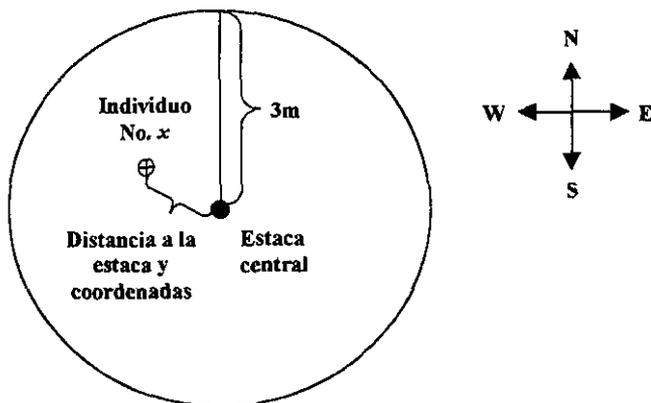


Figura 3.1 Diagrama que representa la forma en que los individuos fueron marcados

En septiembre de 1996, 1997 y 1998 el diámetro de cada una de las plantas incluidas en la muestra fue medido. Este momento corresponde al fin de la temporada de lluvias, que es el momento en que las plantas han alcanzado su tamaño máximo, producto tanto de su crecimiento anual como de su hidratación. El diámetro total de cada planta se consideró como la sumatoria del diámetro de cada una de las cabezas. La medición de cada cabeza se hizo utilizando un flexómetro o una regla de plástico y únicamente se consideró el diámetro de la región fotosintética sin incluir el largo de las espinas.

3.1.2 Fenología reproductiva

El periodo reproductivo de la especie va de febrero a agosto (Quijas Fonseca, 1999) Durante este periodo para los años 1997 y 1998, se hicieron observaciones quincenales sobre el número y estado fenológico de las estructuras reproductivas de cada una de las plantas de la muestra. Se reconocieron seis estados: botones, flores maduras, flores seniles, frutos jóvenes, frutos maduros y cicatrices. En ambos años, los frutos maduros producidos por cada planta fueron colectados con el fin de no contarlos nuevamente y sobrestimar la producción. Durante el segundo año (1998), los frutos jóvenes fueron marcados con pintura una vez que habían sido contabilizados; esto, dado que son estructuras que pueden llegar a durar más de un mes y era necesario distinguir a los recientemente producidos de los que ya se tenían registrados.

3.1.3 Germinación y banco de semillas

Para conocer el porcentaje de germinación en condiciones naturales, cuatro grupos de 100 semillas fueron sembrados en abril de 1997 en cuadros de 40x40 cm. Esto se hizo en cada una de las zonas, lo que nos dio un total de 800 semillas sembradas. Cada cuadro se marcó con estacas en el suelo y se registró su posición. Se marcaron también cuatro cuadros de las mismas dimensiones, pero sin semillas, como controles. Cada 15 días se registró el número de semillas germinadas en cada uno de los cuadros.

Para el segundo año (1998) se realizó un procedimiento similar, solamente que en este caso se escogieron cuatro sitios que fueran representativos de las condiciones

microambientales que pueden encontrarse en la reserva. Los sitios fueron los siguientes: sombreado con suelo (SCS), sombreado sin suelo (SSS), expuesto con suelo (ECS) y expuesto sin suelo (ESS). En cada sitio se marcaron por medio de estacas, cuadros de 50x50 cm y se colocó un trozo de malla alrededor para evitar que las semillas se perdieran con la lluvia. A mediados de agosto de 1998, en cada uno de estos cuatro sitios se sembraron dos réplicas de 50 semillas (ocho sitios por zona) y se siguieron diariamente durante 64 días. Se colocaron también cuadros del mismo tamaño como controles. Cada semilla germinada era registrada y retirada del cuadro para no volver a contabilizarla. El resultado del porcentaje total de germinación dentro de cada zona y que se interpretó como la probabilidad de germinación, se obtuvo a partir del promedio de los cuatro diferentes tratamientos.

Tanto para conocer la biología de la especie como para la construcción de las matrices de proyección poblacional resultaba importante determinar si *M. magnimamma* forma un banco de semillas en el suelo, o bien, si la germinación o la pérdida de la viabilidad se da durante los primeros meses después de la dispersión. Cuando las semillas germinan en menos de un año, no es necesario considerarlas como una categoría aparte dentro de una matriz, si dicha matriz representa el comportamiento de la población de un año a otro. Las semillas deberán formar una categoría aparte sólo si permanecen en el suelo por más de un año. Al considerar a las semillas como primera categoría en el caso de plantas que no forman un banco de semillas real, puede subestimarse el valor de λ como resultado de la introducción de un retraso de un año en el proceso reproductivo (Caswell, 1989; Silvertown *et al.* 1993).

Para conocer el comportamiento en el suelo de las semillas de *M. magnimamma*, en septiembre de 1997 se enterraron ocho bolsitas de tela delgada de aproximadamente 5x5 cm con 50 semillas cada una. Las bolsas se enterraron a unos 15 cm de profundidad; fueron marcadas con un alambre, etiquetadas y se registró su posición. La mitad de las bolsas fueron desenterradas seis meses después (Febrero 1998), y se evaluó el porcentaje de germinación de las semillas sobrevivientes, en condiciones de laboratorio. Esto se hizo desinfectando las semillas desenterradas en una solución con cloro al 1% y colocando cada grupo de semillas dentro de cajas de Petri con agar al 2%, en un ambiente controlado a 25°C, con un intervalo de 12 horas luz durante tres semanas. Las cuatro bolsas restantes,

fueron desenterradas en septiembre de 1998, una vez que las semillas tuvieron un año enterradas, y se siguió el mismo procedimiento con ellas.

3.1.4 Supervivencia de plántulas

Dado que en condiciones naturales es difícil encontrar plántulas de esta especie y seguirlas a lo largo del tiempo, fue necesario realizar experimentos de campo que nos permitieran estimar el porcentaje de supervivencia y las probabilidades de transición de la categoría de plántulas a la siguiente categoría. En abril de 1997, se sembraron tres grupos de 40 plántulas de tres meses de edad (germinadas en condiciones de laboratorio) en cuadros de 40x40 cm dentro de cada una de las zonas y se fueron tomando registros quincenales de supervivencia.

En 1998, la supervivencia de plántulas se estimó siguiendo el mismo procedimiento, aunque en este caso, se escogieron nuevamente los cuatro microambientes representativos de las condiciones de la zona (sombra con suelo, sombra sin suelo, expuesto con suelo y expuesto sin suelo). En cada uno de estos microambientes y para cada una de las zonas, en agosto de este año se sembraron dos réplicas de 30 plántulas de tres meses de edad cada una, germinadas en laboratorio (240 plántulas en total por cada zona). Las plántulas fueron sembradas en cuadros marcados con estacas y rodeados por una malla para evitar que las plántulas fueran arrastradas por la lluvia. En cada uno de los cuadros se fueron tomando registros diarios de supervivencia durante 65 días.

3.2 Construcción de las matrices de proyección poblacional

3.2.1 Categorización

Uno de los factores más importantes que debe considerarse en el uso de matrices de proyección poblacional, es el número de categorías en las que una población es subdividida ya que esto puede afectar significativamente los resultados de los análisis realizados (Valverde y Silvertown, 1998). Para minimizar los errores asociados a la categorización, se han propuesto la utilización de dos algoritmos, el de Vandermeer y el de Moloney (Moloney, 1986). Sin embargo, dado que estos algoritmos parten de las características de los individuos de una sola población y proponen una categorización para esa población determinada, no permiten la comparación entre poblaciones ya que por lo general el

número de categorías que resultan al utilizarlos varía entre ellas (Moloney, 1986). La categorización puede definirse con base en las etapas distintivas del ciclo de vida de un organismo, como la edad o el tamaño a la primera reproducción. El número de categorías también puede determinarse en forma arbitraria, aunque existen ciertas consideraciones que deben tomarse en cuenta. Por un lado, el número de categorías no debe ser demasiado pequeño, ya que a medida que el intervalo de las categorías se hace mayor, menor será el número de individuos que pasan de una categoría a la siguiente (lo que podría malinterpretar la importancia de la estasis). De igual manera, tampoco pueden proponerse demasiadas categorías, porque esto podría implicar que dentro de cada categoría tendríamos un tamaño de muestra reducido (Moloney, 1986; Enright *et al.* 1995).

En el caso de este estudio, ambas poblaciones fueron subdivididas en siete categorías de tamaño (Tabla 3.1), dadas por los diámetros acumulados de las plantas, es decir, por la suma de los diámetros de todas las cabezas de cada planta. La subdivisión se hizo de esta manera tomando en cuenta criterios biológicos, como la ausencia o presencia de reproducción, así como, para garantizar que en cada uno de los años (1996 y 1997) y dentro de cada una de las zonas (conservada y perturbada), las categorías conservarían un número mínimo de individuos (> 10) y, al mismo tiempo, se observarían transiciones de un año a otro.

Tabla 3.1 Categorización de las poblaciones de *M. magnimamma*

| Categoría | Intervalo de diámetro acumulado |
|------------------|---------------------------------|
| 1 (plántulas) | < 0.3 cm. |
| 2 | 0.3 a 4.5 cm. |
| 3 | 4.6-7.5 cm. |
| 4 | 7.6-10.5 cm. |
| 5 | 10.6-13.5 cm. |
| 6 | 13.6-20.5 cm. |
| 7 | > 20.6 cm. |

3.2.2 Probabilidades de transición y mortalidad

Para conocer las probabilidades de transición entre categorías, se construyeron tablas de frecuencia a partir de las observaciones demográficas de 1996 a 1997 y de 1997 a 1998. Para cada zona y dentro de cada categoría, se calculó el número de plantas que había originalmente, cuántas quedaron de un año a otro dentro de la misma categoría, cuántas regresaron a estadios anteriores, cuántas pasaron a las categorías siguientes y cuántas murieron. A partir de estos datos, pudieron estimarse las probabilidades de transición, de estasis y de mortalidad, en términos de la proporción de individuos que presentaron cada uno de los posibles destinos demográficos (Caswell, 1989; Valverde 1995)

En la zona perturbada no se registraron muertes de los individuos de la última categoría (categoría 7) en ninguno de los dos periodos (1996-1997 y 1997-1998). El considerar que no existe mortalidad dentro de esta categoría implicaría que los individuos que la componen son perpetuos, lo que llevaría a una incongruencia en el análisis. La estimación de la mortalidad de los individuos de la última categoría en la zona perturbada se hizo partiendo del análisis de las matrices de la zona conservada, en la cuál sí se registraron muertes en ambos periodos. Para esto, las matrices de transición de la zona conservada fueron analizadas con el programa STAGECOACH (Cochran y Ellner 1992).

Este programa permite, entre otras cosas, estimar la longevidad máxima de los individuos. En el caso de la matriz del primer periodo (1996-1997) de la zona conservada, la longevidad resultó de 38.4 años, mientras que para el segundo periodo (1997-1998) fue de 36.3 años. Con estos datos como referencia, se analizaron (con el mismo programa) las dos matrices de la zona perturbada y la entrada que correspondía a la persistencia de los individuos de la última categoría, fue variándose gradualmente hasta hacer coincidir la longevidad máxima con la obtenida, para el mismo periodo, en las matrices de la zona conservada.

3.2.3 Transición de la primera categoría (plántulas) a la categoría 2

La probabilidad de supervivencia de plántulas fue estimada a partir de los datos obtenidos de los experimentos de campo (ver sección 3.1.4). Para 1997, ninguna de las plántulas sembradas en el campo sobrevivió después de 45 días, de manera que estos datos no nos dieron información de lo que sucedía en un año. Para el segundo año (1998) las

plántulas se siguieron durante 64 días ya que, desde el día 50, la mortalidad se estabilizó y el número de plantas sobrevivientes se mantuvo fijo a partir de ese momento. En ambos casos, se supuso que la mortalidad de plántulas a lo largo del año se mantenía constante y los datos obtenidos de las observaciones (para cada año y para cada zona), fueron ajustados a una curva exponencial decreciente para proyectarlos a un tiempo de 365 días

Este ajuste permitió conocer el porcentaje de individuos que sobreviven después de un año, lo que se interpretó como la probabilidad de sobrevivencia o la probabilidad de transición de la categoría 1 a la 2.

3.2.4 Fecundidad

Los valores de fecundidad corresponden al primer renglón de una matriz de transiciones. Estos valores se calcularon como el número de plántulas producidas, en promedio, por cada planta de cada categoría. Los valores de fecundidad tienen dos componentes: la producción de semillas y la probabilidad de germinación.

La producción de semillas para cada periodo (1996-1997 y 1997-1998), se determinó a partir de las observaciones de campo, como el promedio de la producción de frutos para cada categoría (número de frutos producidos en todo el año, entre número de individuos). Al multiplicar el número de frutos por el número promedio de semillas por fruto (para cada año y para cada zona), se obtuvo la cantidad de semillas que produce, en promedio, cada planta.

El segundo componente de la fecundidad (probabilidad de germinación específica para cada año y para cada zona), se calculó a partir de los experimentos de campo. La probabilidad de germinación se consideró, en todos los casos, como el número de semillas que germinaron entre el número total de semillas sembradas. El valor de fecundidad por categoría que se incluyó en las matrices se calculó de la siguiente manera:

$$F_{ij} = (S_{ij}) (M) (X),$$

donde S_{ij} corresponde al número promedio de frutos producidos per cápita, M = número promedio de semillas por fruto y X representa la probabilidad de germinación.

3.2.5 Parámetros poblacionales

Una vez que se construyeron las matrices, se obtuvo el valor de λ , el vector de estructura estable de tamaños (\mathbf{w}) y el vector de valor reproductivo (\mathbf{v}). Esto se hizo a través del método de potencias iterando la matriz por los vectores resultantes hasta que se estabilizaron las proporciones internas de los vectores resultantes (en este caso 40 iteraciones) (Caswell, 1989). Posteriormente, se construyeron las matrices de sensibilidad y elasticidad para cada una de las matrices de transición según las fórmulas reportadas en el apéndice.

3.3 Simulación de la estocasticidad ambiental

Uno de los principales problemas en el uso de matrices de proyección poblacional, está en el hecho de que estos modelos son determinísticos y en ellos se supone que las condiciones no cambian ni en el tiempo ni en el espacio (ver introducción). Para considerar los efectos de la estocasticidad, tanto espacial como temporal sobre la demografía de *M. magnimamma*, se siguió el método propuesto por Bierzychudek (1982a) que nos permite analizar el comportamiento de la población, el vector de estructura de tamaños y la tasa de crecimiento poblacional bajo condiciones variables. En este método asumimos que cada una de las cuatro matrices obtenidas (1996 a 1997, 1997 a 1998, z. conservada y z. perturbada) tenía la misma probabilidad (0.25) de describir el comportamiento de la población para cada año. De esta forma, el comportamiento de la población de un año a otro puede conocerse multiplicando algún vector que represente la estructura de la población al tiempo cero por cualquiera de las cuatro matrices escogida en forma aleatoria; el vector resultante de esta operación se multiplica nuevamente por alguna de las cuatro matrices seleccionadas de la misma manera y, así, la operación se va repitiendo para simular el comportamiento de la población a lo largo del tiempo. A partir de este método, la estocasticidad que se simula es espacio temporal ya que representa las variaciones que pueden darse en la demografía de la especie tanto a nivel espacial (al utilizar las matrices de ambas zonas), como temporal (al considerar los dos periodos).

3.3.1 Estimación del vector de estructura poblacional bajo condiciones de estocasticidad espacio-temporal

Para obtener el vector de estructura estable de tamaños por medio del análisis determinístico, es necesario iterar el vector poblacional por la misma matriz hasta que las proporciones internas de los vectores resultantes se estabilicen (Caswell, 1989). Sin embargo, si intentamos realizar este procedimiento utilizando para cada iteración una matriz escogida aleatoriamente de un grupo de cuatro, las proporciones internas no se estabilizarán nunca. Por consiguiente, el vector de estructura poblacional se obtuvo, en este análisis, iterando un vector poblacional el mismo número de veces que se requirieron en el análisis determinístico para obtener el vector de estructura estable de tamaños (40 veces). Cada vez que se repite este proceso (iterar un vector un cierto número de veces escogiendo a las matrices en forma aleatoria) se obtiene un vector poblacional distinto; de esta manera, el proceso de iteración se repitió 100 veces y los 100 vectores resultantes (a la iteración 40) se promediaron para obtener un único vector final. Al promediar los diferentes vectores resultantes, el vector promedio que se obtiene es insensible al vector que se utiliza como vector de inicio y sus proporciones sólo dependerán de los valores de las matrices que se utilicen. Considerando lo anterior y dado que no tenía sentido realizar todos los análisis con cada uno de los vectores poblacionales observados debido a que los resultados serían en todos los casos prácticamente iguales, se realizó un promedio de estos cuatro vectores iniciales (zona conservada 1997 y 1998; zona perturbada 1997 y 1998) y este vector promedio se utilizó en todos los análisis como vector de partida.

Finalmente, las proporciones de este vector promedio de partida se compararon contra las proporciones del vector final (promedio $n = 100$) y contra un vector resultante del promedio de los cuatro vectores de estructura estable de tamaños obtenidos por medio del análisis determinístico.

3.3.2 Obtención de la tasa de crecimiento poblacional a partir del análisis estocástico

El valor de λ se obtiene en el análisis determinístico al momento en que la población ha llegado a la estructura estable de estados. En el presente análisis, la tasa de crecimiento poblacional se obtuvo iterando 40 veces el vector promedio de partida. Para

cada iteración, la matriz fue elegida al azar entre las cuatro obtenidas de los datos de campo. En cada una de las 40 iteraciones se registró el número total de individuos, es decir, la suma de todos los individuos de cada categoría. Este proceso se repitió 25 veces y se promediaron los números totales de individuos en cada una de las 40 iteraciones de las 25 repeticiones. Con estos datos, se graficó el número de iteración (del 1 al 40) en el eje de las abscisas y en las ordenadas el tamaño poblacional promedio ($n = 25$ repeticiones) transformado a logaritmo natural. La pendiente de esta recta representa r , la tasa intrínseca de crecimiento. Dado que $r = \ln \lambda$, a través de esto puede obtenerse la tasa promedio a la que la población crece bajo condiciones variables.

3.4 Tratamiento estadístico de los datos

3.4.1 Comparación de la estructura poblacional

Para comparar la estructura poblacional entre años y entre zonas, se utilizó la prueba de G:

$$G = 4.60517(\sum f_i \log f_i - \sum f_i \log f_i'), \quad (3.1)$$

donde f_i es la frecuencia observada y f_i' la frecuencia esperada. La prueba de G permite conocer diferencias entre proporciones de dos muestras, por lo que resulta útil para comparar los distintos vectores obtenidos. En esta prueba el valor de G resultante se compara con una distribución de X^2 (Zar 1984).

Por medio de la prueba de G se analizaron las diferencias entre los vectores poblacionales de los dos años (1997 y 1998) dentro de una zona o bien, para un mismo año entre zonas. Para 1996, no se tienen datos de fecundidad, por lo que no fue posible estimar el número de individuos pertenecientes a la categoría 1. Por lo anterior, todas las comparaciones que involucraron a este año (entre zonas para el mismo año o entre años para la misma zonas), sólo se hicieron considerando las últimas seis categorías (2 a 7).

De igual manera, se compararon los vectores de estructura poblacional observados para cada año contra los vectores de estructura estable de tamaños (EET) correspondientes, así como los vectores de valor reproductivo de ambas zonas. Finalmente, con esta prueba se examinaron los vectores resultantes del análisis de estocasticidad espacial y temporal.

3.4.2 Análisis de sobrevivencia de plántulas

En los experimentos de campo realizados durante el segundo período (1997 a 1998) para conocer el porcentaje de plantas de la categoría 1 (plántulas) que pasan a la categoría 2, las plántulas fueron sembradas bajo cuatro diferentes condiciones (ESS, ECS, SSS, SCS). Las gráficas de sobrevivencia resultantes fueron comparadas estadísticamente con el fin de corroborar si existían diferencias significativas entre los tratamientos. Esto se realizó a través de un análisis de Peto y Peto, el cual permite comparar cohortes pareadas en las cuáles no todos los individuos se siguen hasta su muerte bajo las condiciones dadas por el tratamiento; esta prueba se realiza de la siguiente manera (Pyke y Thompson, 1986):

$$LR = \frac{(d_1 - E_1)^2}{E_1} + \frac{(d_2 - E_2)^2}{E_2} \quad (3.2)$$

En este caso el valor de $d_{j,i}$ está dado por el número de individuos del tratamiento j , que mueren en el intervalo i , mientras que E , representa el número de muertes esperadas basado en la mortalidad total de cada intervalo. Los subíndices 1 y 2, se refieren a cada una de las cohortes comparadas. El resultado de esta operación debe compararse con el valor de χ^2 para conocer si existe diferencia entre las curvas analizadas.

3.4.3 Cálculo del intervalo de confianza de lambda

El valor de la tasa de crecimiento poblacional obtenida a través de análisis matriciales presenta cierta incertidumbre. Esta incertidumbre se debe a que cada entrada de la matriz es estimada a partir de las tasas vitales de los organismos (crecimiento, fecundidad y sobrevivencia), lo que puede implicar errores de medición que finalmente se traducen en errores en la estimación de lambda (Caswell, 1989). Dado que la relación entre la tasa de crecimiento poblacional y las tasas vitales de los organismos no es lineal, resulta difícil establecer los límites de confianza en los valores obtenidos de lambda (Alvarez-Buylla y Slatkin, 1991, 1993).

Existen dos métodos que permiten estimar intervalos de confianza en el valor de lambda. Un primer método es el analítico, que se basa en la fórmula de la sensibilidad y, a partir de esta, se calcula el valor de la varianza de lambda (Caswell, 1989).

El segundo grupo de métodos incluye a los de remuestreo intensivo por computadora. Estos consisten en calcular repetidas veces el valor de lambda estimado de submuestras de los datos totales y, a partir de esto, generar intervalos de confianza en forma no paramétrica (Alvarez-Buylla y Slatkin, 1991).

En este trabajo se utilizó el método analítico, que resulta mucho más simple y puede ser empleado cuando las variaciones en las entradas a las que lambda es muy sensible son pequeñas, o bien, si los coeficientes de variación de estas entradas son menores de 50% (Alvarez-Buylla y Slatkin, 1994).

Según el método analítico, la varianza de lambda puede obtenerse de la siguiente forma (Caswell, 1989):

$$V(\lambda) = \sum_{i,j} \left(\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \right)^2 V(a_{ij}) \quad (3.3)$$

Dado que las probabilidades de transición muestran una distribución binomial, la varianza en estas entradas se calcula como sigue:

$$V(a_{ij}) = a_{ij} \frac{1-a_{ij}}{n} \quad (3.4)$$

Por otro lado, la varianza en las entradas que corresponden a la fecundidad, se calcula directamente de los datos obtenidos de las observaciones de campo (Alvarez-Buylla y Slatkin, 1991, 1994).

La ecuación anterior no considera el efecto de la covarianza cuando las variables están relacionadas ($COV \neq 0$). Entre las transiciones de una misma categoría, se espera que haya una correlación negativa, es decir, cuando una de las transiciones se sobreestima, hay una subestimación en otra (Alvarez-Buylla y Slatkin, 1991; Valverde, 1995).

La covarianza entre los pares de transiciones que provienen de una misma categoría se calcula a partir de lo siguiente, de acuerdo a la distribución multinomial:

$$\text{COV}(a_{ij}, a_{kj}) = \frac{-(a_{ij})(a_{kj})}{n} \quad (3.5)$$

Al introducir esto dentro de la ecuación 3.3, el cálculo del intervalo de confianza de lambda queda como sigue:

$$V(\lambda) = \sum_{i,j} \left(\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \right) V(a_{ij}) + \sum_{i,j \neq k,l} \left(\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \right) \left(\frac{\partial \lambda}{\partial a_{kl}} \right) \text{COV}(a_{ij}, a_{kl}) \quad (3.6)$$

Como la covarianza es negativa (dada la correlación negativa entre pares de entradas de una misma columna), la introducción de la covarianza en la ecuación tiene el efecto de reducir el valor calculado de $V(\lambda)$.

Una vez obtenida la $V(\lambda)$, se pueden calcular los intervalos de confianza suponiendo una distribución normal como dos veces el error estándar (σ) siendo que $\sigma = \sqrt{V(\lambda)}$.

CAPITULO 4 RESULTADOS

4.1 Estructura poblacional

La estructura de ambas poblaciones y en ambos periodos está caracterizada por una mayor proporción de individuos dentro de la categoría 1 (Fig. 4 1)

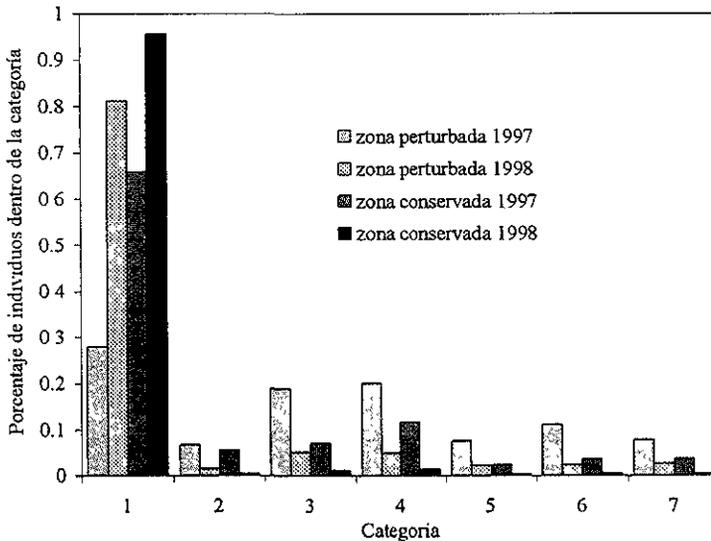


Figura 4.1 Estructura poblacional en las zonas conservada y perturbada para 1997 y 1998. Las categoría 2 a 7 son observadas mientras que la categoría 1 se obtuvo a partir de experimentos en el campo.

La prueba de G mostró diferencias significativas en la estructura poblacional dentro de la zona conservada entre 1997 y 1998 ($G = 91.76$, $p < 0.001$). En esta zona, para 1997, alrededor del 65% del total de la población correspondía a individuos de la categoría 1 (plántulas) que corresponde a una categoría estimada. En 1998, prácticamente todos los individuos se encontraba dentro de la categoría 1 (95%) mientras que el resto de las categorías se encontraban muy poco representadas

Para la zona perturbada, la estructura de la población también resultó significativamente distinta entre 1997 y 1998 ($G = 134.53$, $p < 0.001$). En este caso, para 1997, la mayor proporción de los individuos (27%) se encontraba dentro de la primera categoría aunque las categorías 3 y 4 también estaban bien representadas (con 20 y 19% de

los individuos respectivamente). Sin embargo, para 1998 el mayor porcentaje de individuos (81%) pertenecía a la categoría 1.

La comparación para un mismo año entre zonas, mostró que existieron diferencias significativas en la estructura poblacional entre ambas zonas tanto para 1997 ($G = 65.34$, $p < 0.001$) como para 1998 ($G = 18.70$, $p < 0.001$).

En todos los casos, el porcentaje de individuos pertenecientes a la categoría 1 (plántulas) se calculó a partir de experimentos de germinación y sobrevivencia de campo y no representa una categoría real observada (ver discusión sección 5.1). Si esta primera categoría es excluida, puede incluirse dentro del análisis al año 1996 (Fig. 4.2).

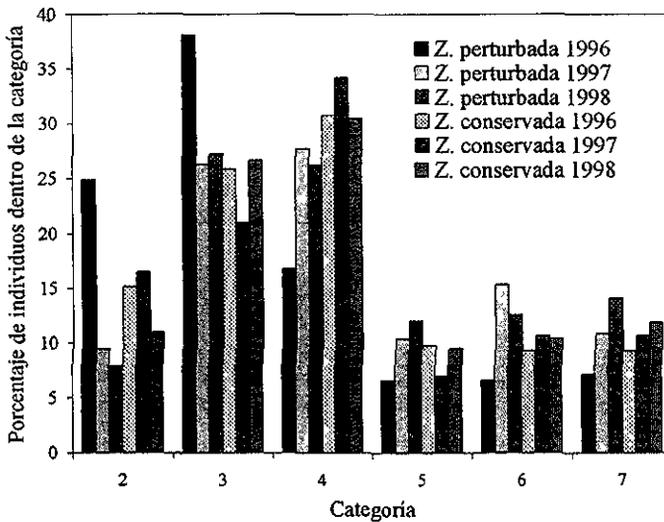


Figura 4.2 Estructura poblacional observada en las zonas conservada y perturbada para 1997 y 1998 excluyendo a la primera categoría (plántulas)

Para este año, no se tienen datos de campo y no fue posible estimar el número de individuos dentro de la categoría 1. Al comparar las últimas seis categorías (2 a 7) para una misma zona entre años, se encontró que la estructura poblacional para la zona conservada no difirió, entre 1996 y 1997 ($G = 2.89$, $p > 0.50$), ni entre 1996 y 1998 ($G = 2.23$, $p > 0.50$), ni tampoco entre 1997 y 1998 ($G = 5.00$, $p > 0.25$). Por el contrario, para la zona perturbada, la estructura de 1996 fue significativamente distinta a la de 1997 ($G = 36.64$, $p < 0.001$) y a la de 1998 ($G = 41.71$, $p < 0.001$), aunque para 1997 y 1998, la estructura fue estadísticamente la misma ($G = 2.03$, $p > 0.75$). Comparando la estructura para un mismo

año entre una zona y otra, la estructura fue diferente entre ambas zonas solamente para 1996 ($G = 21.08$ $p < 0.001$), para 1997 y 1998, ambas zonas presentaron la misma estructura ($G = 9.67$ y 3.08 respectivamente, $p > 0.1$ y $p > 0.5$).

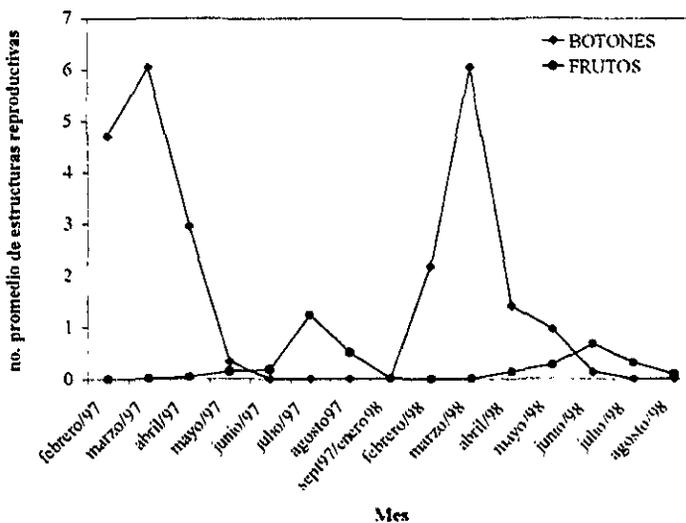
Cuando la categoría 1 no se considera en el análisis, la categoría mejor representada pasa a ser, en prácticamente todos los casos, la categoría 4. Únicamente para 1996 dentro de la zona conservada, el mayor porcentaje de individuos (38%) pertenecía a la categoría 3 (Fig. 4.2).

4.2 Fenología

El número de botones y frutos varió entre años y entre zonas. Para 1998, en ambas zonas hubo una reducción en el número de estructuras reproductivas producido. El número de botones por planta disminuyó 24% en la zona conservada y 39% en la perturbada mientras que la reducción en el número de frutos por planta durante este mismo año fue de 28% en la zona conservada y 41% dentro de la perturbada.

En cuanto a las diferencias entre zonas, en ambos años el número de botones y frutos fue menor para la perturbada. La producción de botones fue 33% mayor en la zona conservada para 1997 y 47% mayor para 1998. Dentro de esta zona el número de frutos por planta resultó mayor en un 20% para 1997 y en un 35% para 1998 (Fig. 4.3).

a)



b)

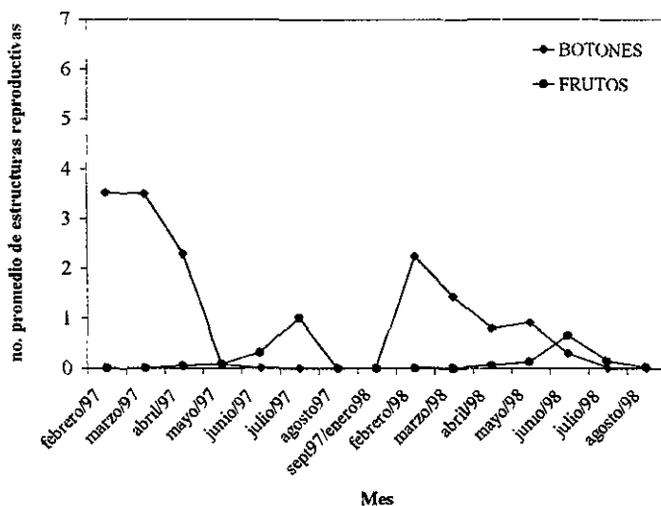


Figura 4.3 Número promedio de estructuras reproductivas por planta para 1997 y 1998. Los meses de septiembre a enero no están marcados en la figura dado que corresponden a los meses en los cuales la especie no se reproduce (Quijas Fonseca, 1999). a) Zona conservada, b) Zona perturbada

Para ambas zonas y en ambos años, los picos de producción de botones se dieron entre febrero y abril. En el caso de los frutos, para 1997, los picos en la producción fueron entre julio y agosto (en ambas zonas) mientras que para 1998, estos picos se presentaron entre junio y julio.

De las observaciones de las estructuras reproductivas para cada zona y para cada periodo, se obtuvieron los resultados presentados en la Tabla 4.1 que muestran que, en general, la reproducción comienza a partir de la categoría 2. En la mayoría de los casos, el número de frutos producidos por planta aumenta conforme aumenta el tamaño concentrándose la mayor producción en los individuos de la categoría 7.

Tabla 4.1 Número de frutos contados a lo largo de toda la temporada reproductiva (febrero-agosto)

| Zona conservada | CATEGORIA | | | | | | | Total de la zona |
|----------------------------------|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | |
| 1996-1997 Total por categoría | 0 | 0 | 56 | 213 | 86 | 31 | 119 | 505 |
| No. Promedio por planta | 0 | 0 | 1.057 | 3.380 | 4.300 | 1.632 | 6.263 | |
| 1997-1998 Total por categoría | 0 | 6 | 48 | 109 | 25 | 45 | 73 | 306 |
| No. Promedio por planta | 0 | 0.150 | 0.941 | 1.313 | 1.471 | 1.731 | 2.808 | |

| Zona perturbada | CATEGORIA | | | | | | | Total de la zona |
|----------------------------------|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | |
| 1996-1997 Total por categoría | 0 | 15 | 122 | 78 | 19 | 35 | 68 | 337 |
| No. Promedio por planta | 0 | 0.306 | 1.627 | 2.364 | 1.462 | 2.692 | 4.857 | |
| 1997-1998 Total por categoría | 0 | 0 | 21 | 57 | 17 | 58 | 34 | 187 |
| No. Promedio por planta | 0 | 0 | 0.396 | 1.018 | 0.810 | 1.871 | 1.545 | |

4.3 Germinación y banco de semillas

El porcentaje de germinación para cada periodo y para cada zona se estimó a partir de los experimentos realizados en el campo.

Para el periodo de 1996 a 1997, de las 400 semillas (100 x 4) que fueron sembradas en cada una de las zonas, se observaron cuatro semillas germinadas en la zona conservada y una sola en la zona perturbada. Esto representa una probabilidad de germinación de 0.01 para la zona conservada y de 0.0025 para la perturbada.

Para el segundo periodo (1997-1998), el experimento de germinación se hizo colocando semillas bajo diferentes tratamientos y realizando un seguimiento diario de la germinación. Las probabilidades de germinación para cada zona fueron estimadas a partir de la suma total de semillas que germinaron dentro de todos los tratamientos y dividiendo ese valor entre el número total de semillas sembradas (400). La probabilidad de

germinación para la zona conservada resultó de 0.158, mientras que para la zona perturbada el valor fue de 0.058

El comportamiento del total de las semillas bajo cada uno de los tratamientos y para cada una de las zonas se muestra en la Figura 4.4, en donde se ve que para ambas zonas el mayor porcentaje de germinación correspondió al tratamiento de sombra sin suelo. En ninguna de las dos zonas germinaron semillas dentro del tratamiento expuesto sin suelo y, en el caso de la zona perturbada, tampoco germinó ninguna semilla del tratamiento expuesto con suelo.

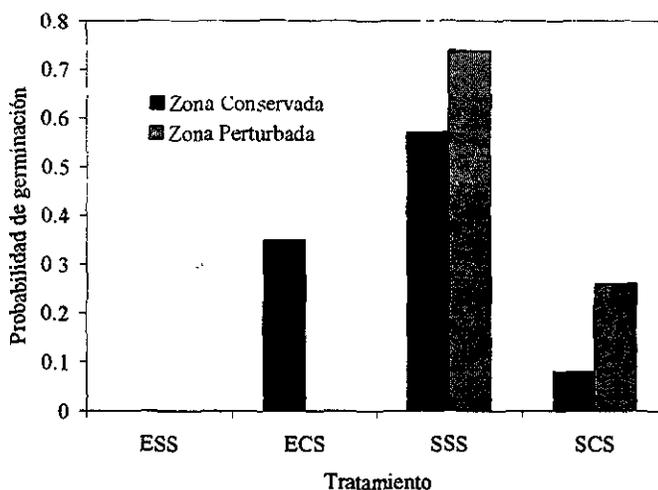


Figura 4.4 Germinación de semillas bajo diferentes tratamientos. Ambas zonas. Periodo 1997-1998. ESS = expuesto sin suelo, ECS = expuesto con suelo, SSS = sombra sin suelo, SCS = sombra con suelo

Para todos los tratamientos, la germinación se dio en forma quasi-sincrónica y la mayor parte de las semillas que germinaron lo hicieron entre los días 8-13 de haber sido sembradas. Es importante aclarar que el diseño experimental no permitió realizar una comparación estadística entre los diferentes tratamientos ni entre las zonas debido a que el número de semillas fue muy bajo y por lo tanto no pudieron hacerse suficientes repeticiones.

Los resultados obtenidos de la germinación en laboratorio del experimento de banco de semillas se encuentran en la Tabla 4 2, en la cual se ve que un porcentaje considerable de las semillas enterradas, germinó bajo condiciones de laboratorio

Tabla 4.2 Germinación de semillas enterradas por periodos de seis meses y un año

| Edad de las semillas enterradas | Número inicial de semillas | Número de semillas restantes al desenterrarlas | Número de semillas germinadas | Porcentaje de germinación con respecto al número total inicial |
|---------------------------------|----------------------------|--|-------------------------------|--|
| Seis meses | 200 | 166 | 120 | 60% |
| Un año | 200 | 160 | 84 | 42% |

4.4 Efectos del fuego

Recientemente ha habido un incremento importante en la frecuencia de incendios dentro de la reserva del Pedregal de San Angel. Estos incendios han afectado principalmente a la zona perturbada, aunque en 1998 se quemaron también algunos de los sitios de la zona conservada. En la Tabla 4.3 se presentan los efectos de la serie de incendios ocurridos entre febrero y marzo de 1998 sobre la mortalidad y fecundidad de la especie.

Tabla 4.3 Efecto del fuego sobre la mortalidad y fecundidad de *M. magnimamma*

| | Número de sitios quemados en la zona | Porcentaje de plantas quemada en la zona | Porcentaje de plantas quemadas que murieron | Porcentaje de plantas quemadas que se reprodujeron en 1997 y no volvieron a hacerlo en 1998 después del incendio |
|-----------------|--------------------------------------|--|---|--|
| Zona perturbada | 18 de 22 | 43% | 6% | 20% |
| Zona conservada | 6 de 25 | 20% | 27% | 30% |

4.5 Fecundidad

Conociendo el número de semillas por fruto y a partir del total de frutos producidos por cada categoría, pudo conocerse el número de semillas producidas dentro de cada categoría. Para el periodo 1996-1997 se consideró un solo número promedio de semillas por fruto para los frutos de ambas zonas, igual a 93. En el caso del periodo 1997-1998, se contaron separadamente las semillas de frutos producidos en la zona perturbada y en la

zona conservada; los promedios que se obtuvieron en este caso fueron de 75.4 semillas por fruto para la zona perturbada y 93.5 para la conservada.

Tanto los datos de producción de frutos como los de germinación, nos permitieron estimar el número de plántulas con los que cada planta contribuye según su categoría de tamaño (Tabla 4.4). Estos datos de fecundidad son los que se tomaron en cuenta para construir las matrices de proyección poblacional.

Tabla 4.4 Fecundidad por categoría dentro de cada zona y para cada periodo

Primer periodo (1996-1997)

| Categoría | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|----------------------------|---|------|------|------|------|------|------|
| Fecundidad zona conservada | 0 | 0 | 0.98 | 3.14 | 4.00 | 1.51 | 5.82 |
| Fecundidad zona perturbada | 0 | 0.07 | 0.38 | 0.55 | 0.34 | 0.63 | 1.13 |

Segundo periodo (1997-1998)

| Categoría | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|----------------------------|---|------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Fecundidad zona conservada | 0 | 2.22 | 13.90 | 19.40 | 21.73 | 25.57 | 41.48 |
| Fecundidad zona perturbada | 0 | 0 | 1.73 | 4.45 | 3.54 | 8.18 | 6.76 |

Para ambos periodos, la zona conservada fue la zona en la que los valores de fecundidad fueron más altos. Para una misma zona, entre periodos, tanto en la zona conservada como en la perturbada, la fecundidad fue mucho más elevada para el segundo periodo.

4.6 Sobrevivencia de plántulas

Para el periodo 1996-1997, los tres grupos de 40 plántulas sembrados se registraron en forma quincenal. El resultado de sobrevivencia para cada una de las zonas se muestra en la Tabla 4.5. Para ambas zonas, la mortalidad fue total 45 días después de que las plántulas fueron sembradas.

Tabla 4.5 Número de plantas sobrevivientes a lo largo del tiempo dentro de cada una de las zonas para 1997

| Día | 0 | 15 | 30 | 45 |
|------------------------|-----|----|----|----|
| Zona conservada | | | | |
| Lote 1 | 40 | 18 | 8 | 0 |
| Lote 2 | 40 | 16 | 9 | 0 |
| Lote 3 | 40 | 36 | 7 | 0 |
| Total | 120 | 70 | 24 | 0 |

| Zona perturbada | | | | |
|------------------------|------------|-----------|----------|----------|
| Lote 1 | 40 | 28 | 0 | 0 |
| Lote 2 | 40 | 26 | 9 | 0 |
| Lote 3 | 40 | 17 | 0 | 0 |
| Total | 120 | 71 | 9 | 0 |

El ajuste resultante de la gráfica del logaritmo natural de los valores lx de estas cohortes se muestra en la Figura 4.5.

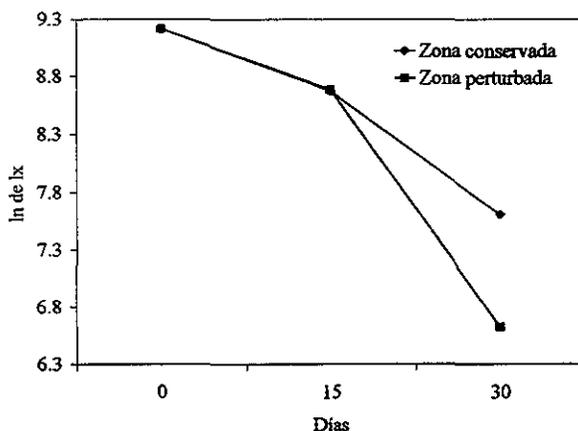


Figura 4.5 Sobrevivencia de plántulas en ambas zonas. Periodo 1996-1997. Los resultados del ajuste exponencial fueron los siguientes:

Zona conservada: $y = 9.32 e^{(-0.006x)}$ $R^2 = 0.95$. Zona perturbada: $y = 9.542 e^{(-0.011x)}$ $R^2 = 0.56$

Para el periodo 1997-1998, el promedio de la sobrevivencia de plántulas dentro de cada tratamiento se muestra en la Figura 4.6.

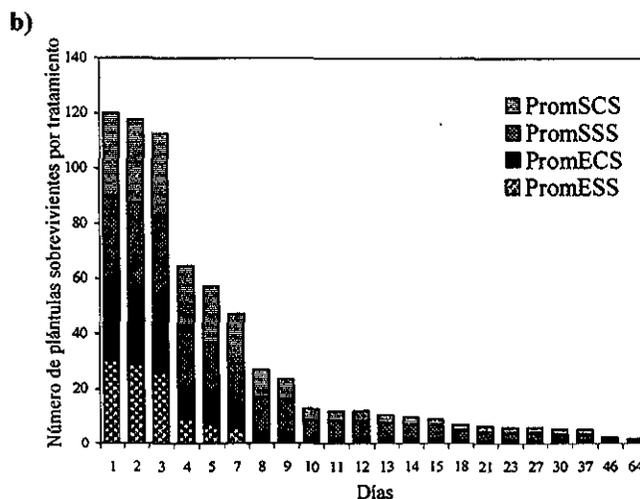
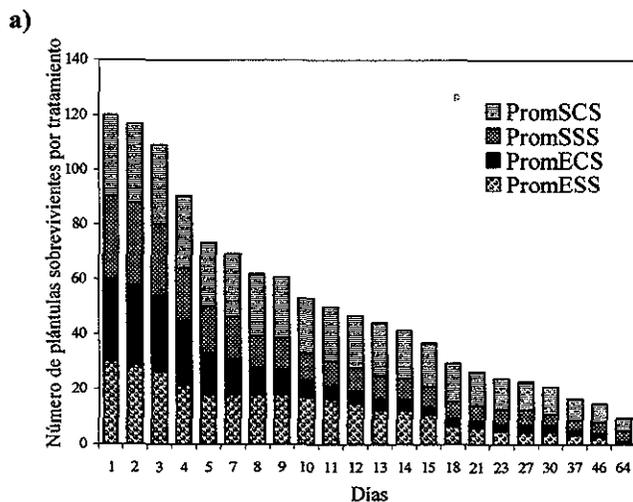


Figura 4.6. No. de plántulas sobrevivientes dentro de cada tratamiento a lo largo del tiempo. PromSCS = promedio tratamiento sombra con suelo. PromSSS = promedio sombra sin suelo. PromECS = promedio expuesto con suelo. PromESS = promedio expuesto sin suelo. a) Zona conservada 1997-1998, b) Zona perturbada 1997-1998.

En la zona conservada, los tratamientos con la mayor supervivencia de plántulas fueron, en primer lugar, el de sombra con suelo seguido por el de sombra sin suelo. Para el tratamiento expuesto sin suelo, todas las plántulas habían muerto para el día 46. En la zona

perturbada, todas las plántulas dentro del tratamiento expuesto sin suelo, habían muerto para el día 7 y para el día 64 sólo sobrevivieron plántulas dentro de los tratamientos sombra con suelo y expuesto con suelo. El experimento se siguió únicamente hasta el día 64, debido a que a partir del día 50 el número de plántulas sobrevivientes se estabilizó y se consideró la cifra obtenida como el valor final.

La Tabla 4.6 muestra los resultados estadísticos de la prueba de Peto y Peto, incluyendo únicamente tratamientos que resultaron significativamente distintos entre ellos a partir del análisis pareado de curvas de sobrevivencia.

Tabla 4.6 Tratamientos significativamente distintos según la comparación de curvas pareadas a través del análisis de Peto y Peto. ECS = expuesto con suelo, ESS = expuesto sin suelo, SCS = sombra con suelo, SSS = Sombra sin suelo.

| Zona conservada | | |
|------------------------|-------------------|--------------|
| Tratamiento | Valor de χ^2 | Valor de p |
| SCS vs ESS | 5.66 | < 0.025 |
| SCS vs ECS | 13.59 | < 0.001 |
| SCS vs SSS | 4.79 | < 0.037 |
| Zona Perturbada | | |
| Tratamiento | Valor de χ^2 | Valor de p |
| ESS vs ECS | 4.51 | < 0.030 |
| ESS vs SSS | 30.81 | < 0.001 |
| EES vs SCS | 33.87 | < 0.001 |
| ECS vs SCS | 6.62 | < 0.017 |
| ECS vs SCS | 5.53 | < 0.025 |

En la Figura 4.7 se presentan las curvas de sobrevivencia (sumando todas las plántulas de cada tratamiento) de ambas zonas. Dentro de la zona conservada, la mortalidad de plántulas fue menor y ocurrió de forma menos abrupta que en la zona perturbada.

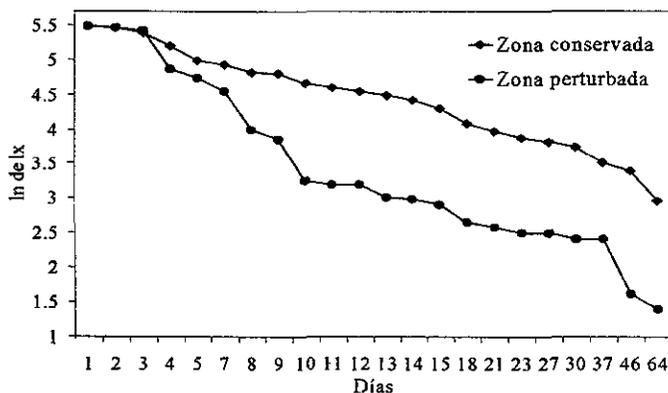


Figura 4.7 Curvas de supervivencia de plántulas en ambas zonas. Año 1998.
 Resultados del ajuste exponencial: Zona conservada: $y = 5.154 e^{(-0.01x)}$ $R^2 = 0.95$
 Zona perturbada: $y = 4.676 e^{(-0.022x)}$ $R^2 = 0.90$

Los resultados de esta sección nos permitieron estimar la probabilidad de supervivencia de plántulas, que representa la transición de la categoría de plántulas a la 2. Esto se calculó ajustando las curvas de supervivencia a una curva exponencial; en las ecuaciones resultantes del ajuste, el valor de x se sustituyó por 365 para conocer lo que ocurría en un año.

El porcentaje de individuos que pasan de la categoría 1 a la 2 varió entre periodos y entre zonas. Para el periodo 1996-1997, la probabilidad de transición a la categoría 2 fue de 0.003 para la zona conservada y de 0.001 para la perturbada. Para el segundo periodo, estos valores fueron de 0.1340 para la zona conservada y de 0.0015 para la perturbada.

4.7 Matrices de transición

A partir de los datos anteriores se construyeron cuatro matrices de proyección poblacional, dos para el primer periodo (z. conservada y perturbada) y otras dos para el segundo. Junto con las matrices (Tabla 4.7) se presentan los resultados del análisis matricial (vector de estructura estable de estados, vector de valor reproductivo y λ) así como los límites de confianza de λ .

Tabla 4.7 Matrices de transición para cada zona y para cada periodo. Los valores de fecundidad están marcados en negritas, las entradas de crecimiento están subrayadas y las probabilidades de permanecer dentro de la misma categoría, se muestran en itálicas.

- Zona conservada

1996-1997

$$\lambda = 0.9560 \pm 0.086$$

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | Vector de EET (w) | Vector de valor reproductivo (v) |
|---|---------------|---------------|---------------|---------------|-------------|---------------|---------------|-------------------|----------------------------------|
| 1 | 0 | 0 | 0.9830 | 3.143 | 4 | 1.518 | 5.825 | 0.8490 | 6.27E-05 |
| 2 | <u>0.0003</u> | <i>0.6129</i> | 0.0189 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.0009 | 0.201 |
| 3 | 0 | <u>0.3548</u> | <i>0.5094</i> | 0.0635 | 0 | 0 | 0 | 0.0021 | 0.195 |
| 4 | 0 | 0 | <u>0.4151</u> | <i>0.7619</i> | 0.2 | 0.0526 | 0 | 0.0094 | 0.180 |
| 5 | 0 | 0 | 0.0377 | <u>0.0952</u> | <i>0.35</i> | 0 | 0 | 0.0017 | 0.167 |
| 6 | 0 | 0 | 0.0189 | 0.0317 | <u>0.4</u> | <i>0.7368</i> | 0 | 0.0056 | 0.149 |
| 7 | 0 | 0 | 0 | 0.0159 | 0.05 | <u>0.2105</u> | <i>0.9474</i> | 0.1313 | 0.108 |

1997-1998

$$\lambda = 1.3325 \pm 0.174$$

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | | |
|---|--------------|--------------|----------------|---------------|---------------|---------------|---------------|----------|-------|
| 1 | 0 | 2.216 | 13.9010 | 19.397 | 21.731 | 25.572 | 41.483 | 0.8190 | 0.003 |
| 2 | <u>0.134</u> | <i>0.45</i> | 0.0784 | 0 | 0.0588 | 0 | 0 | 0.1281 | 0.034 |
| 3 | 0 | <u>0.2</u> | <i>0.6667</i> | 0.1566 | 0 | 0.0385 | 0 | 0.0409 | 0.111 |
| 4 | 0 | 0 | <u>0.1765</u> | <i>0.5904</i> | 0.2353 | 0.0385 | 0 | 0.0102 | 0.137 |
| 5 | 0 | 0 | 0 | <u>0.1084</u> | <i>0.4706</i> | 0.1154 | 0 | 0.0013 | 0.152 |
| 6 | 0 | 0 | 0 | 0.012 | <u>0.1176</u> | <i>0.6923</i> | 0.0385 | 0.0004 | 0.199 |
| 7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | <u>0.0385</u> | <i>0.923</i> | 4.12E-05 | 0.362 |

- Zona perturbada

1996-1997

$$\lambda = 0.9668 \pm 0.095$$

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | | |
|---|---------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|---------------|----------|----------|
| 1 | 0 | 0.07 | 0.38 | 0.55 | 0.34 | 0.63 | 1.13 | 0.5386 | 1.69E-05 |
| 2 | <u>0.0001</u> | <i>0.27</i> | 0.01 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7.80E-05 | 0.164 |
| 3 | 0 | <u>0.55</u> | <i>0.29</i> | 0.03 | 0 | 0 | 0 | 6.66E-05 | 0.177 |
| 4 | 0 | 0.10 | <u>0.56</u> | <i>0.24</i> | 0 | 0 | 0 | 6.25E-05 | 0.169 |
| 5 | 0 | 0 | 0.09 | <u>0.36</u> | <i>0.15</i> | 0 | 0 | 3.56E-05 | 0.172 |
| 6 | 0 | 0 | 0.04 | 0.27 | <u>0.85</u> | <i>0.54</i> | 0 | 1.16E-04 | 0.165 |
| 7 | 0 | 0 | 0 | 0.06 | 0 | <u>0.46</u> | <i>0.9667</i> | 0.4611 | 0.153 |

1997-1998

$$\lambda = 0.9448 \pm 0.099$$

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | | |
|---|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|---------|
| 1 | 0 | 0 | 1.732 | 4.452 | 3.542 | 8.182 | 6.757 | 0.8321 | 2.04E-4 |
| 2 | 0.0015 | 0.5789 | 0.0377 | 0.0357 | 0 | 0 | 0 | 0.0102 | 0.129 |
| 3 | 0 | 0.2105 | 0.6226 | 0.25 | 0.0476 | 0 | 0 | 0.0347 | 0.148 |
| 4 | 0 | 0.1053 | 0.2264 | 0.5536 | 0.1429 | 0.0645 | 0 | 0.0325 | 0.155 |
| 5 | 0 | 0 | 0.0189 | 0.0893 | 0.5714 | 0.1613 | 0 | 0.0176 | 0.205 |
| 6 | 0 | 0 | 0.0189 | 0 | 0.2381 | 0.5484 | 0.0455 | 0.0185 | 0.195 |
| 7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.1935 | 0.8810 | 0.0545 | 0.168 |

En las matrices anteriores puede verse que los valores de fecundidad son, por lo general, mayores a uno. Esto se debe a que representan el número de nuevos individuos producidos, en promedio, por cada planta de cada categoría. Por el contrario, los valores de transición son siempre menores a la unidad, puesto que son valores que indican la probabilidad de que un organismo se quede dentro de la misma categoría, regrese a categorías anteriores o transite a categorías siguientes.

Los valores de fecundidad fueron mayores, para ambos periodos, en la zona conservada que en la perturbada. Por otro lado, la fecundidad resultó ser mayor para el segundo periodo (1997-1998) en ambas zonas, lo cual estuvo dado por una mayor probabilidad de germinación en el periodo 97-98, obtenida a partir de los experimentos de campo.

Los valores de transición mostraron que, en general, la mayor parte de los organismos se queda dentro de la misma categoría, aunque un número importante pasa a la categoría inmediatamente posterior. Únicamente para la matriz correspondiente al primer periodo para la zona perturbada, las probabilidades de crecimiento fueron mayores que las de permanencia dentro de la misma categoría.

En todos los casos las probabilidades de transición de la categoría 1 a la 2, fueron extremadamente bajas. En ambos periodos la mortalidad de plántulas resultó ser mayor en la zona perturbada que para la conservada. Dentro de cada una de las zonas, la mortalidad en esta categoría fue mayor para el primer periodo que para el segundo. La sobrevivencia

en las categorías subsecuentes resultó muy alta y en muchos casos no se registraron muertes.

Los valores de λ fueron en casi todos los casos cercanos a uno, aunque, al tomar en cuenta los intervalos de confianza de λ , estos no son significativamente distintos a la unidad. Solamente en la zona conservada y para el segundo periodo se observó un valor de lambda significativamente distinto de uno. Este incremento en lambda está dado por una menor mortalidad de plántulas y una mayor fecundidad para este periodo en la zona conservada.

Los vectores de estructura estable de tamaños presentan, en todos los casos, el mayor porcentaje de los individuos dentro de la primera categoría (que corresponde a una categoría estimada) y, en general, las categorías siguientes están muy poco representadas. Sin embargo, para el primer periodo, en ambas zonas hay también un porcentaje importante de individuos en la última categoría.

Los vectores de estructura estable de tamaños fueron comparados contra los vectores de estructura poblacional observada para cada año. Esta comparación mostró diferencias significativas entre el vector de 1997 de la zona conservada y su correspondiente vector de estructura estable (1996-1997) ($G = 66.69$, $p < 0.001$), así como entre el vector de 1998 y el vector de estructura estable obtenido ($G = 63.53$, $p < 0.001$) (Figura 4.10). Para la zona perturbada, la estructura poblacional observada en 1997 difirió nuevamente del de estructura estable ($G = 233.43$, $p < 0.001$); sin embargo, el vector de 1998 no resultó significativamente distinto al de estructura estable derivado del análisis matricial (1997-1998) ($G = 3.98$, $p > 0.5$) (Fig. 4.8).

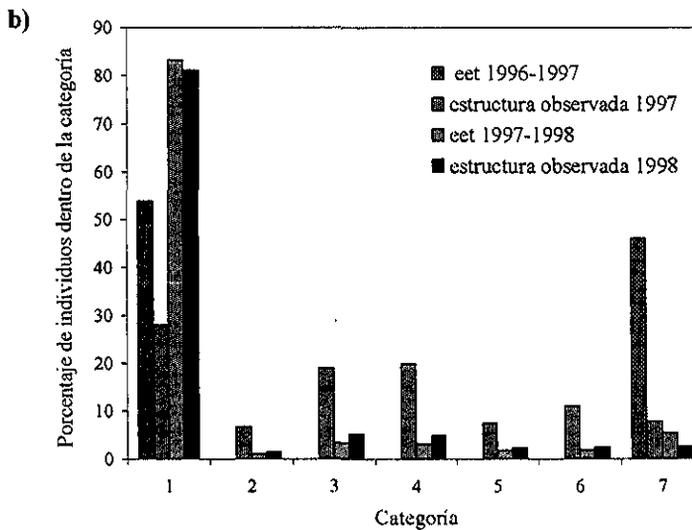
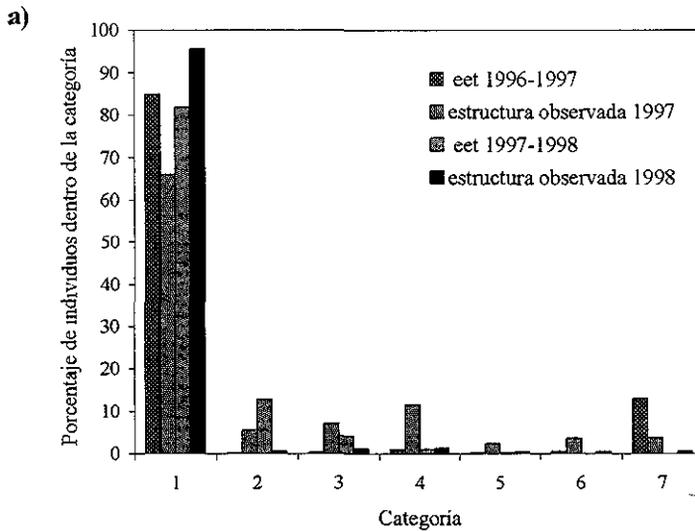


Figura 4.8 Vectores de la estructura poblacional observada y vectores de estructura estable de tamaños. a) Zona conservada, b) Zona perturbada.

En cuanto a los vectores de valor reproductivo, los resultados son muy similares para los dos periodos y para ambas zonas. En todos los casos el menor valor corresponde al de los individuos de la primera categoría y las categorías subsecuentes tienen valores muy

similares, que van de alrededor de 0.1 a 0.2. Es importante recordar que el valor reproductivo se calcula a partir de la capacidad actual de reproducción y las probabilidades de reproducción en el futuro. Dado que la categoría de plántulas no se reproduce, su valor reproductivo actual es nulo; al mismo tiempo, debido a que la mortalidad dentro de esta categoría es muy elevada, las probabilidades de reproducción futuras son también muy bajas, ya que son muy pocos los individuos que sobrevivirán y llegarán a las categorías reproductivas.

4.8 Matrices de sensibilidad y elasticidad

Las matrices de sensibilidad correspondientes a ambas zonas y a ambos periodos se muestran en la Tabla 4.8.

Tabla 4.8 Matrices de sensibilidad. El valor más alto se encuentra en negritas mientras que el menor está subrayado. Los valores que corresponden a probabilidades de transición reales, se muestran en *itálicas*.

- Zona conservada

1996-1997

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|--------------|-----------------|----------|----------|----------|----------|----------|
| 1 | 0.003 | <u>3.09E-06</u> | 7.63E-06 | 3.35E-05 | 6.07E-06 | 1.98E-05 | 4.68E-04 |
| 2 | 9.660 | 0.010 | 0.024 | 0.107 | 0.019 | 0.063 | 1.495 |
| 3 | 9.420 | 0.010 | 0.024 | 0.104 | 0.019 | 0.062 | 1.457 |
| 4 | 8.650 | 0.009 | 0.022 | 0.100 | 0.017 | 0.057 | 1.339 |
| 5 | 8.070 | 0.008 | 0.020 | 0.089 | 0.016 | 0.053 | 1.248 |
| 6 | 7.190 | 0.007 | 0.018 | 0.080 | 0.014 | 0.047 | 1.112 |
| 7 | 5.200 | 0.003 | 0.013 | 0.058 | 0.010 | 0.034 | 0.804 |

1997-1998

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|---------------|-------|-------|-------|----------|----------|-----------------|
| 1 | 0.208 | 0.032 | 0.010 | 0.003 | 3.40E-04 | 1.11E-04 | <u>1.05E-05</u> |
| 2 | 2.069 | 0.324 | 0.103 | 0.026 | 0.003 | 0.001 | 1.04E-04 |
| 3 | 6.824 | 1.067 | 0.341 | 0.085 | 0.011 | 0.004 | 3.44E-04 |
| 4 | 8.442 | 1.320 | 0.421 | 0.105 | 0.014 | 0.004 | 4.25E-04 |
| 5 | 9.362 | 1.464 | 0.467 | 0.116 | 0.015 | 0.005 | 4.71E-04 |
| 6 | 12.250 | 1.916 | 0.612 | 0.152 | 0.020 | 0.007 | 6.17E-04 |
| 7 | 22.222 | 3.475 | 1.109 | 0.276 | 0.036 | 0.012 | 0.001 |

- Zona perturbada

1996-1997

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| 1 | 1.29E-04 | 1.87E-08 | 1.59E-08 | 1.50E-08 | 8.52E-09 | 2.78E-08 | 1.10E-04 |
| 2 | 1.246 | 1.81E-04 | 1.54E-04 | 1.45E-04 | 8.24E-05 | 2.69E-04 | 1.067 |
| 3 | 1.349 | 1.95E-04 | 1.67E-04 | 1.57E-04 | 8.91E-05 | 2.91E-04 | 1.154 |
| 4 | 1.284 | 1.86E-04 | 1.59E-04 | 1.49E-04 | 8.49E-05 | 2.77E-04 | 1.100 |
| 5 | 1.309 | 1.90E-04 | 1.62E-04 | 1.52E-04 | 8.65E-05 | 2.83E-04 | 1.120 |
| 6 | 1.257 | 1.82E-04 | 1.56E-04 | 1.46E-04 | 8.31E-05 | 2.72E-04 | 1.077 |
| 7 | 1.167 | 1.69E-04 | 1.44E-04 | 1.35E-04 | 7.71E-05 | 2.52E-04 | 0.999 |

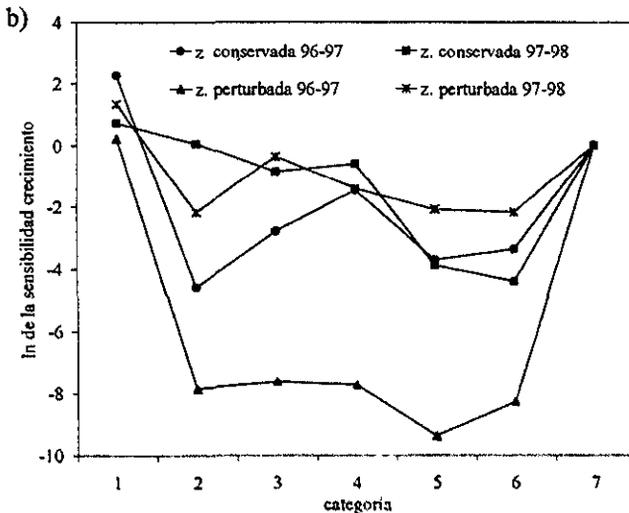
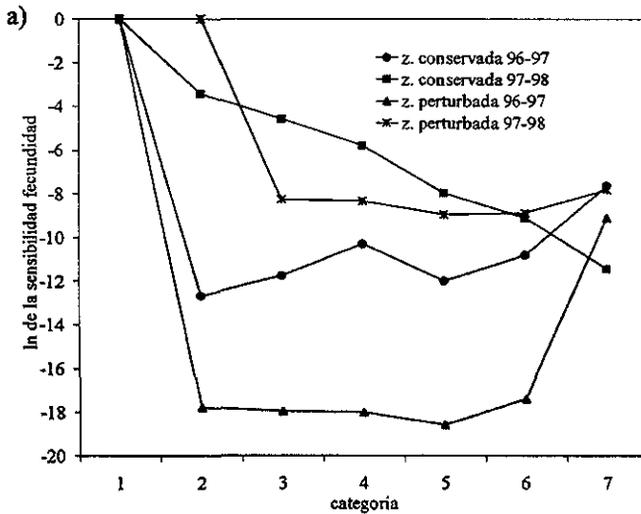
1997-1998

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| 1 | 6.08E-03 | 7.45E-05 | 2.53E-04 | 2.37E-04 | 1.28E-04 | 1.35E-04 | 3.98E-04 |
| 2 | 3.837 | 0.047 | 0.160 | 0.150 | 0.081 | 0.085 | 0.251 |
| 3 | 4.396 | 0.054 | 0.183 | 0.171 | 0.093 | 0.098 | 0.288 |
| 4 | 4.603 | 0.056 | 0.192 | 0.180 | 0.097 | 0.102 | 0.302 |
| 5 | 6.081 | 0.074 | 0.253 | 0.237 | 0.128 | 0.135 | 0.398 |
| 6 | 5.801 | 0.071 | 0.242 | 0.226 | 0.122 | 0.129 | 0.380 |
| 7 | 4.991 | 0.061 | 0.208 | 0.195 | 0.105 | 0.111 | 0.327 |

Aunque en las matrices anteriores, los valores de sensibilidad más altos correspondieron a los de crecimiento de plántulas a categorías posteriores (sobre todo aquéllos que implican crecimiento rápido al “saltarse” una o dos categorías), la mayor parte de estos valores no corresponden a valores reales de la matriz de transición. Al eliminar los valores que no se observan en la matriz original, se encontró que para la zona perturbada en ambos periodos (1996-1997 y 1997-1998) y para la zona conservada durante el primer periodo (1996-1997), los valores de sensibilidad más altos fueron los correspondientes al crecimiento, principalmente de la categoría de plántulas a la categoría 2. La sobrevivencia y permanencia dentro de la categoría resultó también importante, sobre todo en el caso de los individuos de la última categoría. El valor de la retrogresión resultó mas bajo, aunque no tanto como el valor correspondiente a la reproducción. En el caso de la matriz de la zona conservada para el segundo periodo, los mayores valores de sensibilidad también fueron los correspondientes al crecimiento (y nuevamente el valor más alto es el correspondiente a la transición de la categoría 1 a la 2), sin embargo, en este caso el valor de retrogresión resultó

ligeramente mayor al de permanencia, mientras que el valor de fecundidad nuevamente resultó ser el más pequeño.

En las matrices de sensibilidad pueden aparecer valores que no corresponden a transiciones reales en la matriz de transiciones original; si estos valores son eliminados y solo se dejan valores reales, puede conocerse la sensibilidad de λ a cambios en cada uno de los procesos demográficos (crecimiento, fecundidad, retrogresión y estasis) como función de cada clase de tamaño (Caswell, 1989) (Fig. 4.9)



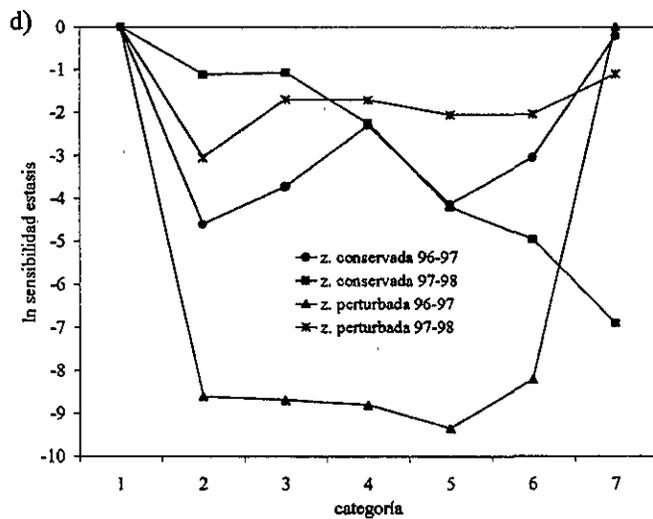
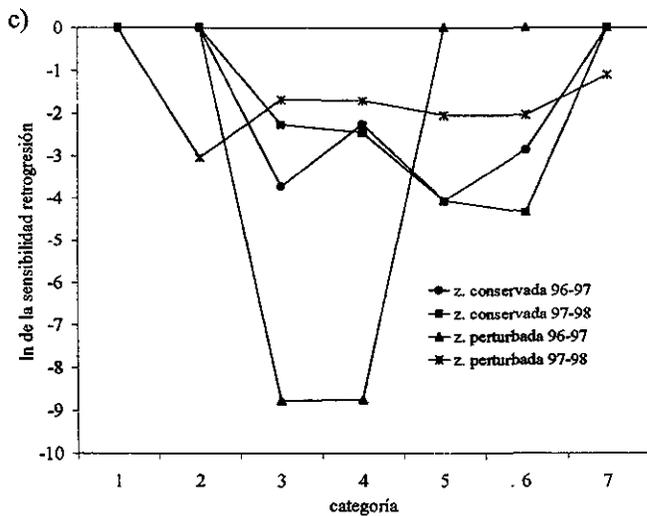


Figura 4.9 Sensibilidad de λ por clase de tamaño a cambios en a) fecundidad, b) crecimiento, c) retroregresión y c) estasis para cada una de las zonas (conservada y perturbada) y cada periodo (1996-1997 y 1997-1998). Los valores de cero corresponden a transiciones que no se presentaron en la categoría.

En las gráficas anteriores, se observa que de todos los procesos demográficos, la retrogresión y el crecimiento son los que presentan mayores valores de sensibilidad, mientras que los valores menores corresponden a los de fecundidad. La zona perturbada durante el primer periodo (96-97) es la que tiene los menores valores de sensibilidad y, en general, los mayores valores corresponden a los de esta misma zona pero para el segundo periodo (97-98). En los casos anteriores, la sensibilidad de cada proceso y para cada categoría se mantiene relativamente constante a lo largo del tiempo. Por otro lado, la sensibilidad por categoría en el caso de la zona conservada no es tan constante. En esta zona para el primer periodo (96-97), la sensibilidad se incrementa para las categorías intermedias (categoría 4) y es ligeramente menor en las categorías anteriores y posteriores. Para esta misma zona pero en el segundo periodo (97-98), la sensibilidad es alta en las primeras categorías y va disminuyendo en las categorías posteriores (ver gráficas a y d, Fig. 4.9).

Las matrices de elasticidad se muestran en la Tabla 4.9. Dado que la elasticidad representa la sensibilidad proporcional de cada entrada de la matriz al valor de lambda, dentro de una matriz de este tipo, aparecerán solamente aquellas entradas que en la matriz original tengan valores mayores a cero.

Tabla 4.9 Matrices de elasticidad. Los valores más altos están en negritas y los valores menores están subrayados

• Zona Conservada

1996-1997

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|-------|-------|-----------------|----------|----------|----------|-------|
| 1 | 0 | 0 | <u>7.84E-06</u> | 1.10E-04 | 2.54E-05 | 3.15E-05 | 0.003 |
| 2 | 0.003 | 0.006 | 4.82E-04 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 3 | 0 | 0.004 | 0.013 | 0.007 | 0 | 0 | 0 |
| 4 | 0 | 0 | 0.009 | 0.076 | 0.004 | 0.003 | 0 |
| 5 | 0 | 0 | 8.03E-04 | 0.009 | 0.006 | 0 | 0 |
| 6 | 0 | 0 | 3.59E-04 | 0.003 | 0.006 | 0.036 | 0 |
| 7 | 0 | 0 | 0 | 9.59E-04 | 5.46E-04 | 0.007 | 0.797 |

1997-1998

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|-------|-------|-------|-------|----------|----------|----------|
| 1 | 0 | 0.054 | 0.108 | 0.038 | 0.005 | 0.002 | 3.26E-04 |
| 2 | 0.208 | 0.109 | 0.006 | 0 | 1.49E-04 | 0 | 0 |
| 3 | 0 | 0.160 | 0.170 | 0.010 | 0 | 1.06E-04 | 0 |
| 4 | 0 | 0 | 0.056 | 0.046 | 0.002 | 1.31E-04 | 0 |
| 5 | 0 | 0 | 0 | 0.009 | 0.005 | 4.34E-04 | 0 |
| 6 | 0 | 0 | 0 | 0.001 | 0.002 | 0.003 | 1.78E-05 |
| 7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3.44E-04 | 7.75E-04 |

• Zona Perturbada

1996-1997

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| 1 | 0 | 1.37E-09 | 6.24E-09 | 8.51E-09 | 3.00E-09 | 1.80E-08 | 1.29E-04 |
| 2 | 1.29E-04 | 4.95E-05 | 2.12E-06 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 3 | 0 | 1.11E-04 | 5.06E-05 | 4.91E-06 | 0 | 0 | 0 |
| 4 | 0 | 1.96E-05 | 9.21E-05 | 3.74E-05 | 0 | 0 | 0 |
| 5 | 0 | 0 | 1.56E-05 | 5.71E-05 | 1.38E-05 | 0 | 0 |
| 6 | 0 | 0 | 6.44E-06 | 4.12E-05 | 7.28E-05 | 1.51E-04 | 0 |
| 7 | 0 | 0 | 0 | 8.49E-06 | 0 | 1.20E-04 | 0.999 |

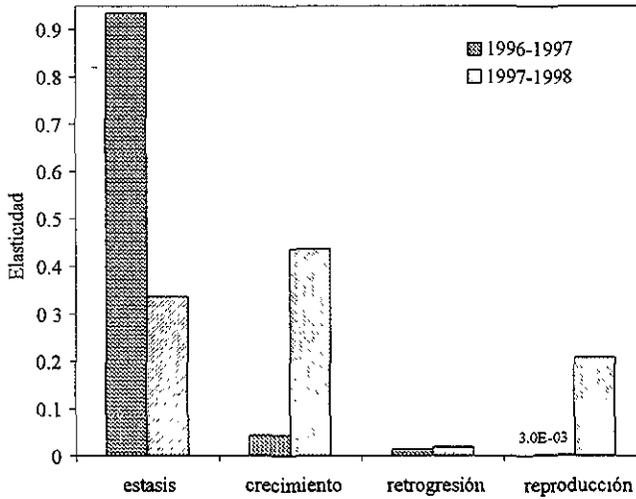
1997-1998

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|-------|-------|----------|-------|----------|-------|-------|
| 1 | 0 | 0 | 4.65E-04 | 0.001 | 4.81E-04 | 0.001 | 0.003 |
| 2 | 0.006 | 0.029 | 0.006 | 0.006 | 0 | 0 | 0 |
| 3 | 0 | 0.012 | 0.121 | 0.045 | 0.005 | 0 | 0 |
| 4 | 0 | 0.006 | 0.046 | 0.105 | 0.015 | 0.007 | 0 |
| 5 | 0 | 0 | 0.005 | 0.022 | 0.078 | 0.023 | 0 |
| 6 | 0 | 0 | 0.005 | 0 | 0.031 | 0.075 | 0.018 |
| 7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.023 | 0.305 |

La suma de todos los valores de elasticidad es igual a la unidad (de Kroon *et al.* 1986). Así, los valores de elasticidad correspondientes a las distintas fases del ciclo de vida de un organismo (reproducción, estasis, crecimiento y retrogresión), pueden ser sumados

para conocer la contribución que cada una de estas fases o procesos demográficos tiene sobre el valor de lambda (Fig. 4.10).

a)



b)

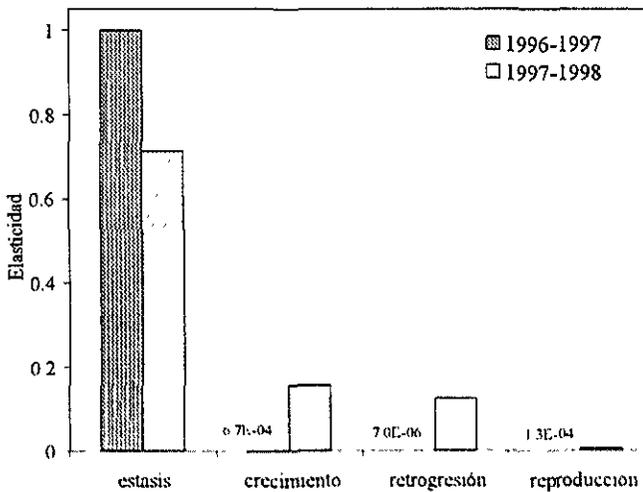
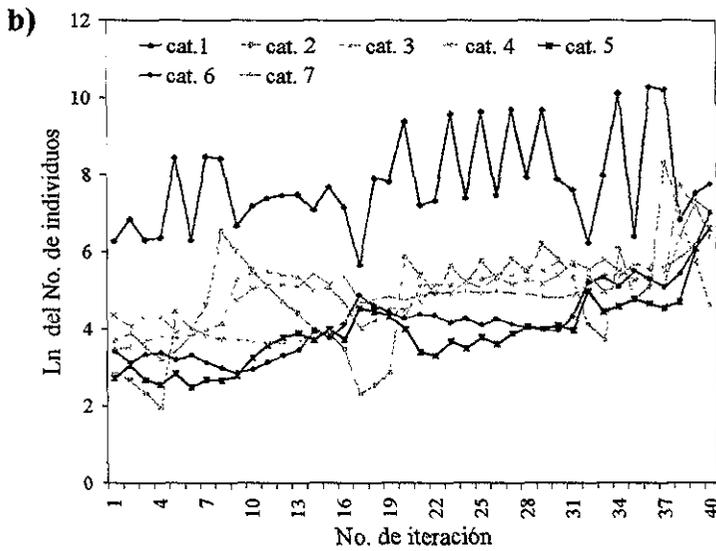
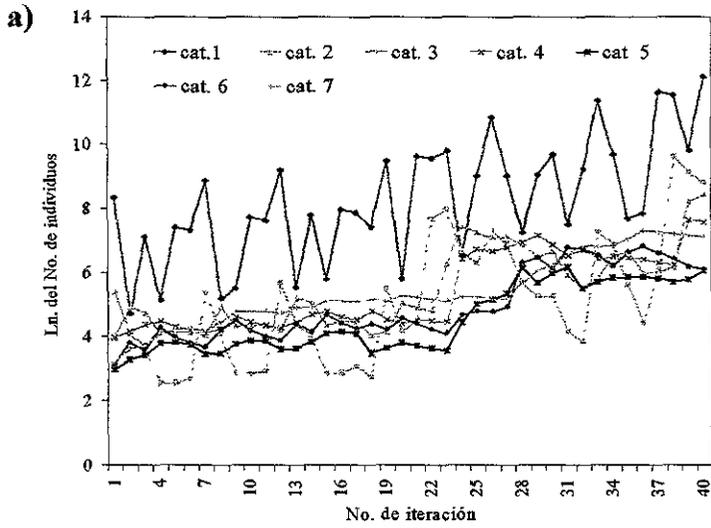


Figura 4.10 Valores de elasticidad de cada proceso demográfico al valor de lambda. a) Zona conservada, b) Zona perturbada.

Como puede verse en las figuras anteriores, en la mayoría de los casos el valor de λ depende principalmente de la estasis o persistencia de los individuos en su misma categoría, sobre todo los de la última categoría. Para la zona conservada en el primer periodo, la estasis representa el 93% del valor de la elasticidad total. Para la zona perturbada el valor de la estasis fue de 99% para el primer periodo y de 71% para el segundo. La matriz de la zona conservada para el segundo periodo, es la única matriz en donde el valor de λ se encuentra por arriba de uno. En el caso de esta matriz, las entradas de crecimiento fueron las que contribuyeron en mayor medida al valor de la elasticidad total, con un 44% por sobre un 33% correspondiente a la estasis. Esta matriz fue la única en la cual el valor de la elasticidad correspondiente a la reproducción fue también importante (20%); para las otras tres matrices, las entradas de reproducción contribuyeron con menos del 1% de la elasticidad total.

4.9 Estocasticidad

El vector inicial utilizado para estos análisis fue un vector promedio construido a partir de los cuatro vectores de estructura poblacional observados (1997, 1998, zona conservada y zona perturbada). El comportamiento de la población al iterar este vector inicial contra las cuatro matrices de proyección poblacional escogidas de manera aleatoria, varía en cada repetición o serie de 40 iteraciones, sin embargo existen similitudes entre ellas. En la Figura 4.11 se presentan cuatro ejemplos para dar una idea del tipo de cambios numéricos que se producen a lo largo de las 40 iteraciones, escogiendo la matriz a iterar de manera aleatoria.



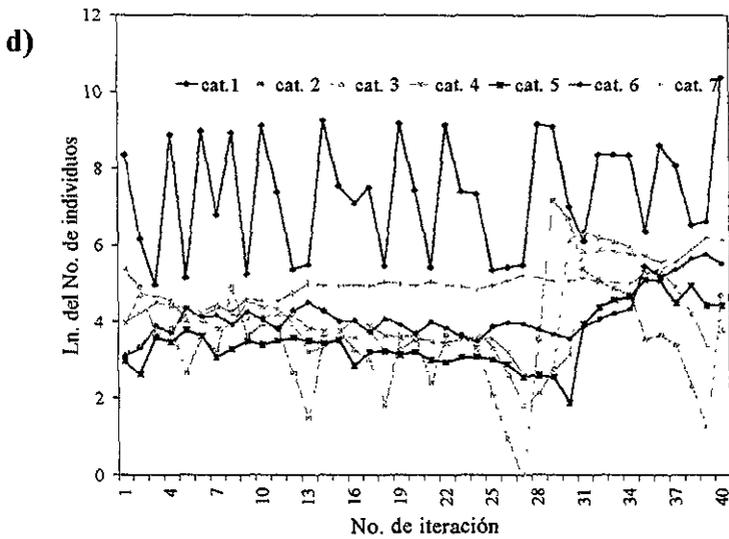
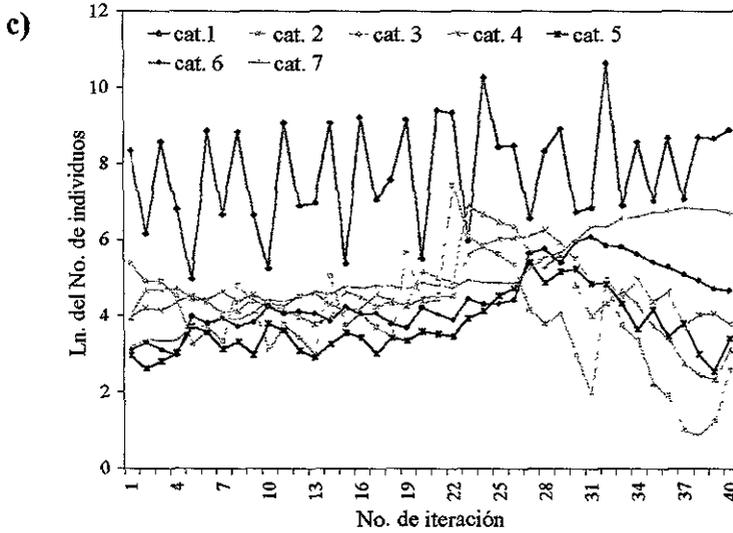


Figura 4.11 Simulación del comportamiento numérico de la población (subdividida en 7 categorías de tamaño) a través del tiempo incluyendo el efecto de estocasticidad. a) repetición 1, b) repetición 2, c) repetición 3 y d) repetición 4

La mayor parte de los individuos que componen a la población a través del tiempo en todas las repeticiones, se encuentra dentro de la categoría 1 (Fig. 4.11). Esta categoría es la que más varía entre una iteración y la siguiente. Las categorías 2, 3 y 4 también tienen variaciones importantes como resultado de las variaciones dentro de la categoría 1. La categoría 7 es, en todos los casos, la categoría más estable y muestra un crecimiento lento y constante. Las variaciones en el tamaño poblacional a través del tiempo están dadas por variaciones en el número de plántulas (categoría 1) establecidas cada año, mientras que los cambios numéricos en el resto de las categorías son menos abruptos.

4.9.1 Vector de estructura de tamaños a la iteración 40

La comparación entre el vector promedio de las estructuras poblacionales observadas contra el vector promedio de los cuatro vectores de estructura estable de tamaños (obtenidos por el análisis determinístico) y, el vector resultante de las 100 repeticiones al azar (ver sección 3.3.1) se muestra en la Figura 4.12.

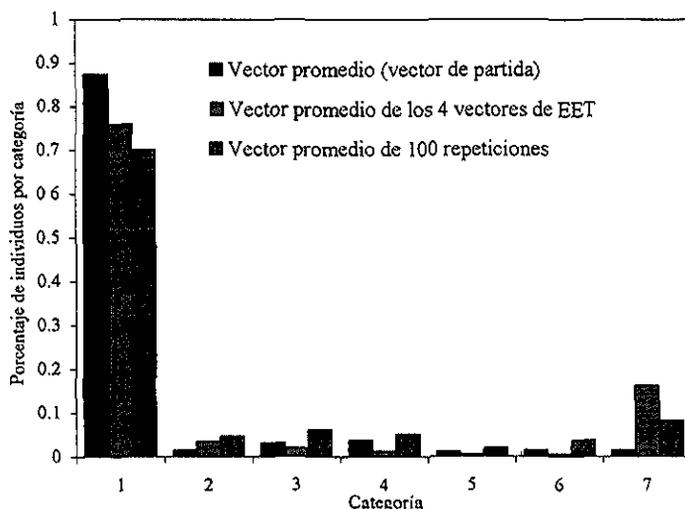


Figura 4.12 Vectores obtenidos a través de análisis determinísticos y estocásticos

Aunque en todos los casos el mayor porcentaje de individuos corresponde a la categoría 1, la prueba de G mostró diferencias significativas entre el vector de partida y el vector promedio de estructura estable de tamaños obtenido por el método determinista ($G =$

30.77, $p < 0.001$), así como entre el vector de partida y el vector resultante de 100 repeticiones ($G = 19.98$, $p < 0.005$). La comparación entre el vector de eet y el vector resultante de las 100 repeticiones no se llevó a cabo debido a que existen diferencias importantes entre los modelos determinísticos y los modelos estocásticos. Por una parte, el vector eet se obtiene a través del análisis determinístico cuando la población ha convergido a una estructura estable. Por otro lado, en el método estocástico en cada iteración se utiliza una matriz distinta y por lo tanto esta estabilidad no se alcanza nunca. Por lo anterior, en el sentido estricto, los vectores resultantes de ambos análisis no pueden interpretarse de la misma manera y la comparación entre ellos no resulta válida.

4.9.2 Tasa de crecimiento poblacional

El valor de la tasa de crecimiento poblacional se obtuvo haciendo 25 repeticiones del proceso de 40 iteraciones al azar. El comportamiento numérico promedio de cada categoría a lo largo de las cuarenta iteraciones, se ve en la Figura 4.13.

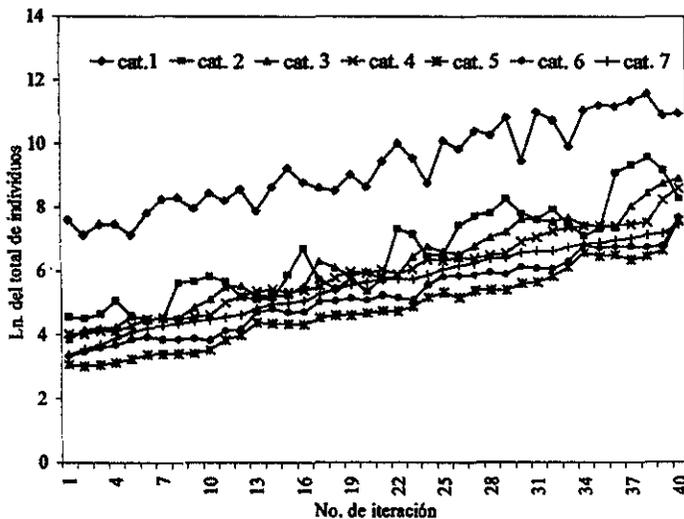


Figura 4.13 Promedio del número de individuos de cada categoría a lo largo de 40 iteraciones

El comportamiento numérico general es similar al visto en la Figura 4.13, pero amortiguado ya que en este caso cada punto representa el promedio de 25 repeticiones. La

categoría 1 es la que contiene el mayor porcentaje de individuos y la que más varía a través del tiempo. La categoría más estable es, nuevamente, la categoría 7.

La gráfica resultante del promedio (obtenido a partir de las 25 repeticiones) del número total de individuos a lo largo de las 40 iteraciones, se muestra en la Figura 4.14.

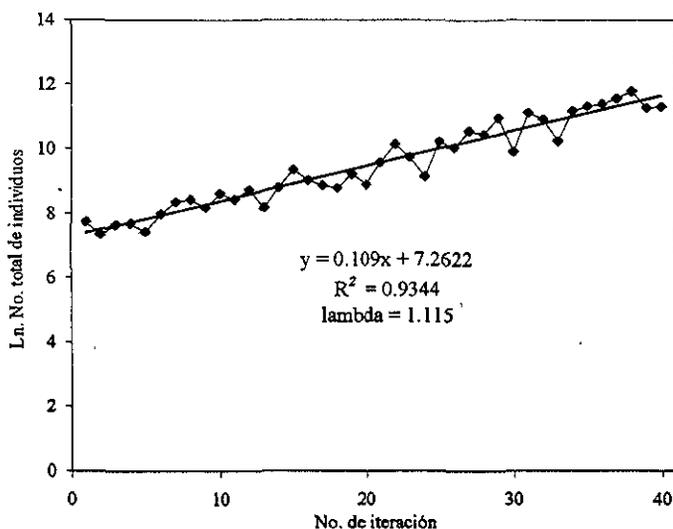


Figura 4.14 Promedio del total de individuos a lo largo de 40 iteraciones al azar

En la ecuación resultante del ajuste lineal, se muestra el valor de la pendiente (0.109). El e^r de este valor, indica la tasa de crecimiento de la población (λ) bajo condiciones de estocasticidad. Este nuevo valor de lambda indica que la población, como un todo y dadas las variaciones que pueden darse en su comportamiento demográfico a través del tiempo, se encuentra creciendo a una tasa de 0.109 individuos por cada individuo existente por año, es decir, anualmente, la población se multiplica 1.1 veces.

CAPITULO 5

DISCUSION

5.1 Comportamiento demográfico de *Mammillaria magnimamma*

Los resultados de este trabajo muestran que las fases tempranas del ciclo de vida son las fases más críticas para *Mammillaria magnimamma*. En este sentido, esta especie se asemeja a cactáceas como *Carnegiea gigantea*, *Lophocereus schottii*, *Ferocactus cylindraceus* y *Neobuxbaumia macrocephala* entre otras, en donde también se observa una alta mortalidad en semillas y plántulas (Steenbergh y Lowe, 1983; Parker, 1989, Bowers, 1997; Esparza Olguín; 1998). Aunque en condiciones de laboratorio las semillas tienen un porcentaje de germinación muy alto (95% Ruedas, 1999), en los experimentos de campo la germinación fue muy reducida. En el caso de la sobrevivencia de plántulas, los experimentos mostraron que la mayor parte de las plántulas sembradas en condiciones naturales murió durante las primeras semanas de vida. Los resultados anteriores fueron distintos entre ambas zonas y en ambos años de estudio. El porcentaje de semillas germinadas y la supervivencia de plántulas resultó menor, en ambos periodos, en la zona perturbada. Esta zona se caracteriza por tener una cubierta vegetal escasa y poco suelo, que son dos factores que influyen de manera determinante sobre la cantidad de humedad disponible. Dado que la disponibilidad de agua es el factor fundamental tanto para la germinación como para la sobrevivencia de las plántulas, las diferencias en este aspecto entre las dos zonas podrían explicar las diferencias en el comportamiento de las fases tempranas de *M. magnimamma*.

Las diferencias en los resultados anteriores entre los dos periodos (1997 y 1998) pueden deberse, por una parte, a que ambos años fueron climáticamente muy distintos. El año de 1998 fue particularmente húmedo, ya que coincidió con la presencia del fenómeno del Niño. Según las observaciones del Instituto de Geografía de la UNAM, en Ciudad Universitaria se reportaron a lo largo de 1997, 744.1 mm de lluvia mientras que para 1998, hubo un total de 907.2 mm. En algunos trabajos que reportan las observaciones hechas a lo largo de varios años, se ha mostrado que para algunas especies de cactáceas como *F. cylindraceus* y *C. gigantea*, los periodos con mayores niveles de humedad (y en particular aquellos que han coincidido con el fenómeno del Niño), son también los periodos donde la

germinación de semillas y el establecimiento de plántulas ha resultado mayor (Bowers, 1997, Pierson y Turner, 1998).

De igual manera, las diferencias en el diseño experimental entre ambos años pudieron influir en la variación de los resultados de fecundidad y sobrevivencia de plántulas. Los experimentos del segundo periodo (1998) fueron más rigurosos, involucraron un mayor número de repeticiones y el seguimiento fue más continuo. En este segundo periodo se colocó una malla que impidió que tanto las plántulas como las semillas fueran acarreadas por el agua o el viento y se perdieran sin ser contabilizadas. Por otra parte, en ambos periodos las fechas en las que se llevaron a cabo los experimentos fueron distintas. Para el primer periodo (1997) la siembra de semillas y plántulas se hizo en abril, lo que coincide con la temporada seca, mientras que los experimentos del segundo periodo se llevaron a cabo en agosto, lo que corresponde a la temporada de lluvias.

Lo anterior hace que las estimaciones sean poco confiables y esto nos obliga a analizar todos nuestros resultados en forma cautelosa. Sin embargo, el hecho de que en ambos periodos la probabilidad de germinación y de sobrevivencia de plántulas fuera menor para la zona perturbada que para la conservada; nos permite pensar que ambas zonas tienen condiciones microambientales distintas y que esto produce a su vez diferencias en el comportamiento demográfico de las poblaciones. Por otro lado, a pesar de las diferencias metodológicas, existe una variación natural en las condiciones ambientales a lo largo del tiempo, lo que lleva a que los resultados en las probabilidades de germinación y sobrevivencia cambien entre un periodo y otro. En cierta forma, las diferencias en las probabilidades (entre años y zonas) podrían interpretarse como el resultado de esta variabilidad.

El número de frutos producidos por planta, disminuyó (en ambas zonas) de manera importante para 1998 en comparación con 1997. Esto pudo ser el resultado de los incendios de febrero y marzo de 1998. Suponemos que la disminución en la producción de frutos en ambas zonas, pudo deberse a que las plantas quemadas tuvieron que asignar una mayor proporción de los recursos a la sobrevivencia y al crecimiento y no a la reproducción. En ambas zonas, un alto porcentaje de las plantas que se quemaron en 1998 se habían reproducido en 1997 y no volvieron a hacerlo después del incendio (ver sección 4.4).

El número de frutos producidos se vio también influido por el tamaño de las plantas. Por lo general, para comenzar a reproducirse, las plantas necesitaron alcanzar un tamaño mínimo de alrededor de 4.5 cm de diámetro total para la zona perturbada y de 5.5 para la conservada. El número promedio de frutos por planta aumentó con el tamaño en la mayoría de los casos, de tal manera que las últimas categorías resultaron ser las que contribuyeron en mayor medida a la fecundidad.

En cuanto a la formación de un banco de semillas, los resultados muestran que un gran porcentaje de las semillas de *M. magnimamma* pueden mantenerse viables en el suelo durante un tiempo de al menos un año. Sin embargo, aunque las semillas de esta especie podrían potencialmente formar un banco, nuestras observaciones sugieren que esto no sucede y que, por lo general, la mayor parte de las semillas germinan o son consumidas por insectos y otros animales al poco tiempo de haber sido producidas. Un porcentaje importante de las semillas utilizadas en los experimentos en el campo no germinó y muchas de ellas desaparecieron del sitio en el que habían sido enterradas. Aún así, sería necesario verificar la presencia de las semillas de esta especie en el banco a través de la observación de muestras de suelo antes y después de la etapa de producción de frutos.

Aunque las fases tempranas de *M. magnimamma* son extremadamente vulnerables, la mortalidad disminuye conforme los individuos van aumentando de tamaño. En las categorías mayores las causas de muerte son, por una parte, los incendios y otras perturbaciones y, por otra, aparentemente la colecta ilegal de individuos. En el incendio que se presentó en 1998, en la zona perturbada se quemó el 43% del total de las plantas muestreadas y, de ese porcentaje, el 6% murió. Dentro de la zona conservada para ese mismo año, el porcentaje de individuos quemados fue del 20%, de los cuales 27% murieron. Por otra parte, dentro de la zona conservada el 5% de los individuos marcados fue sustraído del área de estudio, mientras que para la zona perturbada esto sucedió con el 4% de los individuos a lo largo de dos años de estudio.

Los resultados del análisis matricial muestran diferencias interesantes entre las zonas y entre los dos periodos de estudio. Por una parte, el valor de λ para tres de las cuatro matrices no difirió de uno, lo que indica que las poblaciones se encuentran cercanas al equilibrio numérico. Solamente para la zona conservada en el segundo periodo, el valor de λ se encuentra significativamente por encima de uno. Para el primer periodo, el valor

de λ resultó muy parecido entre ambas zonas. Aunque los sitios son diferentes en cuanto a los niveles de perturbación y las cactáceas son plantas particularmente sensibles a los efectos de los disturbios, la población de la zona perturbada, según las condiciones del periodo 1996-1997, no se vio afectada en mayor grado. Por otra parte, para el segundo periodo, el valor de λ en la zona conservada fue bastante mayor que para la zona perturbada e incluso que para la misma zona conservada en el periodo anterior. Este aumento en la tasa de crecimiento poblacional puede ser resultado de lo siguiente: por una parte, la fecundidad estimada por categoría fue considerablemente mayor para esta zona y para este año. Algunas categorías produjeron un número de plántulas diez veces más grande durante el segundo periodo que durante el primero. Este aumento en la fecundidad fue el resultado de un mayor porcentaje de germinación para este año. Un segundo factor que pudo contribuir a las diferencias en el valor de λ dentro de la zona conservada pudo ser la gran diferencia en el porcentaje de sobrevivencia de plántulas de un año a otro. Para el segundo periodo, el porcentaje de plántulas que pasó a la categoría 2 dentro de esta zona, fue cerca de 450 veces mayor que durante 1996-1997. Sin embargo, es necesario recordar que existieron diferencias metodológicas entre los años y que estas diferencias pueden ser las responsables (al menos en parte) de la variación en los valores obtenidos para λ .

Aunque dentro de la zona perturbada para el segundo periodo también hubo un aumento en la fecundidad y la sobrevivencia de plántulas, el aumento en estos valores no fue tan grande como lo fue para la zona conservada. En cuanto a la transición de la categoría 1 a la 2 en la zona perturbada, durante el segundo periodo esta fue 15 veces mayor que para el primer periodo (también un aumento considerablemente menor que el registrado para la zona conservada). En esta zona el valor de λ no aumentó, sino que incluso disminuyó ligeramente para el segundo periodo. Esto podría ser resultado de un aumento en el número de muertes, principalmente de la última categoría, para esta zona durante el segundo periodo. Es interesante mencionar que, como se verá más adelante, el valor de λ resultó altamente sensible a la mortalidad de los individuos de la última categoría, de manera que el aumento en la mortalidad pudo llevar a una disminución importante del valor de λ . Sin embargo, durante este año y para esta zona, no se presentaron muertes dentro de esta última categoría, por lo que el valor correspondiente a esa entrada de la matriz tuvo que ser calculado.

En cuanto a la comparación entre la estructura poblacional observada y los vectores de estructura estable de tamaños obtenidos del análisis matricial, solamente la estructura observada para la zona conservada en el segundo periodo (cuya $\lambda=1.3$), tiene estadísticamente la misma estructura que su correspondiente vector de estructura estable. Para los otros tres casos, en que los valores de lambda fueron iguales a uno, la estructura poblacional observada resultó ser diferente a la esperada en el equilibrio. Sin embargo, en todos los vectores de estructura poblacional (tanto los observados como los calculados), el comportamiento es similar. El mayor porcentaje de individuos se encuentra, en todos los casos, dentro de la categoría 1 y las demás categorías están menos representadas. Estas similitudes entre los vectores podrían indicar que, en cierta forma, aunque estadísticamente existen diferencias, estas diferencias no son tan considerables. La estructura esperada en el equilibrio se obtiene a partir del análisis matricial (ver apéndice sección a.1.2) y representa la estructura de la población en el momento en el que las proporciones internas del vector resultante se estabilizan. No obstante, la estabilidad obtenida a través de estos análisis es el resultado del comportamiento matemático del modelo y no del comportamiento biológico de la población. De esta manera, la estructura obtenida no necesariamente muestra el comportamiento “natural” que tendrá la población en el tiempo ni garantiza que la población alcanzará el equilibrio en un momento determinado, esta estructura es simplemente un acercamiento matemático que, para la proyección de un comportamiento biológico, implica supuestos (como la homogeneidad ambiental) que no se cumplen bajo condiciones reales.

5.2 Análisis de sensibilidad y elasticidad

Los valores de sensibilidad predicen la intensidad y la dirección de la selección natural (Caswell, 1989). Los resultados de sensibilidad nos dicen que, para esta especie, la presión de selección está orientándose hacia un crecimiento rápido en los organismos de las primeras categorías y de categorías intermedias, en las cuáles está concentrada la mayor mortalidad (Fig. 4.9b). Los valores en la retrogresión fueron también elevados y son particularmente importantes para la zona perturbada durante el segundo periodo (1997-1998) (notar que el mayor valor en la sensibilidad de la retrogresión

corresponde al de los individuos de la última categoría. Fig. 4.9c). Esto podría ser el resultado del alto valor de la mortalidad (hay que recordar que este valor fue calculado. Ver sección 3.2.2) para los individuos de la última categoría en esta zona y este periodo. Así, la retrogresión es importante debido a que permite que los individuos que van entrando o acercándose a esta última categoría regresen a categorías en donde la mortalidad no es tan elevada.

Los bajos valores de fecundidad, podrían ser el resultado de que la selección natural para la producción de un mayor número de nuevos individuos no es muy intensa, ya que la mayor parte de estos se pierde. Esto podría apoyarse en el hecho de que los mayores valores en la sensibilidad de la fecundidad son los correspondientes a la zona conservada durante el segundo periodo, que es la zona en donde la mortalidad de plántulas es menor y la producción de nuevos individuos mayor. De igual manera, los menores valores de sensibilidad por categoría corresponden a los de la zona perturbada durante el primer periodo, que es, de los cuatro casos, el que tiene mayores valores de mortalidad de plántulas y menores valores de fecundidad (Fig. 4.9a).

Las matrices de elasticidad mostraron para tres de las cuatro matrices, los mayores valores en las entradas de supervivencia de individuos adultos, principalmente de la última categoría. Estos tres casos corresponden a la zona perturbada para ambos periodos y a la zona conservada para el primer periodo; nótese que todos los valores de λ obtenidos para estas tres matrices no difirieron de la unidad. Aparentemente, mientras menores son los valores de supervivencia de las primeras categorías y de la fecundidad en las matrices de transición, mayores serán los valores de elasticidad de persistencia de las categorías mayores. Para la zona perturbada durante el primer periodo (que corresponde a la matriz con menores valores de fecundidad y sobrevivencia), prácticamente todo el valor de λ depende exclusivamente de la persistencia de los individuos de la última categoría. Los tres casos anteriores, corresponden a matrices en las cuales el valor de λ es de uno y la población no está creciendo. En el caso de las especies con ciclos de vida largos, con baja mortalidad en las categorías adultas y bajo reclutamiento, es natural que todo el valor de λ se concentre en la supervivencia de los individuos adultos. En estos casos, el valor de

lambda no será menor a la probabilidad de sobrevivencia, incluso en la ausencia de crecimiento o reclutamiento (Silvertown *et al.* 1995).

Por otro lado, para la matriz de la zona conservada en el segundo periodo, el valor de lambda resultó bastante mayor a la unidad y el comportamiento obtenido del análisis de elasticidad difiere por completo de los anteriores. En este caso, las entradas que mayor efecto tienen sobre el valor de lambda son las correspondientes al crecimiento de los individuos, principalmente los de la categoría de plántulas.

En todas las matrices anteriores, los valores de elasticidad de la fecundidad resultaron muy bajos, sin embargo en muchas especies (incluyendo a esta) se ha visto que, aunque los valores de elasticidad para las entradas de fecundidad sean bajos, hay un aumento importante en el valor de lambda conforme se incrementa la fecundidad por categoría (Fiedler, 1987; Silvertown *et al.* 1993; Byers y Meagher, 1997). Esto se debe a que la variación que puede darse naturalmente en los valores de fecundidad varía muchas veces varios órdenes de magnitud (dado que se trata de número de nuevos organismos producidos), cosa que generalmente no sucede con las entradas que se refieren a las transiciones (que son entradas que muestran probabilidades) (de Kroon *et al.* en prensa). Los análisis de elasticidad muestran los valores de las transiciones que, en términos matemáticos, tienen el mayor aporte al valor de lambda; sin embargo, en términos reales, la tasa de crecimiento poblacional puede estar determinada en mayor medida por las transiciones que más varían entre un periodo y otro (ver sección 1.1.1). Este podría ser el caso de los resultados obtenidos, una de las entradas que más varió fue la de fecundidad y, aunque el valor de lambda se elevó muchísimo cuando esta entrada se incrementó, el valor de elasticidad en las mismas, fue en todos los casos muy bajo.

Los resultados de elasticidad de los primeros tres casos (con $\lambda \approx 1$) son similares a los obtenidos para otras cactáceas con tasas de crecimiento poblacional cercanas a uno, como *C. robbinsorum*, *Mammillaria pectinifera* y *N. macrocephala* (Schmalzer, *et al.* 1995; Zavala Hurtado *et al.* 1997; Esparza Olguín 1998). Este comportamiento se asemeja también al de otras plantas, como árboles y arbustos de vida larga, en los cuales el valor de lambda es también cercano a uno y la supervivencia de adultos es muy alta. Por otro lado, los resultados del análisis de elasticidad para la matriz del segundo periodo de la zona conservada, muestran un comportamiento que se asemeja más al de algunas plantas

herbáceas de ambientes abiertos, en donde los valores de lambda son superiores a uno y los mayores valores de elasticidad se concentran en el crecimiento (Silvertown *et al.* 1993; Silvertown *et al.* 1996).

Para los tres primeros casos ($\lambda \approx 1$), la fecundidad y el reclutamiento son sumamente bajos mientras que la supervivencia de adultos muy alta; de esta manera el valor de lambda depende, en mayor medida, de la supervivencia de los individuos ya existentes (Silvertown *et al.* 1996). Por otro lado, para la matriz correspondiente al segundo periodo de la zona conservada, los altos valores de elasticidad en las entradas de crecimiento, podrían indicar que es importante que los individuos crezcan y lleguen a categorías reproductivas. Dado que en este caso el número de plántulas producidas es mucho más elevado y la sobrevivencia de estas plántulas mucho mayor, entonces tenemos una lambda positiva que refleja crecimiento poblacional; una fracción muy importante de del valor de λ depende, por tanto, de la entrada de individuos nuevos a la población, representada precisamente por la transición de la categoría 1 a la 2.

5.3 Estocasticidad espacial y temporal

Los valores de lambda obtenidos para *M. magnimamma* variaron entre años y entre zonas. Estas diferencias son el resultado de la heterogeneidad que puede presentarse en las condiciones ambientales a lo largo del tiempo y entre diferentes zonas del Pedregal. La estructura de las poblaciones analizadas difiere, en la mayor parte de los casos, de la estructura estable característica esperada en el equilibrio. Por lo general, las especies que se encuentran en ambientes variables no llegan en ningún momento a tal equilibrio (Bierzychudek, 1982a; Caswell, 1989). Considerando que el valor de lambda obtenido a través de análisis determinísticos muestra la tasa de crecimiento que tendría una población en el punto de equilibrio, si las variaciones existentes en los parámetros demográficos de *M. magnimamma* son lo suficientemente grandes, las poblaciones nunca se encontrarán en equilibrio, de manera que el valor de lambda obtenido en forma determinista podría no estar dando ninguna información verdadera sobre la población con respecto a su comportamiento a largo plazo.

Al suponer que las condiciones varían en tiempo y espacio en forma aleatoria, la tasa poblacional que se obtuvo fue de 1.1 (es decir, la población se encuentra creciendo). Creemos que estos resultados describen la dinámica de toda la población del Pedregal en su conjunto ya que, aunque las zonas tienen diferencias, ambas se encuentran dentro del mismo espacio en el cuál la demografía de *M. magnimamma* varía. El análisis anterior permite considerar el comportamiento de ambas poblaciones como una sola población heterogénea y cambiante en el tiempo.

Dentro de cualquier estudio que busque conocer la dinámica poblacional de una especie, principalmente cuando se trata de proyectar las probabilidades de persistencia a largo plazo y proponer planes de manejo y recuperación, es necesario considerar que las poblaciones son unidades dinámicas que cambian como resultado de los cambios ambientales. La variación en las condiciones ambientales modifica el comportamiento demográfico de las poblaciones. Es por esto que creemos que es necesario que los análisis poblacionales y principalmente los análisis de viabilidad poblacional, deben introducir el efecto de la variabilidad en tiempo y espacio sobre la dinámica numérica de las especies con el fin de describir un comportamiento demográfico más real para los organismos en estudio.

Aunque el análisis demográfico realizado en este caso no contempla los efectos de la densidad, o de la posible existencia de ciclos ambientales (matrices periódicas), sí constituye un aporte importante al entendimiento del comportamiento demográfico de *M. magnimamma* al incorporar la variación demográfica observada en una proyección a futuro que contempla la expresión de dicha variación de manera aleatoria a través del tiempo. Esto da como resultado un comportamiento numérico a manera de saltos, dados principalmente por las diferencias en el reclutamiento de plántulas, según las condiciones demográficas que prevalecen cada año (o cada iteración). Estas variaciones en la sobrevivencia de plántulas, que se ven reflejadas en cambios temporales en el tamaño de la población, se han documentado en estudios a largo plazo de otras especies de cactáceas como *F. cylindraceus* y *C. gigantea* (Bowers, 1997, Pierson y Turner, 1998). La falta de material empírico sobre este tema nos impide evaluar su importancia real, pero los resultados obtenidos en nuestras simulaciones sugieren que las variaciones temporales en la sobrevivencia de plántulas

(incluyendo a todas las fases involucradas en este paso) son responsables del comportamiento relativamente errático que se observa en muchas poblaciones de plantas.

5.4 Consideraciones para la conservación

En el caso de esta especie y según los resultados del análisis de elasticidad, los esfuerzos de conservación deben estar orientados a la protección de los individuos adultos, principalmente los de las últimas categorías. La permanencia de estos individuos es lo que contribuye en mayor medida a la tasa de crecimiento poblacional. Aunque las poblaciones estudiadas se localizan dentro de una reserva, la sustracción ilegal de individuos adultos es considerable y, dado que para tres de las cuatro matrices los valores de λ fueron de uno, esto podría poner en peligro las posibilidades de permanencia de la especie a largo plazo.

Los análisis de sensibilidad mostraron altos valores en la transición de la categoría 1 a la 2, lo que indica que un aumento en la sobrevivencia de plántulas puede llevar a un incremento en la tasa de crecimiento. Esta mayor sobrevivencia podría lograrse naturalmente de manera eventual, en años con precipitación más elevada. Durante estos años sería importante reducir los efectos de perturbaciones externas (incendios, visitas, etc.) para favorecer la sobrevivencia de estas plántulas y permitir la entrada de nuevos individuos a la población, lo cual a su vez, ayuda a incrementar la variabilidad genética de la misma. De igual manera, el incremento en el reclutamiento depende de la conservación de las condiciones microclimáticas de la zona. El aumento de las perturbaciones favorece el reemplazo de las especies nativas por especies con características ruderales como los pastos, lo que disminuye el número de microambientes favorables para la germinación y la supervivencia de las plántulas. La entrada de estas especies ruderales, es también un factor que en años recientes ha contribuido al incremento a la frecuencia de incendios durante la temporada seca. Dado que los incendios son un factor importante de mortalidad entre los individuos adultos y tienen también un efecto al reducir la formación de estructuras reproductivas, sería importante evitar al máximo los riesgos de incendios (principalmente de origen antropogénico) durante esta temporada

Aunque los análisis estocásticos mostraron que, en su conjunto, la población de *M. magnimamma* del pedregal se encuentra creciendo ($\lambda = 1.1$), deben hacerse ciertas consideraciones. En el método se consideró que cada una de las cuatro matrices tenía la misma probabilidad de ocurrencia (0.25). Las matrices utilizadas tienen diferencias importantes principalmente en las probabilidades de transición de la categoría 1 a la 2 y en los valores de fecundidad; aunque estas diferencias pueden deberse al diseño experimental, no puede descartarse que sean debidas a la variabilidad en las condiciones ambientales. El considerar que todas las matrices tienen la misma probabilidad de determinar el comportamiento de la población es probablemente errónea y quizás en nuestro caso están llevando a una sobrestimación del valor de λ . Esta sobrestimación podría ser el resultado de los altos valores contenidos en la matriz de la zona conservada 1997-1998 cuya $\lambda = 1.3$. Esta matriz correspondió a un año caracterizado por una alta precipitación, que coincidió con la presencia del fenómeno del Niño, el cual es un evento poco frecuente. Aunque la consideración de la variabilidad en las condiciones ambientales es fundamental en los estudios demográficos, es importante conocer de que manera está regulada esta variabilidad. En nuestro caso, el asignarle a la matriz anterior una probabilidad de ocurrencia igual a las otras podría llevarnos al cálculo de un valor de λ por encima del valor real, de manera que sería difícil asegurar que la población de *M. magnimamma* en el pedregal de San Angel se encuentra creciendo.

APENDICE

a.1 Ecología de Poblaciones

Una población es un conjunto de organismos de la misma especie que coexisten en una misma área (Begon *et al.* 1990; Silvertown y Lovett-Doust, 1993). La estructura y la abundancia de las poblaciones son el resultado de la acción que las fuerzas bióticas y abióticas tienen sobre los miembros de la población y, en muchos casos, de la acción que tuvieron estas fuerzas sobre sus ancestros (Hutchings, 1997). La rama de la ecología que busca conocer cuáles son los factores que interaccionan dando lugar a cambios en el número de individuos dentro de las poblaciones a través del tiempo, es la ecología de poblaciones (Franco, 1990; Watkinson, 1997).

El propósito de la ecología de poblaciones no es solamente analizar los cambios en el número de individuos de cada población a través del tiempo. Además de la información sobre el estado actual de la población, la ecología de poblaciones permite, por un lado, hacer inferencias sobre los factores evolutivos que han ido moldeando las historias de vida particulares de los individuos de cada población y, por otro, predecir o proyectar el comportamiento de la población en el futuro (Franco, 1990).

a.1.1 Modelos de crecimiento poblacional

Para la ecología de poblaciones, es importante conocer cuáles son los elementos que regulan el crecimiento poblacional. Aunque cada población se comporta de manera distinta, en todos los casos los cambios en el tamaño poblacional a través del tiempo están dados por cuatro factores que operan a diferentes escalas espaciales y que se conocen como los parámetros demográficos básicos: nacimientos (B), muertes (D), inmigraciones (I) y emigraciones (E) (Gottelli, 1995). Estos parámetros pueden agruparse dentro de una expresión matemática que permitirá conocer, a partir del número de individuos, N , al tiempo t , el número de individuos que habrá una unidad de tiempo después (N_{t+1}) (Silvertown y Lovett-Doust, 1993; Watkinson, 1997)

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E. \quad (\text{a.1})$$

De esta manera, la dinámica de la población puede ser descrita a través de la relación N_{t+1} / N_t , que se conoce como tasa finita de crecimiento o lambda (λ). El valor de lambda dependerá de la relación que exista entre los parámetros que incrementan el tamaño poblacional (nacimientos e inmigraciones) y los que lo disminuyen (muertes y emigraciones). Asimismo, la población permanecerá estable cuando $N_{t+1} = N_t$ (y por tanto $\lambda = 1$), decrecerá si $N_{t+1} < N_t$ ($\lambda < 1$) y crecerá si $N_{t+1} > N_t$ ($\lambda > 1$) (Silvertown y Lovett-Doust, 1993).

Si consideramos que la población es cerrada, es decir, que no existen inmigraciones ni emigraciones, entonces todo el cambio en el número de individuos recaerá sobre los nacimientos y las muertes

$$N_{t+1} = N_t + B - D, \quad (a.2)$$

o bien

$$N_{t+1} - N_t = B - D.$$

Esto mismo puede expresarse en forma de ecuación diferencial continua, lo que nos permitirá conocer la tasa de cambio del total de los individuos, medido en términos de los cambios en el tamaño poblacional (dN), dados durante pequeños intervalos de tiempo (dt):

$$dN/dt = B - D, \quad (a.3)$$

en donde B y D representan el total de los nacimientos y muertes producidos dentro de una población en un cierto periodo de tiempo y dependen tanto del número de individuos de la población (N), como del número de nacimientos (b) o de muertes (m) por individuo por unidad de tiempo:

$$\begin{aligned} B &= bN \\ D &= mN \end{aligned}$$

Sustituyendo estos términos en la ecuación anterior, tenemos lo siguiente:

$$dN/dt = N(b - m). \quad (\text{a.4})$$

La diferencia $b - m$ es igual a la constante r , también llamada tasa intrínseca de crecimiento. Como puede deducirse de la ecuación, el valor de r depende de las tasas de nacimientos y muertes per cápita dentro de la población. Si sustituimos esta constante en la ecuación anterior, tendremos la expresión que define al modelo de crecimiento exponencial (Silvertown y Lovett-Doust, 1993; Gotteli, 1995; Hastings, 1997; Gillman y Hails, 1997):

$$dN/dt = Nr. \quad (\text{a.5})$$

Este modelo describe el comportamiento de una población que crece de manera exponencial y dicho crecimiento depende únicamente del tamaño de la población y de la tasa reproductiva de los individuos (Begon *et al.* 1985). Si el valor de $r = 0$, el modelo predice que la población se mantendrá estable, si $r > 0$, la población crecerá de manera exponencial y si $r < 0$, la población estará declinando hacia la extinción (Hastings, 1997).

La ecuación diferencial anterior nos muestra la tasa a la que la población está creciendo. Si queremos proyectar el número de individuos después de un determinado periodo de tiempo, es necesario integrar esta ecuación, lo que nos da como resultado la siguiente expresión (Gotteli, 1995; Gillman y Hails, 1997):

$$N_t = N_0 e^{rt}. \quad (\text{a.6})$$

El modelo exponencial supone que los recursos son ilimitados y, por tanto, que las poblaciones pueden crecer sin ningún tipo de restricción. De igual manera, este modelo considera que las tasas de nacimiento y muerte per cápita (b y m) permanecen constantes y no se ven afectadas por otros factores, como la densidad poblacional (Hastings, 1997).

Para poder construir un modelo más realista a partir de la ecuación exponencial, es necesario considerar las limitaciones anteriores. El valor de b puede modificarse si suponemos que la tasa de nacimientos per cápita que tendríamos bajo condiciones ideales

(b_0), se ve reducida tanto por el efecto del tamaño poblacional (N) como por la fuerza de la densodependencia (a):

$$b = b_0 - aN. \quad (\text{a.7})$$

La tasa de muerte per cápita también puede ser calculada tomando en cuenta el efecto de la densodependencia. En este caso, el valor de m se verá incrementado como resultado tanto de la tasa de muerte per cápita observada cuando la población se encuentra creciendo sin restricciones (m_0), como por el efecto del tamaño poblacional (N) y la fuerza de la densodependencia (c):

$$m = m_0 + cN. \quad (\text{a.8})$$

A partir de c , a , b_0 y m_0 podemos definir una nueva constante:

$$K = (c + a) / (b_0 - m_0). \quad (\text{a.9})$$

Esta constante K , es conocida también como capacidad de carga del ambiente y corresponde al punto de densidad poblacional en el que la tasa de nacimientos per cápita es igual a la tasa de muertes per cápita, de manera que la tasa de crecimiento de la población es cero (Begon *et al.* 1990; Hastings, 1997). Si sustituimos todos estos nuevos elementos en la expresión 1.4 (ver Gotelli, 1995), tendremos lo siguiente:

Si

$$dN/dt = N(b - m)$$

y

$$b = b_0 - aN$$

$$m = m_0 + cN$$

Entonces:

$$dN/dt = N \left[(b_0 - aN) - (m_0 + cN) \right] \quad (\text{a.10})$$

Factorizando, obtenemos lo siguiente:

$$dN/dt = N \left[(b_0 - m_0) - N(\alpha + c) \right]$$

Para simplificar la ecuación, podemos multiplicarla por uno en la forma de:

$$b_0 - m_0 / b_0 - m_0$$

$$dN/dt = N \left[b_0 - m_0 / b_0 - m_0 \right] \left[(b_0 - m_0) - N(\alpha + c) \right]$$

Recordando que $b_0 - m_0 = r$, entonces la solución a lo anterior, nos da la siguiente ecuación, la cual describe al modelo de crecimiento logístico:

$$dN/dt = rN(1 - N/K). \quad (\text{a.11})$$

Este modelo nos muestra la tasa a la que la población está creciendo según las condiciones de su propia densidad. Sin embargo, para conocer el tamaño poblacional en función del tiempo, es necesario integrar esta ecuación, de lo que se obtiene lo siguiente (ver Hastings, 1997):

$$N_t = \frac{N_0 e^{rt}}{1 + N_0(e^{rt} - 1)/K} \quad (\text{a.12})$$

Tanto el modelo exponencial como el logístico buscan proyectar el comportamiento de las poblaciones en el tiempo; sin embargo, al ser simplificaciones de lo que ocurre en la naturaleza, parten de supuestos que pueden hacerlos poco realistas. Aunque el modelo logístico introduce algunos aspectos nuevos, se construye a partir del modelo exponencial, de manera que ambos comparten ciertas limitantes. A pesar de sus restricciones, los modelos exponencial y logístico siguen siendo la base teórica de la ecología de poblaciones. Lo anterior se debe principalmente a que tanto el modelo exponencial como el logístico, pueden ser considerados como modelos nulos, es decir, predicen el

comportamiento de las poblaciones en ausencia de los procesos y los cambios que las modifican; o, lo que es lo mismo, muestran “qué pasaría si no pasara nada”. Los modelos nulos tienen un papel importante en la ecología, dado que son la formalización de las hipótesis nulas. Estos modelos sirven de punto de referencia que pueden compararse con los modelos observados y de esta forma, inferir los mecanismos que actúan sobre las poblaciones naturales (Gotelli y Graves, 1996).

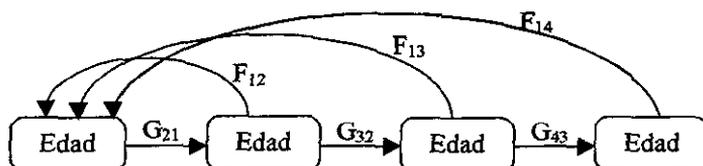
Pese a su importancia teórica, los modelos de crecimiento poblacional anteriores tienen la problemática de suponer que, en términos demográficos, todos los individuos de la población son iguales sin considerar que las tasas de nacimientos y muertes per cápita se ven afectadas, entre otras cosas, por las diferencias genéticas, de tamaño o de edad entre los distintos individuos de la población (Gotelli, 1995; Begon *et al.* 1996).

Las diferencias en la contribución que cada individuo hace a la tasa finita de crecimiento (λ), son consideraciones importantes que deben tomarse en cuenta dentro de los modelos poblacionales. Uno de los instrumentos más útiles en el análisis de la dinámica de las poblaciones y que al mismo tiempo considera las diferencias existentes entre los individuos, es el de las matrices de proyección poblacional.

a.1.2 Matrices de proyección poblacional

Las matrices de proyección son herramientas matemáticas que permiten simplificar y organizar información básica sobre las historias de vida de los organismos de una población, describiendo al mismo tiempo la fecundidad, sobrevivencia y crecimiento de cada una de las etapas del ciclo de vida (van Groenendael y Slim, 1988; Caswell 1989).

Las primeras matrices de proyección utilizadas en la ecología fueron introducidas por P. H. Leslie en 1945. Estas matrices se construyen dividiendo el ciclo de vida de un organismo en intervalos de tiempo de la misma duración. Los individuos que al tiempo t se encuentren en una categoría de edad determinada, al tiempo $t+1$ sólo podrán pasar a la categoría inmediata siguiente es decir, en general, no podrán quedarse por más de un periodo de tiempo en la misma categoría, ni podrán regresar a categorías anteriores (Leslie, 1945; van Groenendael *et al.* 1988; Stearns, 1993). Un ciclo de vida de este tipo puede representarse de la siguiente manera:



En este diagrama, los valores de G representan el crecimiento, es decir, la probabilidad de pasar de una categoría de edad a la siguiente, mientras que los valores de F son los de reproducción, medidos como las contribuciones de cada categoría de edad a la primera categoría.

Este mismo ciclo puede ser representado en forma matricial:

$$A = \begin{matrix} & \begin{matrix} \text{Categoría al tiempo} \\ \text{tiempo } t+1 \end{matrix} \\ \begin{matrix} \text{Categoría al} \\ \text{tiempo } t \end{matrix} & \begin{bmatrix} 0 & F_{12} & F_{13} & F_{14} \\ G_{21} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & G_{32} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & G_{43} & 0 \end{bmatrix} \end{matrix}$$

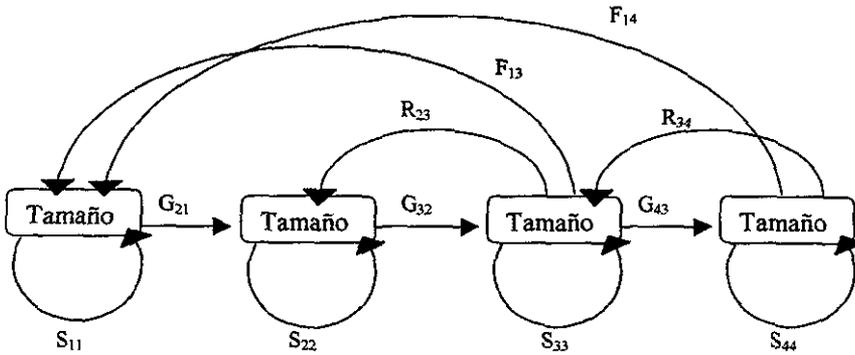
Las dimensiones de la matriz A están determinadas por el número de categorías de estado en el que está dividida la población. Las matrices de este tipo tienen un valor de cero en casi todas sus entradas, excepto en las de la primera fila (valores de reproducción) y las de la subdiagonal inmediatamente inferior a la diagonal principal (valores de crecimiento). Dado que los elementos de la subdiagonal representan las probabilidades de transición de una categoría de edad a la siguiente, tienen valores que van de cero a uno. Los elementos de la primera fila representan el número de individuos nuevos producidos por un integrante promedio de cada categoría, por lo que pueden tener valores desde cero hasta cualquier número mayor a uno (Leslie, 1945).

Las matrices anteriores son representaciones de ciclos de vida en los cuales la edad es la variable de mayor relevancia para conocer el comportamiento demográfico de los

individuos; sin embargo, existen muchos organismos en los cuales la mortalidad y la reproducción se ven afectadas por otro tipo de variables, como podrían ser los estadios del ciclo de vida (i.e. insectos) o bien, el tamaño de los individuos (Caswell, 1989). En el caso de las plantas, la mayor parte de los componentes del ciclo de vida están determinados por el tamaño; el momento de la primera reproducción, la mortalidad, la capacidad de floración, el tamaño de las semillas, entre otras cosas, dependerán en gran medida del tamaño que haya alcanzado la planta en un momento dado (Harper y White, 1974; Hutchings, 1997). Las plantas tienen ciclos de vida complejos que contemplan un mayor número de transiciones; de un periodo de tiempo al siguiente, pueden crecer, quedarse dentro de la misma categoría, perder volumen y regresar a categorías anteriores, o crecer de forma clonal.

Tomando en cuenta estas particularidades, Lefkovitch propuso en 1965 un segundo tipo de matrices como extensión a las originales de Leslie. Estas matrices permiten la agrupación de los individuos por categorías de tamaño y, al mismo tiempo, pueden considerar el comportamiento plástico de las plantas (Lefkovitch, 1965; Caswell, 1989). La categorización por tamaños ha demostrado ser una mejor opción para el análisis de la mayoría de las plantas porque, como ya dijimos, integran aspectos particulares de su ciclo de vida y porque además, puede llegar a ser difícil conocer la edad exacta de este tipo de organismos (Werner y Caswell, 1977; Law, 1983; van Groenendael y Slim, 1988). Por otro lado, el tamaño o estadio en el que se encuentra una planta suele ser un mejor predictor de su destino demográfico que la edad (Werner y Caswell, 1977).

Un ciclo de vida hipotético que representa algunas de las características del ciclo de vida de las plantas, es el siguiente:



En este caso, los valores de G representan las probabilidades de pasar de una categoría a la siguiente (crecimiento); S muestra la probabilidad de quedarse dentro de la misma categoría (estasis); R es la probabilidad de regresar a categorías anteriores (retrogresión o crecimiento clonal) y F representa la contribución de las categorías mayores a los primeros estadios (fecundidad).

El ciclo de vida anterior puede representarse como una matriz de tipo Lefkovich de la siguiente forma:

$$A = \begin{matrix} & \begin{matrix} \text{Categoría al} \\ \text{tiempo } t+1 \end{matrix} \\ \begin{matrix} \text{Categoría al} \\ \text{tiempo } t+1 \end{matrix} & \begin{bmatrix} S_{11} & 0 & F_{13} & F_{14} \\ G_{21} & S_{22} & R_{23} & 0 \\ 0 & G_{32} & S_{33} & R_{34} \\ 0 & 0 & G_{43} & S_{44} \end{bmatrix} \end{matrix}$$

Al igual que el ciclo de vida, la estructura actual de una población puede ser representada de forma simplificada en forma de un vector columnar (n_t), el cual contiene el número de individuos (n) que hay en cada una de las clases, desde la clase 1 a la clase i (Silvertown y Lovett Doust 1993)

$$\mathbf{n}_t = \begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ \vdots \\ n_i \end{bmatrix}$$

A partir de la multiplicación de un vector poblacional de este tipo por la matriz de transiciones (**A**), que representa las posibles transiciones demográficas entre t y $t+1$ en el ciclo de vida de un organismo determinado, obtenemos un nuevo vector (\mathbf{n}_{t+1}) que representa la estructura que tendrá la población al año siguiente, bajo las condiciones de sobrevivencia y fecundidad establecidas en la matriz **A**.

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

$$\begin{matrix} & \mathbf{A} & & \mathbf{n}_t & \mathbf{n}_{t+1} \\ \begin{bmatrix} S_{11} & 0 & F_{13} & F_{14} \\ G_{21} & S_{22} & R_{23} & 0 \\ 0 & G_{32} & S_{33} & R_{34} \\ 0 & 0 & G_{43} & S_{44} \end{bmatrix} & \times & \begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \end{bmatrix} & = & \begin{bmatrix} n'_1 \\ n'_2 \\ n'_3 \\ n'_4 \end{bmatrix} \end{matrix}$$

Para encontrar el valor de \mathbf{n}_{t+i} , la matriz de transición original debe multiplicarse repetidamente i veces por los vectores que vayan resultando. Después de cierto número de iteraciones, las proporciones de individuos en cada categoría del vector de estructura poblacional no cambian y la población alcanza una estructura estable; en este momento el vector resultante cumple las condiciones de un eigen-vector derecho (w) de la matriz **A** y representa la estructura que tendría la población en el equilibrio. La convergencia a esta distribución estable de categorías es una propiedad matemática y no biológica de la matriz, llamada *ergodicidad* (Caswell 1989; Silvertown y Lovett-Doust, 1993; Watkinson, 1997). Cuando se ha obtenido una distribución estable de categorías puede conocerse la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), dividiendo el tamaño de cualquiera de las clases en un año,

entre el tamaño de esta misma clase en el año anterior, es decir, λ representa la tasa de crecimiento poblacional. El valor de λ depende de la matriz A , pero no de las condiciones iniciales del vector n_t . A λ también se le conoce como el eigenvalor dominante de A y es un valor que indica si la población está creciendo ($\lambda > 1$), decreciendo ($\lambda < 1$) o en equilibrio numérico ($\lambda = 1$) (Silvertown y Lovett Doust 1993). El valor del escalar λ satisface la propiedad de que al multiplicarlo por el vector poblacional al equilibrio (w), el resultado es igual que al multiplicar la matriz original por dicho vector poblacional. Esto quiere decir que, para w , la matriz cumple la función de un escalar λ , modificando todas sus entradas en la misma proporción; esta proporción es la tasa de crecimiento poblacional:

$$A w = \lambda w.$$

Por otro lado, el vector que, al transponerlo y multiplicarlo por la matriz hace que la matriz se comporte como un escalar, corresponde al vector de los valores reproductivos específicos por categoría (v) o eigen-vector izquierdo de la matriz:

$$v' A = v' \lambda.$$

Los valores de este vector indican la contribución reproductiva de cada una de las categorías, incorporando su probabilidad de sobrevivir y reproducirse en el futuro (reproducción residual), y su probabilidad actual de reproducción (reproducción actual). El vector de los valores reproductivos se calcula transponiendo la matriz original e iterándola hasta que las proporciones de los vectores resultantes se establezcan (Caswell 1989).

Dado que el valor de λ se ve influenciado por cada una de las entradas (a_{ij}) de la matriz de proyección A , cualquier cambio en estas entradas, tendrá un efecto sobre la tasa de crecimiento poblacional (van Groenendael *et al.* 1988). A partir de la construcción de las matrices de transición y del cálculo de sus propiedades asintóticas (λ , w y v), es posible conocer qué tan sensible es el crecimiento poblacional (λ) a cambios en las tasas de crecimiento individual, sobrevivencia y reproducción (Crouse, *et al.* 1987).

La sensibilidad directa de λ a cambios en cada entrada a_{ij} por una cantidad pequeña y fija puede calcularse a partir la multiplicación de los elementos de los eigenvectores

izquierdo y derecho sobre el producto escalar de los mismos (Silvertown y Lovett Doust 1993):

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

Los análisis de sensibilidad nos permiten conocer características importantes de la dinámica poblacional; permiten evaluar qué tan importante es, para el crecimiento poblacional, cada una de las etapas del ciclo de vida, lo que tiene implicaciones muy interesantes en aspectos del análisis de la evolución de las historias de vida. A través de este tipo de análisis y considerando que la selección natural favorece las características que incrementan la adecuación de los organismos (y por tanto la tasa de crecimiento poblacional), podemos predecir cuáles serán las características que se verán favorecidas en el curso de la evolución (Caswell, 1989).

Los análisis de sensibilidad son una herramienta muy útil en el estudio de las poblaciones; sin embargo, hay que considerar que este tipo de análisis no toma en cuenta la diferencia en la escala de los diferentes valores de a_{ij} , que pueden ser menores a uno (cuando se trata de la probabilidad de transición de una categoría a otra) o mayores a uno (valores reproductivos) (van Groenendael *et al.* 1988). Otro problema que presenta la sensibilidad está relacionado con el cambio que las modificaciones en a_{ij} tienen sobre λ ; un valor de sensibilidad alto, indicaría que a_{ij} tiene un efecto grande sobre la λ , lo cual no siempre es estrictamente cierto cuando se trata de transiciones que biológicamente no tienen sentido o no ocurren.

Este problema puede solucionarse si, las modificaciones que se hacen sobre las entradas de la matriz para evaluar su efecto sobre λ , son proporcionales al valor particular de cada a_{ij} , con lo cual podremos saber el cambio proporcional que esto tiene sobre λ ; esto se conoce como sensibilidad proporcional o elasticidad (de Kroon *et al.* 1986, van Groenendael *et al.* 1988).

La elasticidad se calcula de la siguiente forma:

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda} s_{ij}.$$

Dado que

$$\sum e_{ij} = 1,$$

entonces cada e_{ij} se puede interpretar como la contribución proporcional de cada entrada de la matriz a λ .

A través de los análisis de elasticidad, pueden evaluarse las predicciones teóricas basadas en los análisis de sensibilidad, pero sobre las historias de vida reales de las poblaciones. Dado que la elasticidad representa la contribución proporcional de cada uno de los parámetros del ciclo de vida al valor de lambda, permite la comparación entre especies o entre poblaciones de una misma especie (de Kroon *et al.* 1986).

CONCLUSIONES

1.- El número de estructuras reproductivas fue menor, en ambos periodos, para la zona perturbada. En cuanto a las diferencias entre años, en 1998 hubo una reducción en el número de estructuras producidas (en ambas zonas) en comparación con 1997.

2.- Las plantas de la zona conservada empiezan a reproducirse cuando han alcanzado un tamaño de 5.5 cm de diámetro, mientras que para la zona perturbada, el tamaño mínimo es de 4.5 cm. El número de estructuras reproductivas aumenta (por lo general) con el tamaño, de manera que la última categoría es la que contribuye en mayor medida a la fecundidad.

3.- Para el primer periodo (1996-1997) la probabilidad de germinación fue de 0.01 para la zona conservada y de 0.0025 para la perturbada. En el segundo periodo (1997-1998), esta probabilidad fue de 0.158 para la zona conservada y de 0.058 para la perturbada.

4.- Las primeras etapas del ciclo de vida son las etapas más críticas para esta especie. Durante el primer periodo, la probabilidad de transición de la categoría 1 a la 2 fue de 0.003 para la zona conservada y de 0.001 para la perturbada. Para el segundo periodo, esta misma probabilidad fue de 0.134 para la zona conservada y de 0.0015 para la perturbada.

5.- Los valores de λ obtenidos a partir del análisis de las matrices de transición no fueron significativamente distintos de uno en tres de las cuatro matrices (zona perturbada ambos periodos y zona conservada primer periodo). La matriz de la zona conservada para el segundo periodo, fue la única que difirió significativamente de la unidad con un valor de $\lambda = 1.3$.

6.- El vector de estructura estable de tamaños (w) mostró, en todos los casos, que el mayor porcentaje de individuos se encontraba dentro de la primera categoría. Los valores del vector reproductivo (v) fueron, muy bajos para la categoría 1 mientras que las demás categorías tuvieron valores entre 0.1 y 0.2.

7.- Las matrices de sensibilidad mostraron que de los cuatro procesos demográficos (crecimiento, reproducción, retrogresión y estasis), el que más contribuye al valor de λ es el crecimiento de los individuos de la categoría 1 a la 2. Los análisis de elasticidad indicaron para tres de los cuatro casos (z. perturbada ambos periodos y z. conservada primer periodo), que los mayores valores de elasticidad correspondían a los de permanencia y supervivencia, principalmente de los individuos de la última categoría. Para la z. conservada en el segundo periodo, el crecimiento de los individuos resultó el proceso con mayor valor de elasticidad.

8.- Los análisis estocásticos mostraron que la población en su conjunto, se encuentra creciendo ($\lambda=1.1$).

9.- Los resultados anteriores nos indican que los esfuerzos de conservación deben orientarse a la preservación de los individuos adultos y a la planeación de estrategias que aumenten las probabilidades de supervivencia de la primera categoría.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- Altesor, A., E. Ezcurra & C. Silva. 1992. Changes in the photosynthetic metabolism during the early ontogeny of four cactus species. *Acta Oecologica* 13: 777-785.
- Alvarez, F., J. Carabias, J. Meave, P. Moreno, D. Nava, F. Rodríguez, C. Tovar y A. Valiente-Banuet. 1994. Proyecto para la creación de una reserva en el Pedregal de San Angel. *Reserva ecológica "El Pedregal de San Angel". Ecología, historia natural y manejo.* (ed. A. Rojo). Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Alvarez-Buylla, E. 1994. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forest: matrix models and applications to a tree species. *Am. Nat.* 143: 155-191.
- Alvarez-Buylla, E. & I. Olmsted. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecol. Appl.* 5: 484-500.
- Alvarez-Buylla, E. & M. Slatkin. 1991. Finding confidence limits on population growth rates. *Trends Ecol. Evol.* 6: 221-224.
- Alvarez-Buylla, E. & M. Slatkin. 1993. Finding confidence limits on population growth rates: Monte Carlo test of a simple analytic method. *Oikos* 68: 273-282.
- Alvarez-Buylla, E. & M. Slatkin. 1994. Finding confidence limits on population growth rates: three real examples revised. *Ecology* 75: 255-260.
- Anderson, E., S. Arias-Montes and N. Taylor. 1994. Threatened cacti of Mexico. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend. 1990. Ecology. Individuals, populations and communities. 2nd edn. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Begon, M., M. Mortimer & D. Thompson. 1985. Population Ecology. A unified study of animals and plants. 3rd edn. Blackwell Science Ltd., Oxford.
- Bierzychudek, P. 1982. The demography of jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecol. Monogr.* 52: 335-351.
- Bierzychudek, P. 1982b. Life histories and demography of shade-tolerant temperate forests herbs: a review. *New Phytol.* 90: 757-756.
- Bowers, J. 1996. Environmental determinants of flowering date in the columnar cactus *Carnegiea gigantea* in the northern Sonoran Desert. *Madroño* 43: 69-84.
- Bowers, J. 1997. Demographic patterns of *Ferocactus cylindraceus* in relation to substrate age and grazing history. *Plant Ecol.* 133: 37-48.

- Boyce, M. 1992. Population viability analysis. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23: 481-506.
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las Cactáceas de México. Vol. I. UNAM México, D.F.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. Las Cactáceas de México. Vol. III. UNAM. México, D.F.
- Bravo-Hollis, H. y L. Scheinvar. 1995. El interesante mundo de las cactáceas. Fondo de Cultura Económica. México, D.F.
- Byers, D. & T. Meagher. 1997. A comparison of demographic characteristics in a rare and a common species of Eupatorium. *Ecol. Appl.* 7: 519-530.
- Carrillo Trueba, C. 1995. El Pedregal de San Angel. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Caswell, H. 1989. Matrix population models. Sinauer Associates, MA.
- Caswell, H. 1996. Second derivatives of population growth rate: calculation and applications. *Ecology* 77: 870-879.
- Caswell, H. & M. Trevisan. 1994. Sensitivity analysis of periodic matrix models. *Ecology* 75: 1299-1303.
- Cochran, M. & S. Ellner. 1992. Simple methods for calculating age-based life history parameters for age-structured populations. *Ecol. Monogr.* 62: 345-364.
- Crouse, D., L. Crowder & H. Caswell. 1987. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology* 65: 1412-1423.
- de Kroon, H., A. Plaisier, J. van Groenendael & Hal Caswell. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.
- de Kroon, H., J. van Groenendael & J. Ehrlén. Elasticities: a review of methods and model limitations. *En prensa*.
- Ehrlén, J. & J. van Groenendael. 1998. Direct perturbation analysis for better conservation. *Conserv. Biol.* 12: 470-474.
- Enright, N., M. Franco & J. Silvertown. 1995. Comparing plant life histories using elasticity analysis: the importance of life span and the number of life-cycle stages. *Oecologia* 104: 79-84.
- Esparza Olguin, L. 1998. Estudio poblacional de Neobuxbaumia macrocephala: análisis matricial. Tesis de Licenciatura. UNAM. México, D.F.

- Fiedler, P. 1987. Life history and population dynamics of rare and common mariposa lilies (Calochortus Pursh: Liliaceae). *J. Ecol.* 75: 977-995.
- Fleming, T., M. Tuttle & M. Horner. 1996. Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *Southwest. Nat.* 41: 257-269.
- Flores-Martínez, A., E. Ezcurra & S. Sánchez-Colón. 1994. Effect of Neobuxbaumia tetetzo on growth and fecundity of its nurse plant Mimosa luisana. *J. Ecol.* 82: 325-330.
- Franco, A. & P. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *J. Ecol.* 77: 870-886.
- Franco, M. 1990. Ecología de poblaciones. *Ciencias* 4: 4-9.
- Gillman, M. y R. Hails. 1997. An introduction to ecological modeling. Blackwell Science Ltd., Oxford.
- Godínez-Alvarez, H. & A. Valiente-Banuet. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *J. Arid Envir.* 39: 21-31.
- Gotelli, N. 1995. A primer in ecology. Sinauer Associates, MA.
- Gotelli, N. & G. Graves. 1996. Null models in ecology. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Harper, J. & J. White. 1974. The demography of plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5: 419-463.
- Hastings, A. 1997. Population Biology. Concepts and models. Springer-Verlag, NY.
- Hernández, H. & R. Bárcenas. 1994. Endangered cacti in the Chihuahuan Desert: I. Distribution patterns. *Conserv. Biol.* 9: 1176-1188.
- Hernández H. y H. Godínez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* 26: 33-52.
- Horvitz, C. & D. Schemske. 1986. Seed dispersal and environmental heterogeneity in a neotropical herb: a model of population and patch dynamics. *Frugivores and seed dispersal* (eds. Estrada, A. & T. Fleming). Junk Publishers, The Hague.
- Hunt, R. 1992. CITES Cactaceae checklist. Royal Botanical Gardens. Kew.
- Hutchings, M. J. 1997. The structure of plant populations. *Plant ecology* (ed. M. Crawley), pp. 325-358. Blackwell Science Ltd., Oxford.

- Innes, C. 1990. Cacti. Williams Collins Sons & Co. Ltd., Portugal.
- Johnson, R. 1992. Pollination and reproductive ecology of Acuña cactus, Echinomastus erectocentrus var. acunensis (Cactaceae). *Int. J. Plant. Sci.* 153: 400-408.
- Kalisz, S. & M. McPeck. 1992. Demography of an age-structured annual: resampled projection matrices, elasticity analyses, and seed bank effects. *Ecology* 73: 1082-1093
- Law, R. 1983. A model for the dynamics of a plant population containing individuals classified by age and size. *Ecology* 64: 224-230.
- Lefkovich, L. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages *Biometrics* 21: 1-18.
- Leslie, P. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33: 183-212.
- Mandujano, M. 1995. Establecimiento por semilla y propagación vegetativa de Opuntia rastrera en dos ambientes contrastantes en la Reserva de la Biosfera de Mapimi, Durango. Tesis de Doctorado. UNAM, México.
- Mandujano, M., C. Montaña & L. Eguiarte. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in Opuntia rastrera (Cactaceae) in the Chihuahuan desert: why are sexually derived recruitments so rare?. *Am. J. Bot.* 83: 63-70.
- Mandujano, M., J. Golubov & C. Montaña. 1997. Dormancy and endozoochorous dispersal of Opuntia rastrera seeds in the southern Chihuahuan Desert. *J. Arid Envir.* 36: 259-266.
- Martínez Avalos, J., H. Suzan Azpiri y C. Salazar Olivo. 1993. Aspectos ecológicos y demográficos de Ariocarpus trigonus (Weber) Schumann. *Cact. Suc. Mex.* 38: 30-38.
- Martínez-Ramos, M., E. Alvarez-Buylla & J. Sarukhán. 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology* 70: 555-558.
- Méndez González, M. y R. Durán García. 1998. Estudio poblacional de Pterocereus gauderi (Britton & Rose) Macdougal & Miranda, especie endémica y amenazada de la península de Yucatán. VII Congreso Latinoamericano de Botánica. México, D.F.
- Mendoza, G. & A. Setyarso. 1986. A transition matrix forest growth model for evaluating alternative harvesting schemes in Indonesia. *For. Ecol. Manage.* 15: 219-228.
- Menges, E. 1990. Population viability analysis for an endangered plant. *Conserv. Biol.* 4: 52-62.

- Menges, E. 1992. Stochastic modelling of extinction in plant populations. *Conservation biology. The theory and practice of nature conservation, preservation and management.* (eds. Fiedler, P. & S. Jain). pp. 253-275. Chapman and Hall, NY.
- Moloney, K. 1986. A generalized algorithm for determining category size. *Oecologia* 69: 176-180.
 - Nobel, P. 1988. Environmental biology of agaves and cacti. Cambridge University Press, N.Y.
 - Parker, K. 1989. Height structure and reproductive characteristics of senita, Lophocereus schottii (Cactaceae) in southern Arizona. *Southwest. Nat.* 34: 392-401.
 - Pierson, E. & R. Turner. 1998. An 85-year study of saguaro (Carnegiea gigantea) demography. *Ecology* 79: 2676-2693.
 - Pyke, D. & J. Thompson. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* 67: 240-245.
 - Pilbeam, J. 1980. Mammillaria, a collector's guide. Universe Books, NY.
 - Primack, R. 1993. Essentials of conservation biology. Sinauer Associates, MA.
 - Quijas Fonseca, S. 1999. Análisis demográfico por edades de Mammillaria magnimamma (Cactaceae) en el Pedregal de San Angel, México, D.F. Tesis de Licenciatura. UNAM. México, D.F.
 - Ruedas Medina, M. 1999. Germinación y crecimiento temprano de Mammillaria magnimamma. Tesis de Licenciatura. UNAM. México, D.F.
 - Rzedowski J. y G. Rzedowski. 1985. Flora Fanerogámica del Valle de México Vol. II. Escuela de Ciencias Biológicas IPN, Instituto de Ecología. México, D.F.
 - Rzedowski, J. 1994. Vegetación del Pedregal de San Angel. *Reserva ecológica "El Pedregal de San Angel". Ecología, historia natural y manejo.* (ed. A. Rojo). Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
 - Sarukhán, J. & M. Gadgil. 1974. Studies on plant demography: Ranunculus repens L., R. bulbosus L. and R. acris L. III. A mathematical model incorporating multiple modes of reproduction. *J. Ecol.* 62: 921-936.
 - Schemske, D., B. Husband, M. Ruckelshaus, C. Goodwillie, I. Parker & J. Bishop 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants *Ecology* 75: 584-606.
 - Schmalzel, R., F Reichenbacher & S. Rutman. 1995. Demographic study of the rare Coryphantha robbinsorum (Cactaceae) in southeastern Arizona. *Madroño* 42. 332-348.

- Schmitter, E. 1994 Investigación petrológica de las lavas del pedregal de San Angel. *Reserva ecológica "El Pedregal de San Angel". Ecología, historia natural y manejo.* (ed. A. Rojo). Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Silvertown, J. 1987. Introduction to plant population ecology. 2nd. ed. Longman Scientific & Technical, Essex.
- Silvertown, J. W. & J. Lovett-Doust. 1993. Introduction to plant population biology. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty & A. Mendoza. 1993. Comparative plant demography – relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *J. Ecol.* 81: 465-476.
- Silvertown, J., M. Franco & E. Menges. 1996. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conserv. Biol.* 10: 591-597.
- Soberón, J., M. Rosas y G. Jiménez. 1994. Ecología hipotética de la reserva del Pedregal de San Angel. *Reserva ecológica "El Pedregal de San Angel". Ecología, historia natural y manejo.* (ed. A. Rojo). Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Stearns, S. 1993. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford.
- Steenbergh, W. & C. Lowe. 1983. Ecology of the Saguaro III. Growth and Demography. National Park Service scientific monograph series 8, 17. US Government printing, Washington, D.C.
- Trejo, L. 1999. Abundancia y patrón de distribución espacial de Mammillaria magnimamma (Haworth) Cactaceae en la Reserva del Pedregal de San Angel, México, D.F. Tesis de Licenciatura. UNAM. México, D.F.
- Valiente-Banuet, A., F. Vite & A. Zavala-Hurtado. 1991. Interaction between the cactus Neobuxbaumia tetetzo and the nurse shrub Mimosa luisiana. *J. Veg. Sci.* 2: 11-14.
- Valiente-Banuet, A y E. Luna. 1994. Una lista florística para la reserva del Pedregal de San Angel. *Reserva ecológica "El Pedregal de San Angel". Ecología, historia natural y manejo* (ed. A. Rojo). Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, A. Casas, M. Del Coro Arizmendi & P. Davila. 1997. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacan Valley, central Mexico. *J. Arid Envir.* 37: 331-341.

- Valiente-Banuet, A. y M. Arizmendi. 1997. Interacción entre cactáceas y animales. polinización, dispersión de semillas y nuevos individuos. *Suculentas Mexicana: Cactáceas*. CVS, México, D.F.
- Valverde, T. 1995. Metapopulation dynamics of Primula vulgaris. PhD. thesis, The Open University, UK.
- Valverde, T. & J. Silvertown. 1997. An integrated model of demography, patch dynamics and seed dispersal in a woodland herb, Primula vulgaris. *Oikos* 80: 67-77.
- Valverde, T. & J. Silvertown. 1998. Variation in the demography of a woodland understorey herb (Primula vulgaris) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *J. Ecol.* 86: 545-562.
- van Groenendael, J. & P. Slim. 1988. The contrasting dynamics of two populations of Plantago lanceolata classified by age and size. *J. Ecol.* 76: 585-599.
- van Groenendael, J., H. de Kroon & H. Caswell. 1988. Projection matrices in population biology. *Trends Ecol. Evol.* 3: 264-269.
- Vite, F., A. Macías y A. Zavala. 1997. Estudio poblacional de Mitrocereus fulviceps Weber (Cactaceae). 1^{er}. Congreso Nacional sobre Cactáceas. Estado de México.
- Watkinson, A. R. 1997. Plant population dynamics. *Plant ecology* (ed. M. Crawley), pp. 359-400. Blackwell Science Ltd., Oxford.
- Werner, P. & H. Caswell. 1977. Population growth rates and age versus stage-distribution models for teasel (Dipsacus sylvestris Huds.). *Ecology* 58: 1103-1111.
- White, J. Demographic factors in populations of plants. 1980. *Demography and Evolution* (ed. O. Solbrig). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Zar, J. 1984. Biostatistical analysis. 2nd Ed. Prentice-Hall, New Jersey.
- Zavala-Hurtado, A. & A. Díaz-Solís. 1995. Repair, growth age and reproduction in the giant columnar cactus Cephalocereus columna-trajani (Karwinski ex. Pfeiffer) Schumann (Cactaceae). *J. Arid Envir.* 31: 21-31.
- Zavala, A., A. Díaz, P. Valverde y F. Vite. 1997. Estudio demográfico de Mammillaria pectinifera Weber (Cactaceae) en el valle de Zapotitlán, Puebla. 1^{er}. Congreso Nacional sobre Cactáceas. Estado de México.