

00322
171



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTRUCTURA POBLACIONAL Y DISTRIBUCION ESPACIAL DE *Senecio praecox* EN EL AJUSCO MEDIO, D. F. IMPLICACIONES PARA SU REINTRODUCCION EN SITIOS PERTURBADOS

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G O
P R E S E N T A ,

HECTOR RAFAEL RODRIGUEZ DE LA VEGA CUELLAR

DIRECTOR DE TESIS: DRA. MARIA DEL ROSUELO BONFIL SANDERS



L.A



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

Estructura poblacional y distribución espacial de *Senecio praecox* en el Ajusco Medio, D.F. Implicaciones para su reintroducción en sitios perturbados.

realizado por Héctor Rafael Rodríguez de la Vega Cuéllar

con número de cuenta 8922019-9, quien cubrió los créditos de la carrera de Biólogo

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders

Propietario Dr. Eduardo Morales Guillaumin

Propietario Dra. Silva Castillo Argüero

Suplente Dr. Zenón Cano Santana

Suplente Biol. Rubén Pérez Ishiwara

FACULTAD DE CIENCIAS
U N A M.

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

L. B

1.c



*Isidora es, pues, la ciudad de sus sueños; con una diferencia.
La ciudad soñada lo contenta joven; a Isidora llega a edad avanzada*

Italo Calvino
Las Ciudades Invisibles

I. D

A mi madre

A mi abuelo Héctor, por compartir sus últimos años

A mi Padre, por los algoritmos

**A mis hermanos Ricardo, Stalin, Tere, Camila, Cecilia
y especialmente a Nora, por el milagro de su vida**

**A la Coordinadora de Estudiantes de posgrado y Sedes de Investigación
por la travesía y el naufragio**

L. E

Agradecimientos

A Consuelo Bonfil Sanders, quien dirigió esta tesis con generosidad y paciencia.

A los sinodales Silvia Castillo, Rubén Pérez, Eduardo Morales, Zenón Cano, Pedro Eloy Mendoza, Tere Valverde y Michael Hutchings por sus valiosas observaciones y sugerencias que enriquecieron el trabajo.

A todos aquellos que ayudaron en el trabajo de campo: Alejandro Peña, Edith Vieyra, Victoria Cuéllar y Enrique Mota. Agradezco particularmente a Victor Peña por sus enseñanzas y por la nada fácil tarea de realizar la plantación.

Por último, mención especial merece Don Alfonso, quien fue un apoyo insustituible para todos los que trabajamos en el Ajusco.

Índice

1. Introducción	1
1.1 Presentación del trabajo	1
1.2 Descripción de <i>Senecio praecox</i>	2
1.3 Ecología de poblaciones	3
1.3.1 Estructura de tamaños y tablas de vida	3
1.3.2 Distribución espacial	6
1.4 Regeneración de plantas	10
1.4.1 Establecimiento	10
1.4.2 Nodricismo y regeneración	11
2. Objetivos	13
3. Método	14
3.1 Zona de estudio	14
3.2 Aspectos poblacionales de <i>S. praecox</i>	18
3.2.1 Estructura de tamaños de la población	18
3.2.2. Distribución espacial	21
3.3 Plantación experimental: evaluación del papel de las nodrizas en las primeras fases del ciclo de vida	23
4. Resultados	25
4.1 Demografía	25
4.1.1 Estructura de tamaños	25
4.1.1.1 Comparación entre transectos	27
4.1.2 Fecundidad	29
4.1.3 Tabla de vida	36
4.2 Distribución espacial	37
4.2.1 Evaluación del patrón de distribución	41
4.2.2 Distribución bajo dosel por clase de tamaño	49
4.3 Plantación experimental: supervivencia, crecimiento y su relación con nodrizas	49
4.4 Supervivencia y crecimiento de las plántulas establecidas naturalmente	54

5. Discusión	56
5.1 Estructura de tamaños	56
5.1.1 Fecundidad y tamaño	58
5.1.2 Fecundidad y exposición lumínica	59
5.2 Patrón de distribución y nodricismo	60
5.3 Plantación experimental	62
5.3.1 Germinación	62
5.3.2 Supervivencia y nodricismo	62
5.3.3 Crecimiento y nodricismo	64
5.4 Plántulas establecidas naturalmente	65
5.5 Reintroducción de <i>S. praecox</i> en sitios perturbados del Pedregal	66
Bibliografía	68
Apéndice A. Métodos de varianza por cuadros	75
Apéndice B. Elección del estimador de tamaño	77

1. #

Introducción

1.1 Presentación del trabajo

El presente estudio se enmarca en el Proyecto de Restauración Ecológica que se llevó a cabo en el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) a partir de 1990 sobre 30 ha de matorral que fueron severamente perturbadas por el asentamiento de la colonia irregular "Lomas del Seminario", misma que fue desalojada tras la creación del parque en 1989. Los objetivos de este proyecto fueron (Bonfil *et al.*, 1997):

- a) Promover el establecimiento de una comunidad vegetal que represente el antecedente sucesional directo del que existía antes de la perturbación, permitiendo así reintroducir en el mediano plazo los elementos florísticos y faunísticos particulares de la zona.
- b) Implementar un programa de educación ambiental para formar conciencia en la población local sobre la importancia de rescatar y mantener el ecosistema.

La importancia de la restauración de la zona reside tanto en los servicios ambientales que ofrece el parque a la Ciudad de México, como en la biodiversidad que alberga. Entre los primeros destaca el papel del PECM como parte de la zona donde se registra la mayor pluviosidad y filtración para la recarga de los mantos acuíferos responsables de alrededor del 80% del abastecimiento de agua a la ciudad (Vázquez-Jaimes, 1995). En términos de biodiversidad el PECM constituye uno de los principales remanentes naturales del Pedregal de San Ángel, la región con más alta riqueza de especies de la Cuenca de México. Al respecto, Rzedowski (en Carrillo 1995) señala que en 1954 podían encontrarse en el pedregal a poco menos de la mitad de las especies de flora registradas para toda la cuenca en sólo el 1% del territorio, es decir, una proporción de magnitud equiparable a la que México guarda frente al mundo en el mismo rubro.

Como parte del proyecto de restauración se identificó a un conjunto de especies relevantes, ya sea por ser componentes importantes del sistema original, o bien porque con ellas se podría dirigir el proceso de sucesión (Luken 1990). Para estas especies se consideró necesario contar con un diagnóstico del estado de la población natural, es decir, de un análisis demográfico básico que permitiera establecer si la población estaba

umentado, decreciendo o estable, a la vez que llevara a identificar cuáles son los estadios del ciclo de vida más importantes y/o que pueden ser objeto de manipulación en un programa de reintroducción de la especie en sitios perturbados. Adicionalmente, se juzgó indispensable identificar los principales componentes de los sitios seguros para su establecimiento (*sensu* Harper, 1961), es decir, los requerimientos ambientales y bióticos para que éste sea exitoso.

Entre las especies seleccionadas destaca *Senecio praecox* por ser uno de los elementos fisonómicamente dominantes en el paisaje del matorral a la altura del Ajusco Medio y por que su particular fenología ha llevado a sugerir que podría mantener poblaciones de polinizadores durante la época de secas (Soberón, *et al.*, 1991b); al respecto, se conoce que al menos 31 especies de insectos visitan sus flores (Figueroa, 1997). Otros roles ecológicos estudiados o sugeridos para *S. praecox* en el pedregal son la estrecha relación que mantiene con al menos 13 especies de artrópodos que viven en él (Lechuga, 1971) y su posible papel como nodriza de *Mammillaria magnimamma* (Panti, 1984; Trejo, 1999).

Para la recuperación de los sitios perturbados del matorral xerófilo resultaba prioritaria la reintroducción de *S. praecox*, ya que además de ser una especie ecológicamente relevante, prometía tener buenas posibilidades de éxito, pues no requiere de suelos desarrollados para crecer y se establece de manera natural en los ambientes rocosos del Pedregal de San Ángel (Rzedowski, 1954). Por otro lado, el conocimiento de aspectos básicos de la ecología de poblaciones de esta especie resulta una contribución importante al conocimiento de las especies nativas del Valle de México.

1.2 Descripción de *Senecio praecox*

Senecio praecox (= *Pittocaulon praecox*) (Cav.) DC var. *praecox* es un arbusto candelabroforme o planta arborescente de 1 a 4 m de altura, de tallo flexible, carnoso, cilíndrico en toda su longitud; las hojas, pecioladas y palmeadas, forman racimos sobre el ápice de los tallos; presentan cabezuelas agrupadas en racimos también en el ápice de los tallos; cada cabezuela contiene de 5 a 7 flores radiadas, con 5 a 6 radios color amarillo, el número de flores internas varía de 15 a 18 (Rzedowski y Rzedowski, 2001). La floración ocurre de febrero a mayo, justo antes de la época de lluvias; al caerse las flores, nacen las hojas que permanecen hasta finales de noviembre o diciembre (Martínez-Romero, 1997).

Senecio praecox se distribuye en bosques secos de encino y en lugares pedregosos del D.F., Estado de México, Jalisco, Michoacán, Querétaro, San Luis Potosí, Oaxaca y Zacatecas (Rzedowski y Rzedowski, 2001). En algunas regiones se utiliza la resina que mana de la corteza para curar el reumatismo, la resequedad de la piel y grietas en los talones (Lechuga, 1971). El follaje y las flores se usan en arreglos en templos y casas, así como en coronas el día de muertos. Popularmente se le conoce como chipiachí (purépecha), cineraria, hierba olorosa, candelero, palo bofo, palo bobo, tesapacle, tezapatli y palo loco (Anacleto, 1996), este último nombre debido a su floración en época de secas.

1.3 Ecología de poblaciones

Una población se define como un conjunto de individuos de la misma especie que interaccionan en un área geográfica definida (Silvertown, 1987). Como nivel de organización presenta características emergentes, como son: densidad, distribución espacial y una dinámica numérica de supervivencia y reproducción. Estas características demográficas constituyen el campo de estudio de la ecología de poblaciones, que tiene por objetivo describirlas y explicar y comprender los factores que las determinan.

En términos de biología de la conservación y de restauración ecológica, los estudios de ecología de poblaciones han sido ampliamente utilizados para la identificación de poblaciones en riesgo, para la elaboración de planes de manejo y para el diseño de estrategias de reintroducción de especies (Beeby, 1993; Newman, 1993; Silvertown *et al.*, 1996).

1.3.1 Estructura de tamaños y tablas de vida

El comportamiento demográfico de una población puede resumirse por medio de la siguiente ecuación:

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

Donde N representa el tamaño de la población, B el número de nacimientos, D el número de muertes, mientras que I y E son el número de inmigrantes y de emigrantes respectivamente.

En la determinación de los parámetros demográficos básicos de una población (B , D , I y E) no todos los individuos vivos tienen la misma importancia: fenómenos como una alta mortalidad en etapas tempranas de la vida o la proporción de individuos reproductivos y su tasa reproductiva, pueden gobernar la dinámica general de crecimiento, decremento o estabilidad de la población. En consecuencia, es necesario conocer el comportamiento de la dinámica numérica para identificar las fases más relevantes en el ciclo de vida, para lo cual es útil la construcción de tablas de vida, las cuales resumen información relevante de supervivencia y reproducción en cada fase del ciclo de vida.

En una tabla de vida construida con categorías de edad generalmente se incluyen los siguientes datos:

n_x	número de individuos vivos en la categoría x
l_x	supervivencia: probabilidad de que un individuo sobreviva desde el nacimiento hasta la categoría x
p_x	supervivencia de la categoría x a $x + 1$
q_x	mortalidad de la categoría x a $x + 1$
m_x	función de maternidad: número de descendientes de un individuo promedio de la categoría x
e_x	número promedio de años que se espera viva un individuo de edad x (en el caso de una estructura de tamaños, este parámetro representa el tamaño que se espera alcance un individuo de tamaño x)

A partir de la información vertida en la tabla de vida se obtienen descriptores de la dinámica poblacional, como la tasa reproductiva neta R_0 , que representa el número de descendientes por individuo promedio en el total de su vida. R_0 es definida como:

$$R_0 = \sum_{x=0}^k l_x m_x$$

Otro parámetro útil es el tiempo generacional G , es decir la categoría promedio en la que los individuos tienen su descendencia.

$$G \approx \sum_{x=0}^k x l_x m_x / R_0$$

Por último, pueden obtenerse dos descriptores del crecimiento poblacional en relación con el tiempo: la tasa intrínseca de crecimiento poblacional r , que establece el número de individuos producidos por individuo por unidad de tiempo, y la tasa finita de crecimiento poblacional λ .

$$r \approx \ln (R_0)/G$$

$$\lambda \approx e^r$$

Existen dos tipos fundamentales de estudios demográficos: los estudios dinámicos, que consisten en el seguimiento de una cohorte de individuos a través de uno o varios años, y los estudios estáticos (o sincrónicos), en los cuales se analiza únicamente la estructura de edades y la fecundidad en un momento dado. En este último caso la estructura de edades de una población es parecida a "un recuadro de una película, que puede darnos información acerca de qué ocurrió antes y qué puede seguir" (Silvertown, 1987). A partir del estudio de la estructura de edades, y bajo el supuesto de una tasa de natalidad constante, es posible reconstruir el comportamiento demográfico de una población (Harper, 1977; Begon *et al.*, 1986; Silvertown, 1987), e incluso inferir eventos históricos como si el reclutamiento fue continuo o periódico, o si se presentó una perturbación que afectó drásticamente a la población en algún momento anterior.

Ahora bien, para muchos organismos no es sencillo establecer la edad de los individuos y ésta no es siempre la variable que determina su comportamiento demográfico. En organismos modulares, como los corales, o en insectos que atraviesan por varias fases de desarrollo, puede ser más útil usar una clasificación por estadios en lugar de la edad. Esto sucede también en las plantas, aunque en este caso puede ser más difícil definir estadios. En general se aceptan aquéllos que son discretos y evidentes (como semilla, plántula y adulto), pero éstos frecuentemente abarcan intervalos de desarrollo muy amplios en especies de vida larga. Es por ello que frecuentemente se usa una clasificación basada en el tamaño de los individuos, transformando una variable continua en categorías discretas. La elección de un modelo estrictamente basado en la edad, uno estrictamente basado en el estado, o un híbrido entre ambos depende del organismo bajo estudio (Silvertown, 1987; Begon *et al.*, 1996).

1.3.2 Distribución espacial

Se reconocen tres tipos de patrones en que los organismos sésiles pueden distribuirse en el espacio: regular, azaroso y agregado (Figura 1.1). El primero de ellos es el menos común en la naturaleza, y ocurre cuando los organismos se encuentran regularmente espaciados; en el azaroso la localización de individuos es independiente entre sí, y en el agregado los individuos se encuentran en parches de alta densidad, inmersos en una matriz de baja densidad (Trejo, 1999). En general el estudio de los patrones de distribución tiene el objetivo de elaborar hipótesis concernientes a la estructura ecológica de las comunidades (Ludwing y Reynolds, 1988).

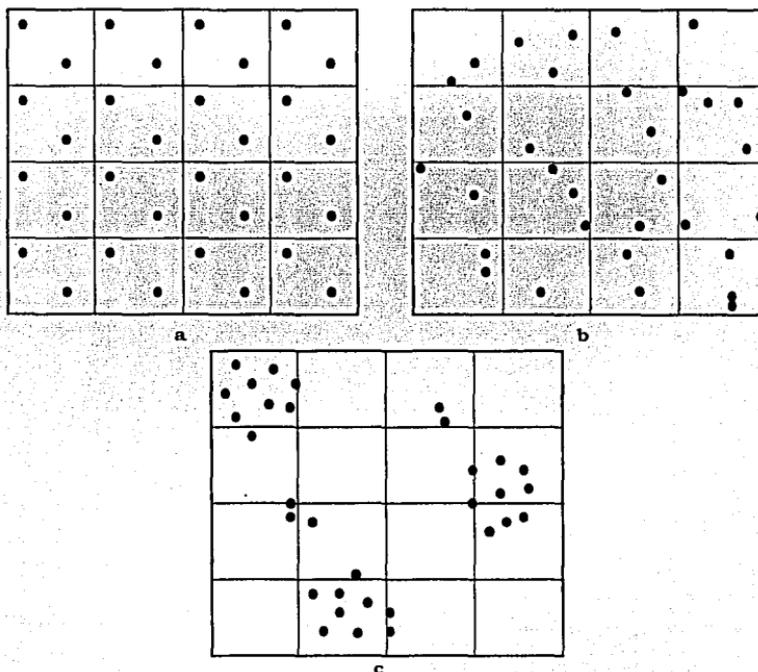


Figura 1.1 Patrones de distribución en áreas continuas: a) regular, b) azaroso y c) agregado

La distribución espacial se ve afectada por las interacciones entre factores intrínsecos del organismo, como sus necesidades de recursos y su dinámica poblacional, y factores ambientales bióticos y abióticos (Greig-Smith, 1952; Begon *et al.*, 1986). Algunos de los factores reportados en la literatura como incidentes sobre el patrón de distribución son la competencia, la herbivoría, la dispersión de propágulos y factores abióticos referentes a la disponibilidad de recursos, como la distribución espacial de los mismos y factores limitantes (Harper, 1977; Begon, *et al.*, 1986; Krebs, 1989; Trejo, 1999).

El patrón de distribución regular es determinado fundamentalmente por la competencia intraespecífica: los organismos se repelen mutuamente, provocando espaciamientos regulares entre ellos. Una de las consecuencias interesantes de una competencia intensa es una correlación directa entre el tamaño de los individuos y la distancia entre los mismos. La distribución azarosa y la agregada indican una menor relevancia de la competencia en relación con otros factores (Pielou, 1962).

Las diferentes estrategias de dispersión de propágulos afectan la distribución espacial. Las semillas pueden dispersarse muy poco, en cuyo caso las plántulas generalmente se encuentran formando parches bajo el árbol madre. Cuando se dispersan por medios físicos, como el agua o el viento, estos medios favorecen la formación de parches de vástagos sobre todo cuando la distancia recorrida por las semillas es corta. Si la dispersión se produce por medios más especializados, como el transporte por organismos particulares (p. ej. aves), se puede favorecer la agregación en sitios de descanso o perchado (Urbanska, 1997). Una topografía accidentada provoca diferencias considerables en la disponibilidad de recursos en el espacio, lo que afecta el establecimiento de las plantas y por tanto, su patrón de distribución. La herbivoría también puede actuar sobre el patrón de distribución, cuando ocurre preferencialmente sobre ciertos sitios y provoca la muerte de los organismos, lo que es más común en plántulas (Steenberg y Lowe, 1964; Hutto *et al.*, 1986).

Las plantas que actúan como nodrizas crean parches microambientales que se reflejan en una distribución agregada de las especies que se establecen bajo ellas, al menos en los primeros estadios de vida (Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). Dependiendo de las dimensiones que alcancen los vástagos en estado adulto, del tamaño de la nodriza y de la densidad de plántulas, el crecimiento puede ocasionar una fuerte competencia intraespecífica, por lo que en muchos casos el patrón de distribución

cambia gradualmente de agregado a azaroso o regular, conforme aumenta el tamaño de los individuos (Hutchings, 1978, 1979).

Existen varios métodos para determinar el patrón de distribución; en el caso de superficies de distribución continuas todos ellos tienen ventajas y desventajas, por lo cual autores como Ludwig y Reynolds (1988) sugieren utilizar varios, con el fin de establecer conclusiones con base en la consistencia de los resultados obtenidos en más de un tipo de análisis. A continuación describen algunos de estos métodos.

Índice de dispersión

El índice de dispersión (ID) se define como (Ludwig y Reynolds, 1988):

$$ID = s^2/\bar{x}$$

donde s^2 y \bar{x} representan la varianza y la media de la muestra respectivamente; el ID se basa en la distribución de frecuencias esperada del número de individuos presentes en unidades de muestra (UM) de tamaño fijo (Cuadro 1.1) en cada uno de los tipos de distribución espacial, como a continuación se explica.

Cuadro 1.1 Distribución de probabilidad e índice de dispersión (ID) en los patrones de distribución

Patrón de distribución	Probabilidad de que se presente un individuo en una UM donde hay otro	Distribución de probabilidad	ID
Regular	Disminuye	Binomial positiva	< 1
Azaroso	No se afecta	Poisson	≈ 1
Agregado	Aumenta	Binomial negativa	> 1

En el patrón azaroso se espera una curva de distribución de probabilidad de tipo Poisson, ya que la presencia de un individuo en una UM no afecta la probabilidad de la presencia de otro, siendo la varianza aproximadamente igual a la media; en el patrón regular se espera una varianza mucho menor a la media, pues la presencia de un individuo disminuye la probabilidad de la presencia de otro a determinadas distancias, provocando una baja varianza por la constancia de las distancias entre individuos, y en el caso del patrón agregado, por el contrario, la distribución de probabilidad es de tipo binomial negativa, ya que la presencia de un individuo aumenta la probabilidad de encontrar otro, produciendo altas frecuencias de UM con muchos individuos y con ninguno, haciendo que la varianza aumente considerablemente en relación con la media.

Ludwing y Reynolds (1988) proponen como prueba estadística del ID para muestras pequeñas ($n < 30$, donde n es el número de UM) la prueba de χ^2 . Si el valor χ^2 obtenido se encuentra entre las probabilidades de 0.975 y 0.025 en tablas ($p > 0.05$) se acepta una distribución tipo Poisson, que indica un patrón azaroso; si el valor es menor al correspondiente a la probabilidad de 0.975 se sugiere un patrón regular, y si es superior al correspondiente a una probabilidad de 0.025 se acepta el patrón agregado. Para pruebas de $n \geq 30$ se sugiere el estadístico d , calculado como:

$$d = \sqrt{2\chi^2} - \sqrt{2(n-1)} - 1$$

En este caso se acepta (con una $p < 0.05$) un patrón azaroso con valores de $-1.96 < d < 1.96$; un patrón regular con $d < -1.96$ y un patrón agregado con $d > 1.96$.

Estas pruebas no permiten comparar la intensidad de la agregación entre muestras de tamaño o con número de individuos diferentes, ya que el ID es muy sensible a ambos factores. Para resolver este inconveniente, una vez que se ha indicado un patrón agregado por las pruebas χ^2 o d , se utiliza el índice de Green (IG), que es independiente de n (el tamaño de muestra) y con el cual pueden compararse muestras con diferentes números de individuos, medias y número de UM. El IG se calcula con la siguiente fórmula:

$$IG = \frac{(s^2/\bar{R}) - 1}{n-1}$$

Aún cuando el ID y el IG son parámetros útiles para detectar fácilmente patrones de distribución, tienen la desventaja de aceptar a la UM como una unidad natural, lo cual puede ser bastante exacto en casos como la distribución de insectos en una planta, donde una hoja es una unidad natural y apropiada, pero en casos de distribución sobre un área continua la "naturalidad" de la UM desaparece (Ludwing y Reynolds, 1988). El ID es muy sensible al tamaño de la UM, pudiéndose detectar cualquier tipo de patrón en el mismo conjunto de datos al cambiar la escala. Esta desventaja se supera al utilizar los métodos de varianza por cuadros agrupados y de varianza local de dos términos (BQV y TTLQV, respectivamente por sus siglas en inglés), los cuales se describen en el Apéndice 1.

1.4 Regeneración de poblaciones de plantas

1.4.1 Establecimiento

De acuerdo con Harper *et al.* (1961) el ambiente favorable para la germinación de las semillas y el establecimiento de plántulas de una especie constituye un "sitio seguro". En muchos trabajos se ha intentado caracterizar los sitios seguros, describiendo las características del medio físico en las que se producen la germinación y el establecimiento de una especie dada, en términos de sustrato (Harper, 1977; Hamrick y Lee, 1987; Valencia, 1992), radiación (Monk y Gabrielson, 1985; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Facelli y Pickett, 1991) y cantidad y tipo de hojarasca (Monk y Gabrielson, 1985; Harmon *et al.*, 1986; Hamrick y Lee, 1987), entre otros. El concepto de sitio seguro también incluye a los factores bióticos, e implica por lo tanto ambientes favorables en términos de depredadores (Quintana *et al.*, 1992), competencia (Facelli y Pickett, 1991b), comensalismo (Urbaska, 1997) y otras interacciones.

La disponibilidad de sitios seguros es uno de los principales determinantes de la composición y la estructura de las comunidades vegetales y, en consecuencia, es también un elemento que explica la dinámica de las mismas. De hecho, la dinámica sucesional puede entenderse como un proceso de creación y remplazamiento de sitios seguros (Urbanska, 1997). La misma autora plantea que en el diseño de proyectos de reintroducción de especies de plantas en un marco de restauración ecológica deben reconocerse las características de los sitios seguros para la regeneración de la especie que se desea reintroducir, en función de los retos específicos del ecosistema. En comunidades de zonas xéricas, como el matorral del Pedregal de San Ángel, el reto principal a superar es la escasez de agua (Flores, 1994), que en este caso es resultado del escaso desarrollo

del suelo. La evaluación del grado de perturbación, que es necesaria para el planteamiento de las estrategias específicas de reintroducción, puede realizarse en función de la disponibilidad y densidad de estos sitios seguros.

Un concepto relacionado con el de sitio seguro, aunque más amplio, es el de "nicho de regeneración" propuesto por Grubb (1977). En él se parte de la consideración de que el nicho de regeneración puede diferir del nicho de los individuos adultos de una especie. Grubb considera que éste es "una expresión de los requerimientos para una alta probabilidad de éxito en el reemplazo de un individuo maduro por un nuevo individuo maduro de la siguiente generación". Sin embargo, ya que el nicho tiene una connotación multidimensional, resulta una empresa a largo plazo el conocer o establecer todos sus componentes, por lo que con el presente trabajo se buscó caracterizar, en términos gruesos, las características principales de lo que constituye un "sitio seguro" para *S. praecox* en la zona de estudio.

1.4.2 Nodricismo y regeneración

El fenómeno de nodricismo o plantas nodriza designa a la interacción comensalista en que una planta adulta (en general un arbusto o un árbol) brinda protección y condiciones microambientales favorables para el establecimiento de plántulas de otra especie (Urbanska, 1997). Aunque este fenómeno se ha estudiado sobre todo en ecosistemas áridos, también se ha reportado en pastizales (Ryser, 1993) y en tundra (Bliss y Peterson, 1992). Como creador de sitios seguros, el nodricismo es uno de los fenómenos determinantes de la estructura y la dinámica de la vegetación en zonas xéricas, al estar implicado en la generación de patrones de agregación de especies y en general en la dinámica de parches (Steenbergh y Lowe, 1969; Turner *et al.*, 1969; Patten, 1978; Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991).

Por su papel en la regeneración, resulta muy útil reconocer la existencia de una interacción de nodricismo, ya que permite diseñar estrategias de recuperación de sitios perturbados, ya sea mediante la incorporación de especies nodriza como estrategia para "acelerar" la sucesión, o favoreciendo la reintroducción de especies sucesionalmente avanzadas al transplantarlas bajo nodrizas.

Existen dos trabajos que abordan el nodricismo en el Pedregal de San Ángel. En uno de ellos, Ruiz-Amaro (1996) llevó a cabo un estudio de microsucesión bajo *Sedum oxypetalum* y *Buddleia cordata*, dos elementos típicos del matorral, encontrando un efecto amortiguador del ambiente bajo estas plantas, que se reflejó en una menor diversidad de especies en comparación con sitios descubiertos, con un establecimiento mayor, aunque incipiente, de especies sucesionalmente avanzadas bajo *Sedum*. Por otro lado Bonfil *et al.* (en prensa) encontraron que la tasa de mortalidad de plántulas de encino de un año trasplantadas en sitios perturbados fue mucho menor cuando fueron colocadas bajo la copa de plantas previamente establecidas que cuando se trasplantaron en sitios descubiertos. En particular, este estudio sustentó la hipótesis de que varias especies del matorral podrían depender de la presencia de plantas nodriza para su regeneración.

Objetivos

- I. Identificar procesos ecológicamente relevantes para el mantenimiento y la regeneración de una población de *Senecio praecox* en el Parque Ecológico de la Ciudad de México (Ajusco Medio) por medio de:
 - Ia. Elaborar de una tabla de vida a partir de la estructura de tamaños de la población de *S. praecox*.
 - Ib. Determinar el patrón de distribución espacial de esta especie en la localidad, así como su relación con el tamaño de los individuos.
- II. Establecer el efecto de las plantas nodriza sobre la distribución espacial y la regeneración de esta especie.
- III. Diseñar una estrategia de reintroducción de esta especie en sitios perturbados, a partir de los resultados obtenidos en una plantación experimental y de las características de la estructura de tamaños y del patrón de distribución.

Método

De acuerdo con los objetivos, el presente trabajo se dividió en dos grandes apartados. En el primero se buscó establecer algunos parámetros de la población de *S. praecox*, concretamente: abundancia, estructura de tamaños, fecundidad y distribución espacial, que permitan un mayor conocimiento de la ecología de poblaciones de la especie. Con estos datos se pretende aportar bases sólidas para el diseño de estrategias de manejo y conservación de esta especie, que atiendan con mayor conocimiento de causa a la complejidad ecológica de la zona. En el segundo apartado se realizó una plantación experimental, con el fin de brindar elementos para diseñar estrategias de reintroducción de *S. praecox* en sitios perturbados, tarea que puede considerarse urgente en algunos de ellos.

3.1 Zona de estudio

Al ser decretado como zona sujeta a protección ecológica, el Parque Ecológico de la Ciudad de México contaba con 725 ha, aunque tras diversos litigios se ha visto reducido a aproximadamente 577 ha. Se ubica en la parte media de la ladera norte del volcán Ajusco a la altura del km. 6 de la carretera Picacho-Ajusco, entre los 19° 14' y 19° 18' LN y los 99° 15' y 99° 10' LO, entre la cotas altitudinales de 2400 y 2900 m snm (Figura 3.1). Forma parte de la provincia fisiográfica del Eje Neovolcánico Transversal (Lugo-Hubp, 1984).

En el PECM existen dos unidades geológicas claramente diferenciadas: la más antigua está representada por una pequeña elevación en la porción este del parque, que pertenece a la formación Las Cruces, del Plioceno y tiene una edad aproximada de 8 millones de años (Vázquez-Sánchez y Jaimes, 1989). Está compuesta por rocas eruptivas de andesita, textura uniforme y color rosado. La segunda unidad, que abarca la mayor parte del parque, corresponde a la formación Chichinautzin del Pleistoceno-Holoceno (Lugo-Hubp, 1984). El sustrato característico de ésta se originó por las erupciones del volcán Xitle y conos adyacentes, en particular por una probable fractura paralela a los conos del Xitle-Cuatztontle-Oloica, que cubrió de lava una extensión aproximada de 80 km², generando un patrón sumamente heterogéneo y continuo de sustratos para la

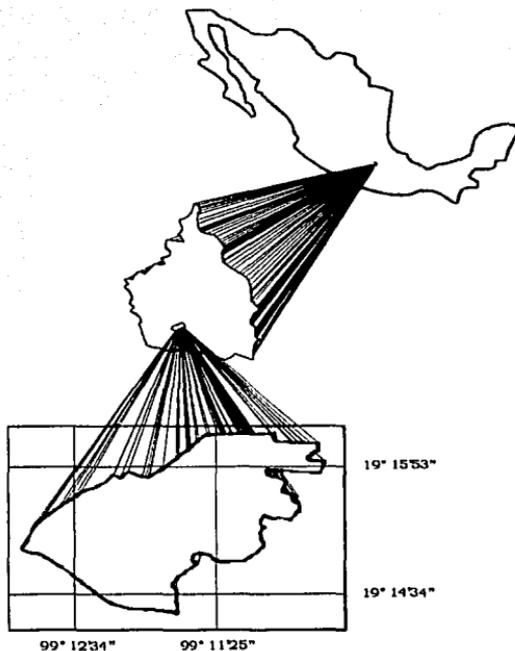


Figura 3.1 Localización del Parque Ecológico de la Ciudad de México
(Tomado de Vázquez-Jaimes, 1995).

vegetación (Enciso de la Vega, 1979). El Pedregal resultante está formado por roca ígnea basáltica de olivino, arena volcánica y material piroclástico (Ordóñez, 1890, en Rzedowski, 1954); la lava es de tipo de solidificación pahoehoe o dermolítico (Enciso de la Vega, 1979; Córdova *et al.*, 1994).

En la zona cubierta por basaltos, el suelo que puede acumularse en grietas y depresiones es principalmente de origen eólico y orgánico, con una mínima aportación de la roca madre (Rzedowski, 1954). En la parte sureste del Parque se encuentran montes libres de lava, que presentan suelos bien desarrollados y horizontes claramente

diferenciables. Garza (1997) comparó los suelos de tres comunidades vegetales -bosque denso, encinar abierto y matorral xerófilo- y encontró una gran heterogeneidad en las características químicas, con pocas diferencias consistentes. Entre ellas destacan: menor pH en el suelo del bosque, más fosfatos en suelos de bosque y encinar abierto y más nitrógeno orgánico (nitritos y nitratos) en el pedregal en que se asienta el matorral.

En la zona se registra escasa variación térmica, con una temperatura anual promedio de 15.2°C. La temperatura mensual más alta se presenta en mayo y la más baja en enero. La precipitación anual es de aproximadamente 1000 mm, y se concentra en el periodo de junio a septiembre, con precipitaciones menores en abril, mayo y octubre (Álvarez-Cruz, 1992). El clima es clasificado como Cb(w₂)(w)ig, templado semifrío con lluvias en verano y corresponde al más húmedo de los subhúmedos (García, 1964; Álvarez-Cruz, 1992). El climograma de la localidad se presenta en la Figura 3.2.

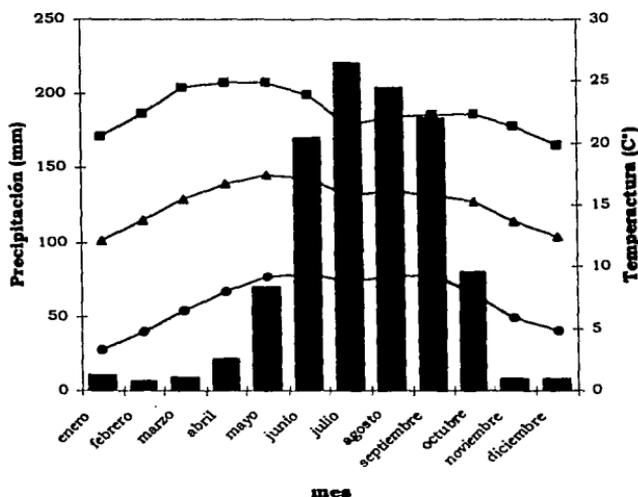


Figura 3.2 Diagrama ombrotérmico de la zona de estudio obtenido con datos de la estación meteorológica Desviación Alta al Pedregal de 1967 a 1987. La precipitación promedio se representa con las barras, la temperatura mínima, media y máxima se representa con los marcadores ●, ▲ y ■, respectivamente.

Los diversos estudios que caracterizan a las comunidades vegetales del PECM no concuerdan en una clasificación única de la vegetación, en especial la que se desarrolla sobre el derrame de lava. Esto se debe en parte a los diferentes criterios utilizados por cada investigador, así como a la heterogeneidad del paisaje (que se incrementó con los grados variables de perturbación causados por el asentamiento Lomas del Seminario), a los amplios ecotonos que se forman entre cada comunidad y a los diferentes momentos históricos en que se realizaron los estudios. Destacan tres investigaciones que resumiré brevemente señalando las posibles convergencias.

El primer estudio es el de Rzedowski (1954) en su trabajo clásico sobre el Pedregal de San Ángel. Al extraer aproximadamente el área del PECM del mapa de tipos de vegetación que él elaboró, se encuentran cuatro asociaciones de vegetación: *Senecionetum praecosis*, *Quercetum rugosae fruticosum*, *Quercetum rugosae crassipedis* y *Pinetum teocote*. Las dos primeras se desarrollan sobre el derrame de lava y las dos últimas sobre los suelos más desarrollados anteriormente descritos. Cabe destacar que según el mapa de Rzedowski el PECM prácticamente no tendría la asociación *Senecionetum praecosis* sino la de *Quercetum rugosae fruticosum*, aunque señala enfáticamente la formación de amplios ecotonos entre estas dos asociaciones.

Soberón *et al.* (1991) distinguen sobre el derrame de lava a un bosque de encino abierto (que correspondería a *Quercetum rugosae fruticosum*) y a un matorral xerófilo dominado por *Sedum oxypetalum*. Sin embargo, de acuerdo con González (1996) en su estudio sobre la vegetación del PECM, el matorral de *Sedum* se presenta en apenas el 1.9% de la superficie del Parque y representa un estadio sucesional secundario, mientras que el matorral xerófilo primario ocupa un 41.6%. Este matorral se divide a su vez en matorral de *Senecio praecox*, ubicado por debajo de los 2400 m snm y matorral de *Agave salmiana*, ubicado arriba de 2410 msnm, aunque aclara que esta división no es florística sino fisonómica.

Por otro lado, no se han realizado estudios que permitan distinguir las variables ambientales que determinan la presencia de matorral xerófilo o encinar, y tampoco existen mapas detallados que permitan la diferenciación espacial de estas dos comunidades, amén de que los ecotonos son muy amplios y sobre ellos se superponen diversos tipos y grados de perturbación, por lo que en ocasiones no es fácil distinguir entre el matorral perturbado y el conservado. Por todo ello, puede considerarse que una visión general apropiada es la ofrecida por Bonfil *et al.* (1997) y Cabrera *et al.* (1998), quienes distinguen en el Parque a un bosque de pino-encino en las partes más altas,

seguido por un bosque de encino, un encinar abierto, un matorral xerófilo (con presencia importante de *Senecio praecox*, *Agave salmiana* y *Sedum oxypetalum*, entre otros) y un matorral perturbado con *Buddleia cordata* como elemento dominante. Los últimos tres tipos de vegetación crecen sobre el pedregal. González (1996) señala al matorral xerófilo como la comunidad más diversa del PECM, con el 67% del total de especies registradas (309 de un total de 461 especies).

3.2 Aspectos poblacionales de *S. praecox*

3.2.1 Estructura de tamaños de la población

Con el fin de determinar la estructura de tamaños y la distribución espacial de *S. praecox* se eligieron cuatro sitios en los cuales no se observaron signos evidentes de perturbación reciente, tales como cúmulos de rocas removidas o grandes extensiones dominadas por *Buddleia cordata* (tepozán). Entre marzo y abril de 1998 en cada uno de los sitios se tendió un transecto de 100 x 5 m, en el que se midieron todos los individuos mayores de 4 cm de altura, registrando los siguientes datos:

- a) localización a lo largo del transecto (registrada cada m a lo largo del transecto),
- b) altura total (de la rama más alta),
- c) cobertura (midiendo el diámetro mayor y su perpendicular),
- d) número de ramas terminales,
- e) número de racimos,
- f) presencia-ausencia de sombra provista por vegetación previamente establecida,
- g) en su caso, especie o especies que ofrecían la sombra.

Después de analizar los datos de altura, cobertura y número de ramas terminales, se eligió, para formar las categorías de tamaño, aquélla que permitiera representar mejor la variación en el tamaño y agrupar de manera práctica a los individuos. El número de clases seleccionado inicialmente fue de diez.

Se estableció la estructura de la población usando el total de individuos registrados en los cuatro transectos. Adicionalmente, se comparó la estructura de tamaños en cada transecto mediante una tabla de contingencia de 4 (transectos) x 8 (clases de tamaño) y una prueba χ^2 , para establecer qué tanto difería la estructura entre ellos.

Para calcular la fecundidad se registraron, tanto en individuos de los transectos como en otros ubicados en sitios aledaños, cuatro variables: número de racimos por individuo, número de cabezuelas por racimo, número de semillas por cabezuela y proporción de semillas viables. Los tamaños de muestra usados para evaluar cada una de estas variables se muestran en el Cuadro 3.1.

Cuadro 3.1 *Tamaños de muestra usados para contabilizar las estructuras reproductivas de S. praecox en el PECM.*

Variable	Tamaño de muestra	Tamaño de muestra (no. de individuos)
Racimos por individuo	400 individuos	400
Cabezuelas por racimo	182 racimos	96
Semillas por cabezuela	60 cabezuelas	14
Proporción de semillas viables	51 racimos	40

El número de racimos por individuo se obtuvo en todos los individuos reproductivos de los cuatro transectos mencionados. Los datos restantes se obtuvieron de 96 individuos ubicados fuera de los transectos, a los que se desprendió un número variable de racimos (entre uno y cinco, dependiendo del tamaño del individuo). En los 51 racimos maduros usados para establecer en ellos la proporción de semillas viables también se contabilizaron las cabezuelas que degeneraron antes de producir semillas, y la proporción obtenida fue utilizada para modificar los datos de cabezuelas por racimo, de modo que la estimación de éstas sólo incluyera a las cabezuelas viables.

La muestra para determinar el número de semillas por cabezuela fue reducida (60 cabezuelas provenientes de 14 individuos) debido a la dificultad de ubicar cabezuelas en las que hubiera la certeza de que las semillas no se habían desprendido, pues éstas se dispersan una vez terminado su desarrollo, por lo que permanecen muy poco tiempo en las cabezuelas maduras.

Dado que el número total de semillas producidas por racimo suele ser muy grande y que en la mayor parte de los racimos colectados no es posible asegurar que no hubiera pérdida de semillas, se tomó una muestra variable de cada racimo para establecer la

proporción de semillas potencialmente viables. Para descartar a las semillas vanas se utilizaron dos criterios visuales: el tamaño y la turgencia (R. Pérez-Ishiwara, com. pers.). En el primer caso se descartan las semillas muy delgadas, que son vanas; en el segundo se conservan aquéllas que resisten una ligera presión entre los dedos sin colapsarse.

Posteriormente, se realizó una prueba de germinación con semillas potencialmente viables colectadas de 18 individuos (100 semillas por cada uno). La siembra se realizó en charolas de germinación de 200 celdas de 2 x 2 cm de superficie y 5 cm de profundidad, con una semilla por celda. Las charolas se mantuvieron a temperatura ambiente en un vivero sombreado. Las semillas se sembraron a 0.5 cm de profundidad y fueron regadas cada tres días, de forma que la tierra se mantuviera húmeda. La emergencia de plántulas se registró cada tres días durante dos meses.

Las semillas utilizadas para evaluar la germinación en condiciones de campo se tomaron aleatoriamente de una colecta realizada sobre 30 individuos en marzo de 1997. La siembra se efectuó en junio de 1997, estableciendo 6 cuadros de germinación en condición expuesta y 6 en condición cubierta, (dos cuadros en cada condición en tres sitios similares). Los cuadros de germinación fueron de 25 x 50 cm, con sustrato de 2 cm de profundidad obtenido de las cercanías del sitio de siembra. Los cuadros se dividieron en 50 casillas de 5 x 5 cm, en cada una de las cuales se sembró una semilla a 0.5 cm de profundidad (600 semillas en total). El seguimiento se realizó semanalmente durante dos meses, registrando las casillas en que se presentaba una plántula.

Mediante un análisis de varianza (ANOVA) se examinó el posible efecto de la clase de tamaño sobre las variables reproductivas: número de racimos por individuo, número de cabezuelas por racimo, proporción de cabezuelas viables por racimo, número de semillas por cabezuela y proporción de semillas viables por racimo. Se aplicó la transformación arcoseno a los datos antes de realizar el ANOVA.

Cuando se detectó un efecto significativo en los ANOVAs se realizaron posteriormente pruebas de Tukey para establecer cuáles medias diferían entre sí (Zar, 1996). La homogeneidad observada en los grupos o categorías obtenidas –es decir, la probabilidad de que dos medias pertenezcan al mismo grupo– fue utilizada como criterio para decidir la pertenencia a uno u otro grupo en aquellas clases que se encontraron en dos o más de ellos.

Para el cálculo de fecundidad por individuo las medias de cada grupo obtenido en la prueba de Tukey fueron asignadas a las clases de tamaño que lo componían. Cuando los ANOVA's no mostraron diferencias significativas, o bien cuando éstas no resultaron consistentes en la prueba de Tukey, se utilizó la media general de esa variable para el cálculo de la fecundidad.

La fecundidad por individuo (producción promedio de semillas viables) fue estimada como el producto de las siguientes variables: número de racimos por individuo x número de cabezuelas por racimo x proporción de cabezuelas viables por racimo x número de semillas por cabezuela x proporción de semillas viables.

Con los datos de fecundidad y las frecuencias por clase de tamaño se construyó una tabla de vida estática para obtener la tasa neta de remplazo (R_0) y el tiempo generacional (G , que en este caso representa el tamaño promedio en que las plantas tienen descendencia).

Adicionalmente, para establecer si la exposición al sol afecta la fecundidad de los individuos de *S. precox*, se analizó mediante un ANOVA el efecto de dos factores: a) la presencia o ausencia de sombra provista por vegetación previamente establecida, y b) la clase de tamaño en las variables número de racimos por individuo y número de cabezuelas por racimo. No fue posible evaluar el efecto de estos factores sobre la proporción de cabezuelas viables y la proporción de semillas viables, debido a que el tamaño de muestra no lo permitió.

3.2.2 Distribución espacial

Para establecer el patrón de distribución espacial de la población se utilizaron los indicadores índice de dispersión e índice Green y los métodos de varianza por cuadros que se incluyen en el Anexo 1 (BQV y TTLQV).

Si se parte del supuesto de que las plántulas y juveniles (i.e., los individuos más pequeños) requieren de condiciones específicas para establecerse y persistir, una consecuencia sería que presenten una distribución agregada vinculada a los sitios que presentan estas condiciones. La agregación debe disminuir conforme las plántulas crecen y se pierden individuos por mortalidad en los parches; además la tolerancia a cambios en las condiciones ambientales debe aumentar, persistiendo los individuos aún cuando las

condiciones que fueron necesarias para el establecimiento no lo hagan, de forma que la distribución de los adultos puede no relacionarse con la distribución de las plántulas. Para comprobar tanto la hipótesis de menor agregación en adultos, como la del cambio en los determinantes de la distribución, se realizó un análisis *a grosso modo* en el que se dividieron las ocho clases de tamaño en dos grupos de aproximadamente el mismo número de individuos (las plantas en las clases 1 y 2 formaron el grupo llamado chicos y las de las clases 3 a 8 el grupo de llamado grandes), para contrastar la distribución espacial entre ambos y respecto al conjunto total de la población.

Índice de dispersión e Índice Green

Dado que el ID es muy sensible al tamaño de la unidad muestral en organismos de distribución continua, fue calculado para diferentes tamaños de unidades de muestra siguiendo una escala cuadrática, según lo recomendado por Greig-Smith (1964, 1979). Los cuadros utilizados fueron en todos los casos de 5 m de ancho mientras que el largo varió, considerando sucesivamente 1, 2, 4, 8 y 16 m, lo que produjo unidades de muestra de 5, 10, 20, 40 y 80 m², respectivamente. El análisis se realizó sobre cada transecto por separado.

Para ver si el ID difería significativamente de 1 en los tamaños de cuadro de 20, 40 y 80 m², con *n* de 25, 12 y 6, respectivamente, se utilizó la prueba χ^2 y para los tamaños de 5 y 10 m² con *n* de 100 y 50 se utilizó el estadístico *d* (consultar Anexo 1). Para comparar el grado de agregación según el transecto, el tamaño de cuadro y el tamaño de los individuos, se utilizó el índice Green, el cual se graficó contra el tamaño de cuadro.

Métodos de varianza por cuadros

El método BQV se utilizó como análisis aproximativo para observar tendencias. Los tamaños de cuadro utilizados fueron de 5 m de ancho por 1, 2, 4, 8 y 16 m de largo y los resultados fueron graficados contra el tamaño de cuadro. Se hicieron comparaciones entre transectos y entre los dos grupos formados al agrupar a las clases de tamaño en chicos y grandes. Para observar tendencias generales se obtuvo el promedio de la varianza obtenida en todos los transectos, conservando separados a los individuos en las dos categorías antes mencionadas.

El método TTLQV se utilizó para analizar más finamente la distribución agregada e intentar detectar el tamaño de los parches y la intensidad de la agregación. Se analizó la varianza para $n/5$ tamaños de cuadro; las UM utilizadas fueron cuadros de 5 m de ancho por 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19 y 20 m de largo. Los gráficos obtenidos fueron los mismos que para el método BQV.

Presencia bajo vegetación previamente establecida por clase de tamaño

Como se mencionó en la introducción, una consecuencia de la dependencia de plantas nodriza para el establecimiento es que en las tallas menores debería encontrarse una alta proporción de individuos bajo el dosel de una planta nodriza, y que esta proporción podría disminuir conforme aumenta el tamaño. Para probar si la proporción de individuos de *S. praecox* encontrados bajo el dosel de otras plantas difería significativamente entre las clases de tamaño se utilizó una prueba de χ^2 .

3.3 Plantación experimental: evaluación del papel de las nodrizas en las primeras fases del ciclo de vida.

Con el fin de analizar con mayor detalle el papel de las nodrizas en la regeneración, el establecimiento, la supervivencia y el crecimiento inicial de plántulas, se realizaron plantaciones experimentales en tres sitios con grado de perturbación, fisonomía y exposición similares, en una zona que había sido afectada por el asentamiento urbano "Lomas del Seminario". Considerando que la dependencia hacia la nodriza puede presentarse en una o más fases del desarrollo, se evaluó su efecto en la germinación por un lado y en la supervivencia y crecimiento de plántulas por el otro.

Supervivencia y crecimiento

Las plántulas utilizadas en este estudio fueron producidas en vivero a partir de semillas colectadas en el parque en 1995. La plantación se realizó en septiembre de 1996, cuando las plántulas tenían poco más de un año de edad y una altura promedio de 5.6 ± 1.9 cm (\pm e. e.). Se eligieron tres sitios, en cada uno de los cuales se plantaron 100 individuos, colocando a la mitad de ellos bajo el dosel de alguna planta establecida (árboles o arbustos, principalmente tepozanes y algunos encinos) y a la otra mitad en condición expuesta. Las plántulas fueron marcadas y su posición se registró en un mapa.

Con el fin de comparar los resultados obtenidos en la plantación experimental con la supervivencia y crecimiento que presentan plántulas similares establecidas de manera natural, se marcaron aproximadamente 150 plántulas establecidas naturalmente, con una altura promedio de 4.9 ± 2.7 cm y repartidas en ocho parches contiguos a los sitios de estudio. La gran mayoría de estos individuos se encontraron en condición cubierta, por lo que no pudo darse seguimiento a una muestra equivalente en condición expuesta.

Debido a que una parte importante del dosel de las nodrizas se puede perder durante la temporada de secas, que presumiblemente es cuando la protección que brindan resulta más importante, la condición cubierta (o bajo nodriza) fue reevaluada en la siguiente época de secas.

El seguimiento de los individuos se realizó de diciembre de 1996 a julio de 1998, con una periodicidad aproximada de 3 meses. En cada evaluación se registró la supervivencia y el estado de las plántulas. La altura y el diámetro mayor de la copa y el perpendicular a éste (medios para calcular la cobertura) se registraron sólo durante la época de lluvias, ya que *S. praecox* pierde las hojas y detiene su crecimiento durante la temporada de secas.

El efecto que sobre la supervivencia y el crecimiento (medido en altura y cobertura) tuvieron las siguientes variables: sitio, condición (cubierta *vs* descubierta) y tiempo, se analizó empleando ANOVAs de medidas repetidas, que permitieron evaluar si el comportamiento de estas variables a lo largo del tiempo difiere entre sitios y/o condiciones. Se exploró también la posibilidad de que se presentaran diferencias en la supervivencia asociadas con el tamaño inicial de los individuos, para lo cual esta variable continua se dividió en cuatro clases y se realizaron comparaciones de la supervivencia por clase de tamaño mediante ANOVAs de medidas repetidas. Este análisis se realizó por separado para los individuos cubiertos y descubiertos.

Resultados

4.1 Demografía

4.1.1 Estructura de tamaños

Para elegir un estimador de tamaño que permitiera agrupar a los individuos de manera apropiada en clases, se probaron las distribuciones que generaban las siguientes variables: número de ramas en la base, ramas terminales, altura y cobertura. En las variables "número de ramas en la base" y "número de ramas terminales" la distribución de frecuencias al dividir los datos en 10 clases con el mismo intervalo, agrupó alrededor del 90% de los datos en la clase 1, por lo que fueron descartadas como indicadores de tamaño. La cobertura también fue eliminada, pues sólo fue posible calcularla en individuos con tres ramas o más, es decir en menos del 10% de los datos.

La agrupación obtenida con la altura permitió distribuir de forma adecuada a los individuos en clases, por lo que fue elegida como indicador del tamaño. La frecuencia de individuos por clase de tamaño por transecto se presenta en el Cuadro 4.1, la distribución de frecuencias se muestra en la Figura 4.1. La altura presentó una variación total de 4 a 420 cm, por lo que el intervalo de clase fue de 41.6 cm. Las clases 8, 9 y 10 tuvieron muy pocos individuos, por lo cual se decidió agruparlas en una sola, que incluyó a aquellos mayores de 295 cm y hasta 420 cm, que fue la mayor altura registrada. Los posibles inconvenientes de utilizar la altura como estimador, en lugar de usar el número de ramas terminales en individuos donde éstas son muy abundantes, fueron explorados y los resultados se muestran en el apéndice B.

Cuadro 4.1 Frecuencia de individuos por clase de tamaño por transecto.

Clase	Intervalo (cm)	Marca media (cm)	Transecto				Total
			1	2	3	4	
I	4 a 45.5	25	11	29	72	12	124
II	46 a 87	66	10	4	32	22	68
III	87.5 a 128.5	108	19	11	24	21	75
IV	129 a 170	149	9	11	16	19	55
V	171.5 a 211.5	191	7	7	6	14	34
VI	212 a 253	232	5	11	3	6	25
VII	253.5 a 294.5	274	3	7	2	4	16
VIII	295 a 419	357	0	0	2	0	2
Total			64	80	157	98	399

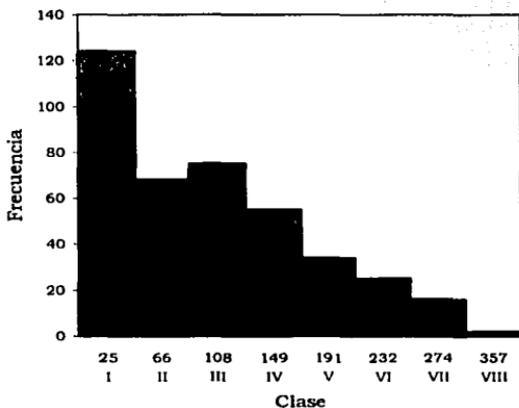


Figura 4.1 Estructura de tamaños por altura.

El dato bajo las barras corresponde a la marca de clase (cm). n = 399

4.1.1.1 Comparación entre transectos

Las distribuciones de frecuencias por clase de tamaño para cada transecto se presentan en la Figura 4.2. Para compararlas entre sí se realizó una prueba χ^2 , agrupando a las clases 6, 7 y 8 con objeto de tener resultados esperados siempre mayores a 5; la prueba mostró diferencias significativas ($\chi^2 = 71.25$, g.l. = 15, $p < 10^{-8}$). En comparaciones por parejas se encuentra que las distribuciones de los transectos 1 y 4 no difirieron significativamente entre sí ($\chi^2 = 3.80$, g.l. = 5, $p = 0.578$), mientras que los transectos dos y tres fueron diferentes entre sí y con respecto a los otros dos. En la figura puede observarse que el transecto 3 fue el que más difirió en su distribución de frecuencias.

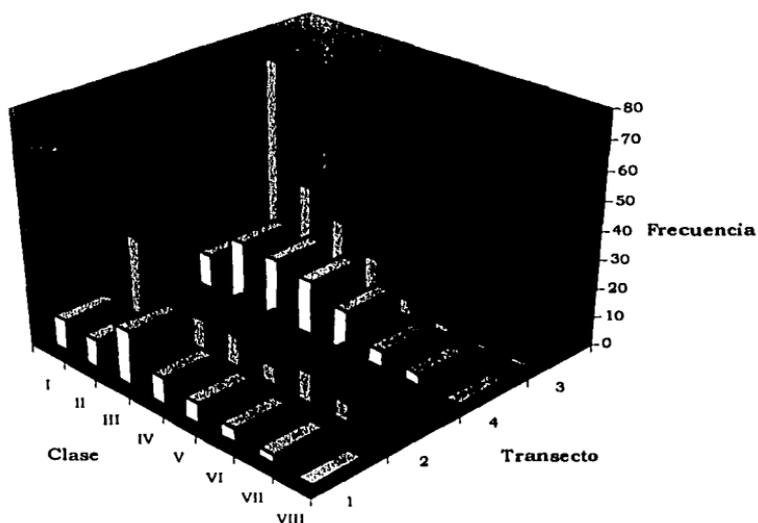


Figura 4.2 Distribución de frecuencias de tamaños por transecto

En la Figura 4.2 puede observarse que las primeras clases son las que más difieren entre los transectos. Esta diferencia se pierde conforme aumenta la clase de tamaño; de hecho una prueba de χ^2 aplicada exclusivamente a las clases de tamaño 1 y 2, (que agrupan al 48% de los individuos) muestra diferencias altamente significativas entre los transectos ($\chi^2 = 22.93$, g.l. = 3, $p < 0.0001$), mientras que al aplicarla sobre la distribución de las clases 3 a 8 resulta marginalmente no significativa ($\chi^2 = 16.87$, g.l. = 6, $p = 0.051$) y a partir de la clase 4 la significancia se pierde ($\chi^2 = 9.37$, g.l. = 6, $p = 0.15$). Otra forma de apreciar la variación en cada clase entre los transectos es utilizando el índice de dispersión (Cuadro 4.2), que es independiente del tamaño de muestra. Nuevamente se aprecia a partir de la clase 3 una considerable disminución en la variación de la frecuencia de individuos.

Cuadro 4.2 Frecuencia media e índice de dispersión (ID) entre transectos por clase de tamaño.

Clase	Frecuencia	ID	CV
	Media		
1	31	26.30	0.92
2	17	9.18	0.73
3	18.75	1.65	0.30
4	13.75	1.52	0.33
5	8.5	1.61	0.43
6	6.25	1.85	0.54
7	4	1.17	0.54
8	0.5	2	2

4.1.2 Fecundidad

En las pruebas de germinación en vivero y en condiciones de campo se obtuvieron porcentajes de germinación menores que 5% y que 0.6%, respectivamente. Considerando que en otros trabajos -como el de Anacleto (1996)- y en la experiencia del vivero de la estación de la UNAM en el PECM. obs. pers.), se han obtenido porcentajes de germinación de 60 a 90%, es muy probable que estos resultados no sean generalizables y se deban a algún error no controlado. En consecuencia no se analiza con más detenimiento esta parte del estudio. Por comodidad se entenderá como viabilidad en lo subsecuente a la viabilidad potencial, es decir, se consideran viables a aquellas semillas seleccionadas por el método de Pérez-Ishiwara (com. pers.) antes mencionado.

Fecundidad por clase de tamaño

La producción de racimos por individuo fue analizada por medio de un ANOVA. En él no se incluyó a la clase 8, atendiendo a que los dos individuos que la componen presentaron una producción de racimos muy extrema (de 16 y de 194), la cual disminuye la importancia de la varianza registrada en el resto de las categorías de tamaño, que además tienen una frecuencia de individuos mucho mayor. Los resultados del ANOVA (Cuadro 4.3) mostraron diferencias significativas entre las clases de tamaño. La agrupación obtenida por la prueba de Tukey (Cuadro 4.4) presenta tres categorías sin solapamiento y con altos valores en el estimador de homogeneidad. En el mismo cuadro puede apreciarse una tendencia a que el número de racimos se incremente con el tamaño.

Cuadro 4.3 *Efecto de la clase de tamaño sobre la producción de racimos por individuo.*

Efecto	CM	gl	F	p
Clase	424.84	6	17.97	< 0.001
Error	23.64	390		

Cuadro 4.4 *Agrupación de medias por categoría de tamaño de la producción de racimos por individuo obtenida por la prueba de Tukey.*

Clase	N	1	2	3
1	124	.00		
2	68	.12		
3	75	.36		
4	55	.51		
5	34		4.56	
6	25		4.96	
7	16			10.81
Homogeneidad		.999	1.000	1.000

En las variables reproductivas restantes los ANOVAs registraron diferencias significativas en la producción de cabezuelas por racimo y en la proporción de cabezuelas viables por racimo (Cuadro 4.5). La primera observa una tendencia a aumentar con la clase de tamaño, mientras que la proporción de cabezuelas viables alcanza su máximo en las clases 4 a 6 (Cuadro 4.6). Sin embargo, las medias de las clases no resultaron significativamente diferentes de acuerdo con la prueba de Tukey. El número de semillas por cabezuela y la proporción de semillas viables no difirieron con la clase de tamaño. La clase 1 no se incluyó en los análisis debido a que no presentó ningún individuo reproductivo.

Cuadro 4.5 *Efecto de la clase de tamaño sobre distintas variables de fecundidad.*

Variable dependiente	Efecto		Error		F	p
	CM	gl	CM	gl		
Cabezuelas por racimo	6656.12	7	1388.19	88	4.795	<0.001
Proporción de cabezuelas viables (arsen)	373.73	6	106.07	28	3.523	0.010
Semillas por cabezuela	2.24	5	5.21	8	0.429	0.817
Proporción de semillas viables (arsen)	73.94	6	66.70	33	1.109	0.378

Cuadro 4.6 Cabezuelas por racimo y proporción de cabezuelas viables por clase de tamaño (promedio y desviación estándar).

Clase	Cabezuelas por racimo		Prop. cabezuelas viables	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s
2	43.58	19.68	0.83	0.13
3	96.44	34.21	0.96	0.03
4	83.27	33.13	0.98	0.04
5	99.88	23.34	0.98	0.01
6	107.25	50.75	0.98	0.02
7	109.66	29.31	0.97	0.03
8	108.54	44.12	0.92	0.09

En vista de los altos índices de homogeneidad obtenidos en la agrupación de la prueba Tukey en la producción de racimos por individuo y considerando que en ninguna de las variables restantes se observaron diferencias claras, se decidió realizar nuevos ANOVAs subordinando estas últimas variables a las tres categorías obtenidas para la producción de racimos (Cuadro 4.4). En este análisis se incluyó a la clase 8 como un grupo adicional pues se obtuvieron racimos de 16 individuos (14 individuos fuera de los transectos, de los cuales se colectaron racimos); por el contrario la clase 1 no fue incluida debido a que no se encontró ningún individuo reproductivo en la muestra, como ya se mencionó. El ANOVA (realizado entonces sobre 4 clases o grupos de fecundidad) registró diferencias significativas entre los grupos (Cuadro 4.7). La prueba de Tukey (Cuadro 4.8) formó dos categorías con un solapamiento de los grupos II y IV (correspondientes a las clases 2 a 4 y a la 8 respectivamente). Se decidió considerar a estas clases como parte del segundo grupo por el alto índice de homogeneidad registrado en él en relación con el obtenido en el primer grupo.

Cuadro 4.7 Efecto de la clase de tamaño (considerando cuatro grupos, ver texto) sobre la producción de cabezuelas por racimo.

Efecto	CM	gl	F	p
Clase	6740.83	3	4.162	0.008
Error	16 19.61	91		

Cuadro 4.8 *Agrupación de medias de cabezuelas por racimo.*

Grupos	Clases	N	1	2
I	2 a 4	34	76.65	
II	5 y 6	27	103.73	103.73
IV	8	16	108.54	108.54
III	7	18		109.66
Homogeneidad			.051	.962

En las variables de fecundidad proporción de cabezuelas viables, semillas por cabezuela y proporción de semillas viables, los ANOVAs realizados con los mismos grupos no registraron diferencias significativas (Cuadro 4.9). Por ello se utilizaron en los cálculos de fecundidad los promedios de estas variables: 0.95 ± 0.08 ($\bar{x} \pm s$) para la proporción de cabezuelas viables, 20.88 ± 2.07 para semillas por cabezuela y 0.16 ± 0.16 para la proporción de semillas viables.

Cuadro 4.9 *Efecto de la clase de tamaño (considerando cuatro grupos, ver texto) sobre distintas variables reproductivas.*

Variable dependiente	Efecto		Error		F	P
	CM	gl	CM	gl		
Proporción de cabezuelas viables (arsen)	0.07	3	0.04	31	1.49	0.24
Semillas por cabezuela	3.49	3	4.24	10	0.82	0.51
Proporción de semillas viables (arsen)	0.01	3	0.03	36	0.47	0.70

El Cuadro 4.10 muestra la producción promedio de semillas por individuo en los grupos obtenidos usando el número de racimos; el factor (3.16) es el producto de las variables en que no se registró un efecto de la clase de tamaño. La aportación proporcional de semillas por clase de tamaño, dependiente tanto de la fecundidad del individuo promedio, como de la proporción de individuos de esa clase respecto al total de

la población, se muestra en el Cuadro 4.11. El 94% de la aportación de semillas se concentra en el 20% de los individuos; particularmente notable resulta la clase 8, que con el 0.01% de los individuos aporta el 30% del total de semillas.

Cuadro 4.10 Producción estimada de semillas viables por individuo promedio.

Grupo	Clases	Racimos por individuo	Cabezuelas por racimo	Factor	Semillas por individuo
I	2 a 4	0.32	76.65	3.16	77.14
II	5 y 6	4.73	106.74	3.16	1596.63
III	7	10.81	106.74	3.16	3650.71
IV	8	105.00	106.74	3.16	35452.03

Cuadro 4.11 Aportación proporcional de semillas viables por clase de tamaño.

Clase	Frecuencia (en 2000 m ²)	Frecuencia relativa	Racimos por individuo	Cabezuelas por racimo	Factor	Semillas en 2000 m ²	Aportación proporcional de semillas
	a		b	c	d	(a x b x c x d)	
1	124	0.31	0	0	0	0	0
2	68	0.17	0.32	76.65	3.16	5240.43	0.02
3	75	0.19	0.32	76.65	3.16	5779.89	0.02
4	55	0.14	0.32	76.65	3.16	4238.58	0.02
5	34	0.09	4.73	106.74	3.16	54231.78	0.23
6	25	0.06	4.73	106.74	3.16	39876.31	0.17
7	16	0.04	10.81	106.74	3.16	58353.76	0.24
8	2	0.01	105.00	106.74	3.16	70834.04	0.30

Relación entre exposición lumínica y fecundidad

La presencia de sombra provista por vegetación previamente establecida tuvo un efecto significativo adicional al registrado para la clase de tamaño sobre la producción de racimos por individuo (Cuadro 4.12). La interacción entre ambas variables también fue

significativa, debido a que la sombra no fue importante en las primeras clases de tamaño, en las que hay muy pocos individuos fértiles, mientras que a partir de la clase 5 se observó un aumento dramático en la producción de racimos, pero únicamente en condición descubierta. Para este análisis se descartaron la clase 8 (dado que sus dos individuos se presentaron en condición expuesta) y la clase 7 (pues únicamente tenía a un individuo en condición cubierta). La presencia de sombra no tuvo un efecto significativo sobre la producción de cabezuelas por racimo (Cuadro 4.13).

Cuadro 4.12 Efecto de la clase de tamaño y la presencia de sombra en la producción de racimos por individuo.

Efecto	CM	gl	F	p
Clase	111.56	6	4.93	< 0.001
Sombra	176.57	1	7.80	0.005
Clase x sombra	65.98	6	2.91	0.009
Error	22.64	383		

Cuadro 4.13 Efecto de la clase de tamaño y la presencia de sombra en la producción de cabezuelas por racimo.

Efecto	CM	gl	F	p
Clase	3207.65	5	2.327	0.052
Sombra	372.76	1	0.270	0.605
Clase x sombra	334.32	5	0.243	0.942
Error	1378.18	67		

En vista del efecto significativo de la sombra sobre la producción de racimos se analizó nuevamente el efecto de la clase de tamaño sobre esta variable, pero ahora separando a los individuos cubiertos de los descubiertos. En los cubiertos se descartaron a las clases 7 y 8 (en esta última no había ningún individuo, mientras que en la primera sólo había uno) y en los expuestos se descartó a la clase 8 por los datos extremos que presenta (ver al inicio de este apartado).

En ambas condiciones se obtuvo un efecto significativo del tamaño en la producción de racimos (Cuadro 4.14). Sin embargo, en condición cubierta la prueba de Tukey agrupó a todos los datos como una sola categoría, mientras que en la condición expuesta la agrupación mostró solapamientos y bajos valores en el índice de homogeneidad (Cuadros 4.15 y 4.16 para cubiertos y expuestos respectivamente), aunque sí se observa la tendencia, ya mencionada, del aumento en la producción de racimos con la clase de tamaño. Nótese que en condición cubierta la producción de racimos inicia en las clases 4-6, mientras que en los expuestos ésta inicia a partir de la clase 2, y tiene valores más altos.

Cuadro 4.14 ANOVA para el efecto de la clase de tamaño en la producción de racimos por condición.

Condición	Efecto		Error		F	p
	CM	gl	CM	gl		
Cubiertos	0.63	5	0.18	234	3.48	0.005
Expuestos	352.69	6	57.90	149	6.09	< 0.001

Cuadro 4.15 Agrupación de medias de la producción de racimos en individuos cubiertos obtenida por la prueba de Tukey.

Clase	N	l
1	109	0.00
2	50	0.00
3	40	0.00
5	12	0.00
6	5	0.20
4	24	0.38
Homogeneidad		0.131

Cuadro 4.16 *Agrupación de medias de la producción de racimos en individuos expuestos obtenida por la prueba de Tukey.*

CLASE	N	1	2	3
1	15	0.00		
2	18	0.44	0.44	
4	31	0.61	0.61	
3	35	0.77	0.77	
6	20	6.15	6.15	6.15
5	22		7.05	7.05
7	15			11.00
Homogeneidad		0.134	0.084	0.396

4.1.3 Tabla de vida

La tabla estática de vida se presenta en el Cuadro 4.17. Los parámetros de supervivencia fueron obtenidos a partir de la estructura de tamaños. La supervivencia registrada entre las clases dos y tres fue suavizada a fin de que no fuera superior a 1, para ello se asignó como n_x en ambas clases al promedio de su frecuencia de individuos.

El parámetro reproductivo m_x se obtuvo de considerar que en el área correspondiente a los transectos (2000 m²) se producen 238 554.79 semillas viables, de las cuales se tendría que establecer el 0.052% para obtener en un año a tantos individuos como los registrados en la categoría 1 (124 en 2000 m²). Con ello se obtiene un valor de $R_0 = 1$; cualquier porcentaje de establecimiento mayor implica crecimiento de la población y cualquier valor menor conlleva el decrecimiento de la misma. La esperanza de vida e_x se expresa en términos de clases de tamaño. El tamaño generacional G , también en términos de clase de tamaño, es de 6.43.

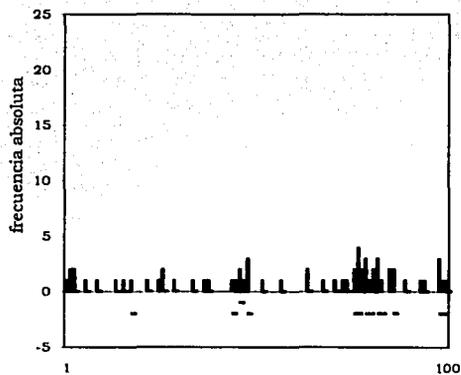
Cuadro 4.17 *Tabla de vida de la población de S. praecox en el Ajusco Medio.*

Clase de tamaño	Frecuencia	Supervivencia	Índice de supervivencia	Índice de mortalidad	Descendientes por individuo		Esperanza de vida (en clases)
x	n _x	l _x	p _x	q _x	m _x	l _x m _x	e _x
1	124	1	0.58	0.42	0	0	2.72
2	71.5	0.58	1.00	0.00	0.03	0.02	3.35
3	71.5	0.58	0.77	0.23	0.03	0.02	2.35
4	55	0.44	0.62	0.38	0.05	0.02	1.90
5	34	0.27	0.74	0.26	0.84	0.23	1.76
6	25	0.20	0.64	0.36	0.84	0.17	1.22
7	16	0.13	0.13	0.88	1.86	0.24	0.62
8	2	0.02	0	1	18.60	0.3	0.5

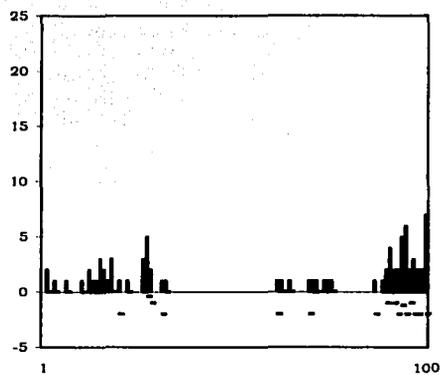
4.2 Distribución espacial

Para comparar *a grosso modo* el patrón de distribución de los individuos de acuerdo con su tamaño se utilizó una agrupación práctica: el primer grupo representa a la población, por lo que está formado por todos los individuos registrados en los transectos ($n = 399$); el segundo grupo llamado "chicos" esta formado por las clases 1 y 2 ($n = 192$), y el tercer grupo, "grandes", incluye a las clases 3 a 8 ($n = 207$ individuos).

En las Figuras 4.3 a 4.5 se muestra la frecuencia de individuos en cada metro lineal a lo largo de cada transecto (superficie de 5 m²). Las líneas horizontales bajo las barras representan la proporción de los individuos que se encontraban bajo el dosel de alguna planta en ese punto. En éstas puede observarse una mayor tendencia de los individuos "chicos" (Figura 4.4) hacia una distribución agregada y una mayor proporción de individuos de esta categoría bajo el dosel de vegetación previamente establecida en relación con los "grandes" (Figura 4.5).



transecto 1



transecto 2

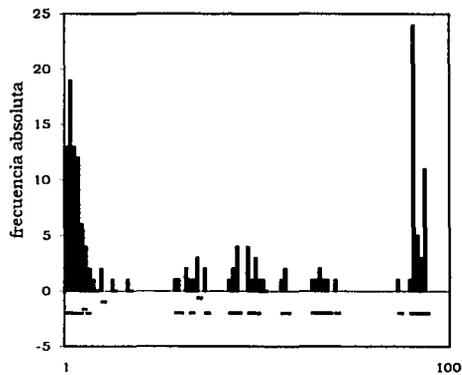
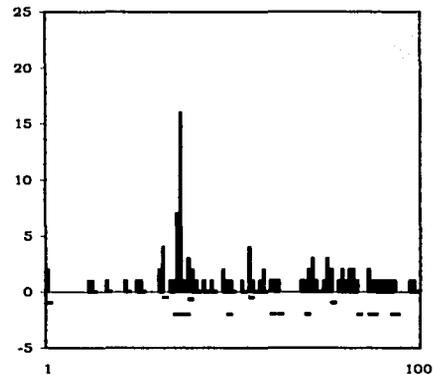
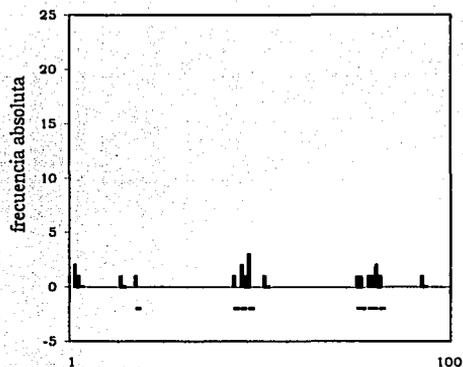
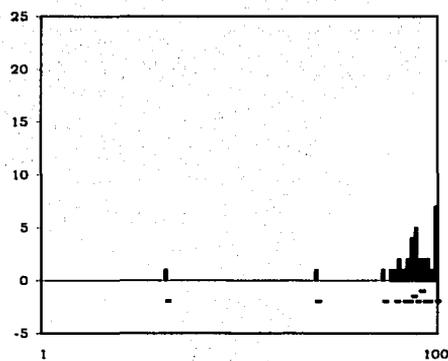
transecto 3
metrotransecto 4
metro

Figura 4.3 Frecuencia de individuos por metro. En la parte inferior de las gráficas se representa si los individuos se encontraban descubiertos o bajo el dosel de vegetación previamente establecida (valores de 0 y 1 respectivamente), los puntos intermedios entre estos valores representan la proporción de individuos cubiertos en ese metro.



transecto 1



transecto 2

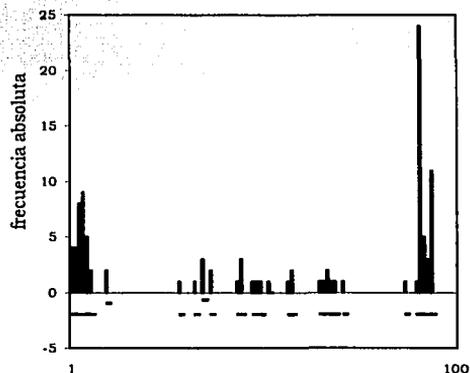
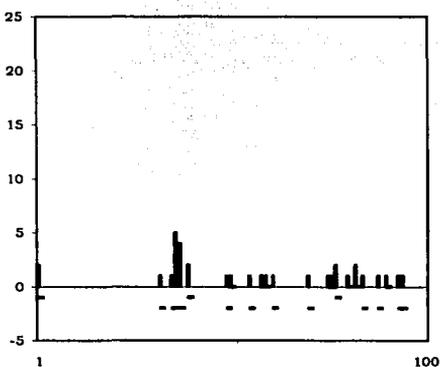
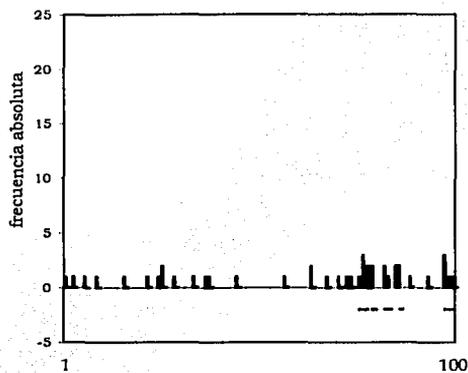
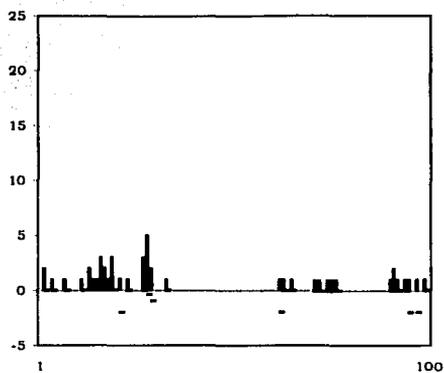
transecto 3
metrotransecto 4
metro

Figura 4.4 Frecuencia de individuos "chicos" (clases 1 y 2) por metro. En la parte inferior de las gráficas se representa si los individuos se encontraban descubiertos o bajo el dosel de vegetación previamente establecida (valores de 0 y 1 respectivamente), los puntos intermedios entre estos valores representan la proporción de individuos cubiertos en ese metro.



transecto 1



transecto 2

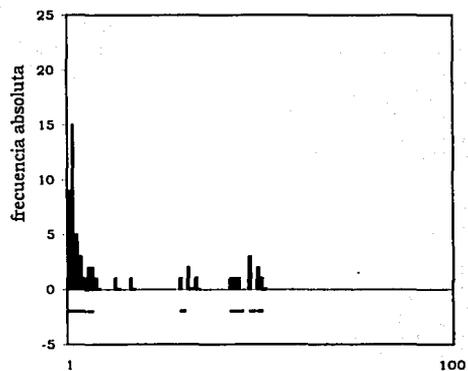
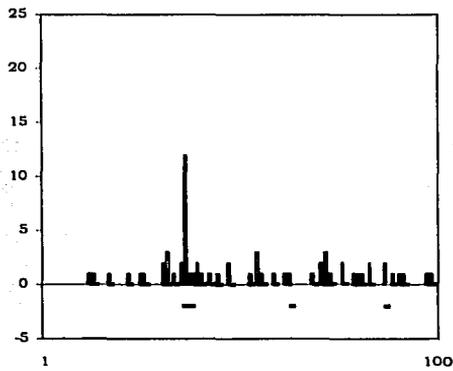
transecto 3
metrotransecto 4
metro

Figura 4.5 Frecuencia de individuos "grandes" (clases 3 a 8) por metro. En la parte inferior de las gráficas se representa si los individuos se encontraban descubiertos o bajo el dosel de vegetación previamente establecida (valores de 0 y 1 respectivamente), los puntos intermedios entre estos valores representan la proporción de individuos cubiertos en ese metro.

4.2.1 Evaluación del patrón de distribución

Índice de dispersión e índice de Green

Los análisis basados en el índice de dispersión (ID), tanto para la totalidad de individuos como para los grupos de "chicos" y de "grandes", se realizaron en los tamaños de muestra de 6, 12, 25, 50 y 100 UM (correspondientes a tamaños de cuadro de 80, 40, 20, 10 y 5 m², respectivamente). Los valores del ID para cada tamaño de muestra se presentan en el Cuadro 4.18. Puede observarse que los valores son siempre superiores a 1, es decir que en principio, la distribución sugerida en todos los caso es agregada; debe recordarse sin embargo, que el ID es muy sensible al tamaño de muestra y al número de individuos en ella y que se requieren pruebas estadísticas para observar cuándo el valor del ID difiere significativamente de 1.

Cuadro 4.18 Valores del ID en los tamaños de muestra de 6, 12, 25, 50 y 100 UM

Grupos	Transecto	Unidades de muestra				
		100	50	25	12	6
Todos	1	1.25	1.69	2.28	3.09	2.01
	2	2.32	3.47	5.78	8.41	8.33
	3	9.50	15.73	24.73	35.25	28.47
	4	3.59	3.98	4.97	7.50	7.33
Chicos	1	1.38	1.95	3.24	2.71	1.91
	2	3.25	4.92	9.39	15.08	16.54
	3	8.53	12.59	14.30	23.00	18.29
	4	1.86	2.01	2.14	3.90	2.73
Grandes	1	1.28	1.47	1.62	2.46	1.94
	2	1.57	2.23	2.72	3.25	5.53
	3	6.61	12.11	19.43	26.08	25.51
	4	2.98	3.38	4.10	4.43	5.21

El estadístico d para el índice de dispersión en los tamaños de muestra de 100 y 50 UM se muestra en el Cuadro 4.19. Puede observarse que en la gran mayoría de los casos la distribución sugerida es agregada, con la excepción del transecto 1 con 100 UM en los grupos "todos" y "grandes" (clases 3 a 8), en los que la distribución sugerida es aleatoria.

Cuadro 4.19 Prueba *d* del índice de dispersión para las muestras de UM > 30. Los valores críticos de la prueba *d* ($p < 0.05$) son < -1.96 y > 1.96 que señalan distribución regular y agregada respectivamente.

Grupos	Transecto	100 UM		50 UM	
		<i>d</i>	Distribución sugerida	<i>d</i>	Distribución sugerida
Todos	1	1.681	Aleatoria	3.026	Agregada
	2	7.412	Agregada	8.590	Agregada
	3	29.334	Agregada	29.412	Agregada
	4	12.612	Agregada	9.892	Agregada
Clases 1 y 2	1	2.465	Agregada	3.983	Agregada
	2	11.324	Agregada	12.117	Agregada
	3	27.051	Agregada	25.284	Agregada
	4	5.129	Agregada	4.176	Agregada
Clases 3 a 8	1	1.887	Aleatoria	2.161	Agregada
	2	3.578	Agregada	4.942	Agregada
	3	22.146	Agregada	24.596	Agregada
	4	10.270	Agregada	8.355	Agregada

Los resultados para el estadístico χ^2 del índice de dispersión para los tamaños de muestra de 25 y 12 UM (Cuadro 4.20) señalan una distribución agregada en todos los casos ($p < 0.25$). En el tamaño de muestra de 6 UM nuevamente la distribución espacial sugerida es agregada en la mayoría de los casos, con excepción del transecto 1, que en este tamaño de cuadro presenta una distribución aleatoria ($0.025 < p < 0.975$), tanto al considerar a todos los individuos como al separar a los "chicos" de los "grandes", lo cual evidencia la importancia de la escala espacial del análisis.

Cuadro 4.20 Prueba χ^2 del índice de dispersión para las muestras de UM < 30. Los valores críticos de χ^2 ($p < 0.025$) son 39.36, 21.92 y 12.83 para los tamaños de muestra de 25, 12 y 6 UM respectivamente.

	Transecto	25 UM	12 UM	6 UM
Todos	1	54.75	33.95	10.05
	2	138.75	92.54	41.64
	3	593.49	387.74	142.35
	4	119.35	82.50	36.62
Clases 1 y 2	1	77.81	29.86	9.57
	2	225.33	165.86	82.71
	3	343.11	253.00	91.46
	4	51.29	42.94	13.65
Clases 3 a 8	1	38.977	27.053	9.684
	2	65.234	35.800	27.667
	3	466.340	286.849	127.566
	4	98.500	48.710	26.065

Las comparaciones efectuadas mediante el índice Green (Figura 4.6) resultaron consistentes con los análisis del índice de dispersión. En el caso de la totalidad de individuos el comportamiento del índice es muy similar para todos los transectos, registrando una agregación ligeramente más intensa en el tamaño de cuadro de 40 m² (correspondiente a 12 UM). En contraste, el índice aplicado a los individuos "chicos" y "grandes" presenta algunos casos considerablemente divergentes y en general una menor consistencia en el comportamiento general. Son notables, por ejemplo, los altos valores registrados para el transecto 2 en los chicos y para el transecto 3 en los grandes. El pico que aparece en el índice aplicado a la totalidad de individuos se pierde en estos dos análisis, presentándose ahora picos a diversos tamaños de cuadro o un aumento gradual del índice de Green correspondiente al aumento en el tamaño de cuadro. Como comportamiento general sí se registra, salvo en el caso del transecto 3, una agregación más intensa en los "chicos" que en los "grandes", aunque la magnitud de esta diferencia no es muy grande.

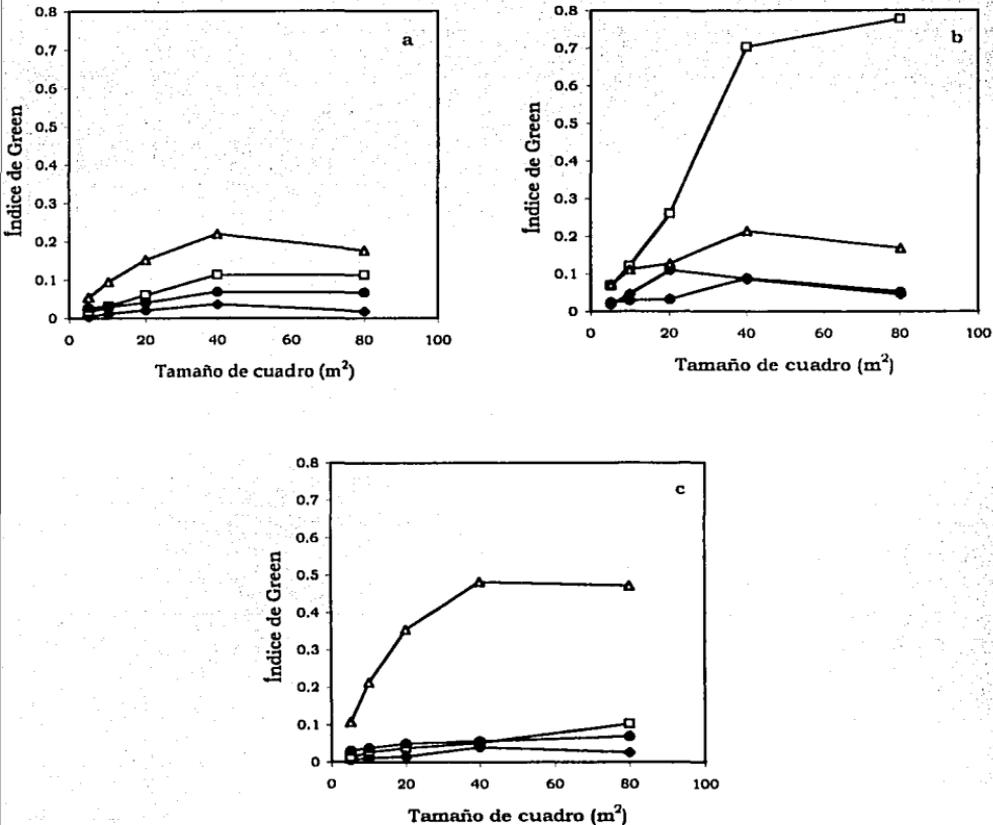


Figura 4.6 Índice Green por transecto para varios tamaños de cuadro (equivalentes al método BQV). a) todos los individuos, b) individuos chicos y c) individuos grandes.

Transecto 1 (◆), transecto 2 (□), transecto 3 (△) y transecto 4 (●).

Métodos de varianza por cuadros

El transecto 3 mostró una varianza muy superior a la registrada en los demás transectos en muchos de los análisis de varianza por cuadros. Esto no necesariamente significa diferencias en los patrones de distribución, ya que en este tipo de estudios lo importante no es la magnitud de la varianza, sino su comportamiento a distintos tamaños de cuadro. Por ello se presenta al transecto 3 en una gráfica separada cuando la magnitud de su varianza hace poco visible el comportamiento en los transectos restantes (Figuras 4.7, 4.8, 4.9 y 4.12).

El método BQV aplicado a todos los individuos mostró un pico bien definido en la varianza a un tamaño de cuadro de 5 x 8 m (40 m²) los transectos, señalando una agregación en parches con diámetros de alrededor de 8 m (Figura 4.7). Los análisis por separado de los grupos de "chicos" y "grandes" (Figuras 4.8 y 4.9, respectivamente) muestran que el principal componente de este pico está dado por los individuos pequeños en los transectos 2 y 4. En el transecto 3 el pico se conserva en ambos grupos de tamaño, y en el transecto 1 el componente principal de agregación está dado por el grupo "grandes".

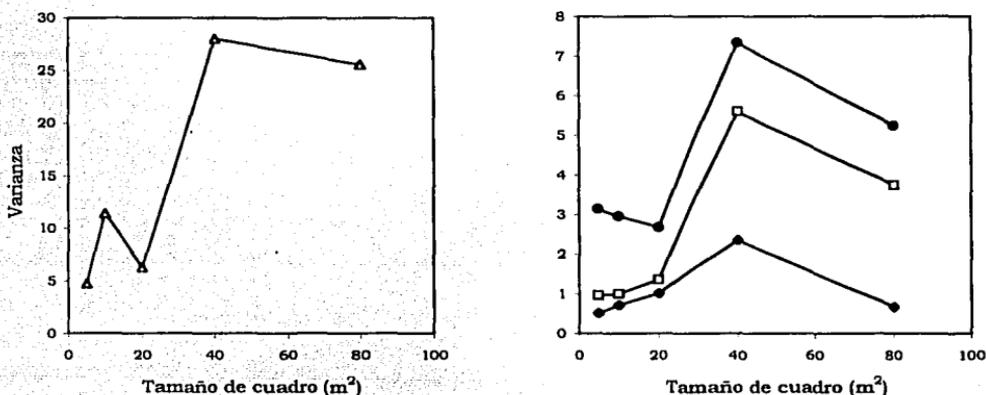


Figura 4.7 Análisis BQV aplicado a todos los individuos.
Transecto 1 (●), transecto 2 (□), transecto 3 (△) y transecto 4 (●).

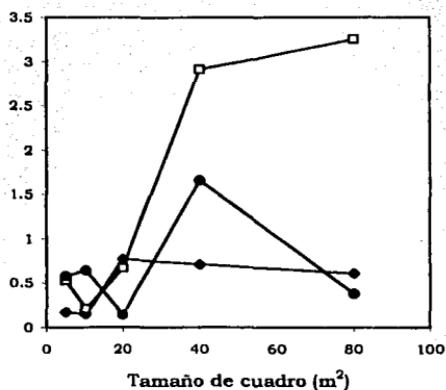
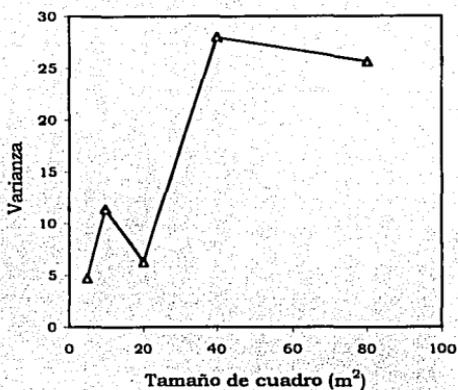


Figura 4.8 Análisis BQV aplicado a los individuos chicos.
Transecto 1 (◆), transecto 2 (□), transecto 3 (△) y transecto 4 (●).

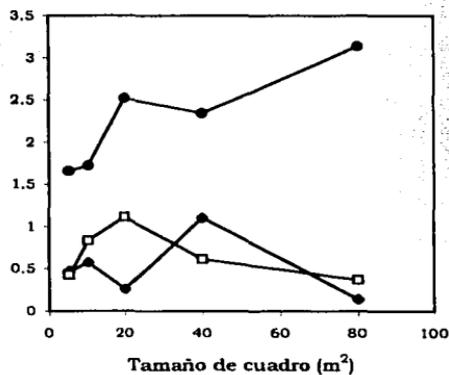
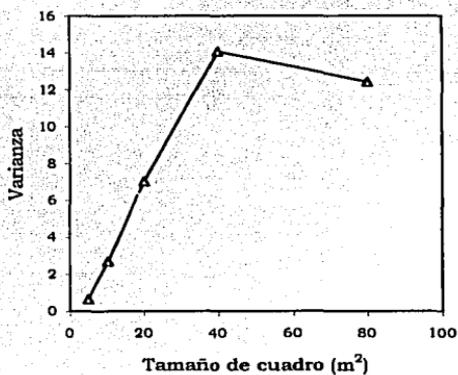


Figura 4.9 Análisis BQV aplicado a los individuos grandes.
Transecto 1 (◆), transecto 2 (□), transecto 3 (△) y transecto 4 (●).

El comportamiento de la varianza en el método TTLQV aplicado a todos los individuos se presenta en la Figura 4.10; destacan los picos del transecto 3, uno muy definido a un largo de cuadro de 5 m (área de 25 m²) y otro menor en 10 m (área de 50 m²). En el resto de los transectos se presentan picos poco definidos a diversos tamaños de cuadro. En el transecto 4 se presenta una tendencia de aumento en la varianza característica de una distribución aleatoria.

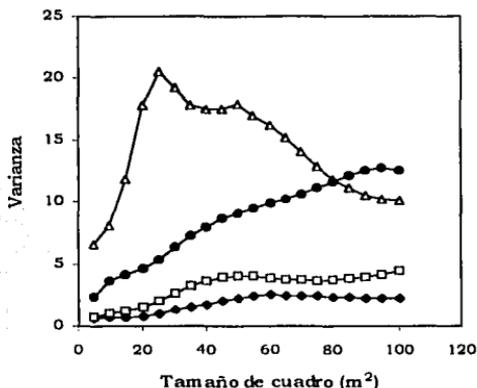


Figura 4.10 Análisis TTLQV aplicado a todos los individuos.
Transecto 1 (●), transecto 2 (□), transecto 3 (△) y transecto 4 (●).

Al analizar con este método a los dos grupos de tamaño considerados, se observa que en los individuos grandes se presentan picos en la varianza definidos pero de poca intensidad en los transectos 2 y 3 a un tamaño de cuadro de 7 m y en el transecto 4 a un tamaño de 2 m (Figura 4.11). El comportamiento de la varianza a partir de un largo de cuadro de 10 m (correspondiente a un área de 50 m² y a 10 unidades de muestra) sugiere una distribución aleatoria en todos los transectos, excepto en el 3 donde la distribución a esta escala es regular. En contraste, el grupo "chicos" presenta picos bien definidos en todos los transectos pero a distintos tamaños de cuadro y con intensidad variable (Figura 4.12). Cabe mencionar que -salvo en el transecto 4 donde los datos en los últimos tamaños de cuadro no permiten ser concluyentes- la varianza presenta una clara tendencia a disminuir a tamaños de cuadro mayores.

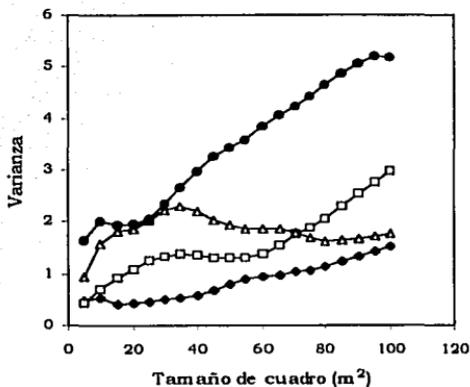


Figura 4.11 Análisis TTLQV aplicado a los individuos grandes.
Transecto 1 (●), transecto 2 (□), transecto 3 (△) y transecto 4 (●).

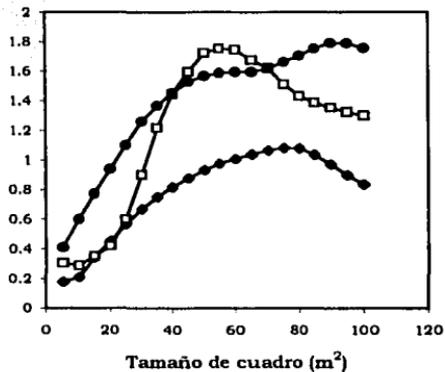
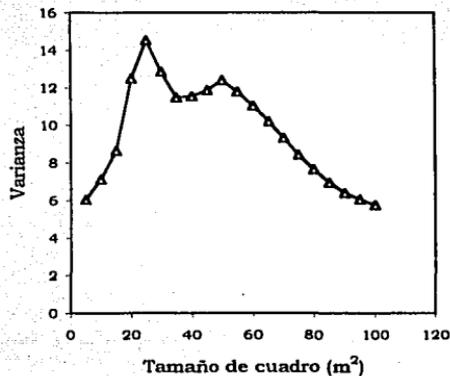


Figura 4.12 Análisis TTLQV aplicado a los individuos chicos.
Transecto 1 (●), transecto 2 (□), transecto 3 (△) y transecto 4 (●).

4.2.2 Distribución bajo dosel por clase de tamaño

La prueba de χ^2 mostró diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) en la proporción de individuos cubiertos entre las clases de tamaño (para esta prueba fueron agrupadas las clases 7 y 8 para tener resultados esperados mayores a 5). La figura 4.13 muestra que existe una marcada dependencia de las plántulas de *S. praecox* para establecerse bajo nodrizas y cómo ésta disminuye conforme aumenta el tamaño de los individuos.

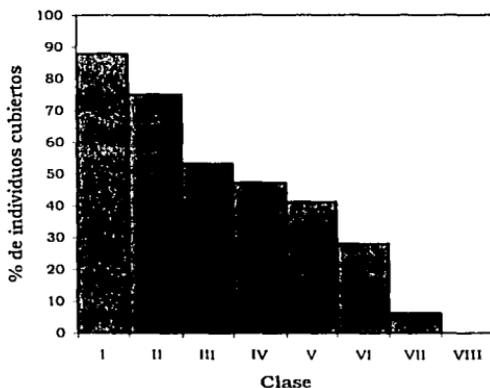


Figura 4.13 Porcentaje de individuos cubiertos por clase de tamaño.

4.3 Plantación experimental: supervivencia, crecimiento y su relación con nodrizas

El número de plántulas transplantadas por condición (la presencia de nodriza fue evaluada al inicio de la época de secas) se muestra en el Cuadro 4.21.

Cuadro 4.21 Plántulas en condición cubierta y expuesta

Condición	n	%
Cubierta	119	39.67
Expuesta	181	60.33

La supervivencia final (hasta julio de 1998) de los individuos en condición cubierta fue de $44.4\% \pm 7.5$ ($\bar{x} \pm e.s.$, $n = 53$), mientras que la de los descubiertos fue de $3.8\% \pm 2.4\%$ ($\bar{x} \pm e.e.$, $n = 7$). El ANOVA de medidas repetidas mostró un efecto altamente significativo de la presencia de nodriza en la supervivencia de las plántulas (Cuadro 4.22). El efecto significativo del tiempo se debe, obviamente, a los cambios en la supervivencia a lo largo del tiempo (evaluada en el mismo conjunto de individuos).

Cuadro 4.22 *Efecto de la presencia de nodriza en la supervivencia.*

Efecto	Efecto		Error		F	P
	CM	gl	CM	gl		
Nodriza	8730,7	1	81,01	4	107,7	<0,001
Tiempo	2728,9	6	34,23	24	79,7	<0,001
Nodriza x Tiempo	61,4	6	34,23	24	1,8	0,143

En la Figura 4.14 se observa la marcada diferencia en la supervivencia de las plántulas expuestas y cubiertas, así como que existe poca variación entre los tres sitios (dado el bajo valor del error estándar). La tasa de mortalidad en cada intervalo se presenta en la Figura 4.15. En ambas condiciones se observa un aumento de la mortalidad entre los meses de marzo y mayo de 1997 y de 1998, que corresponde a la temporada seca del año. La mortalidad en la temporada seca de 1998 es alta en ambas condiciones, lo cual se relaciona con la intensa sequía presentada ese año. Durante la temporada de lluvias (mayo a octubre de 1997) se observa un contraste drástico en el comportamiento de la mortalidad por condición: mientras que en los individuos en condición cubierta esta tasa decrece regularmente, en los descubiertos se mantiene alta y con un comportamiento errático. Es importante notar como las nodrizas homogenizan el comportamiento de la mortalidad, pues los valores de desviación estándar son considerablemente bajos y regulares respecto a los encontrados en condición descubierta.

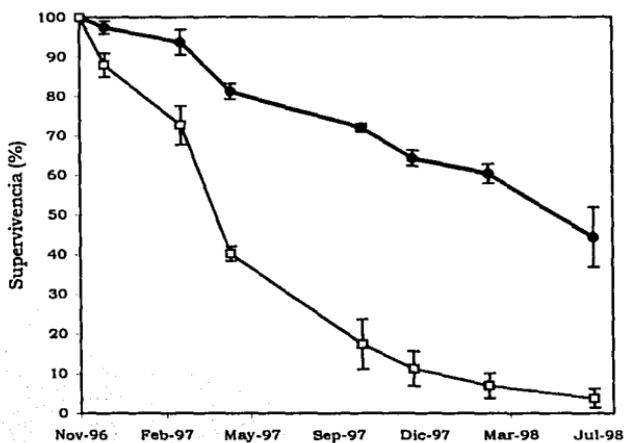


Figura 4.14 Supervivencia ($\bar{x} \pm e.e.$) de la plantación experimental en condición cubierta (●) y descubierta (□).

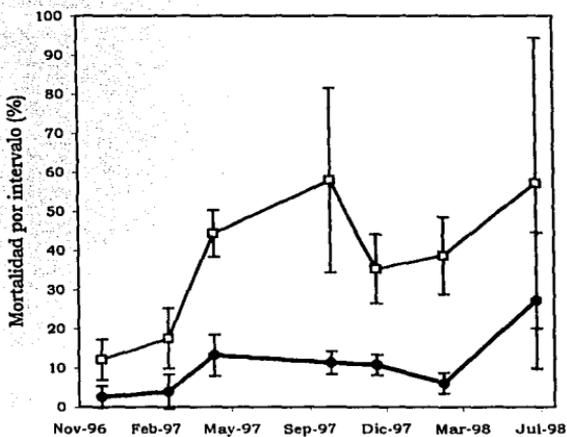


Figura 4.15 Tasa de mortalidad ($\bar{x} \pm e.e.$) en cada intervalo de medición en condición cubierta (●) y descubierta (□).

Con el fin de evaluar el efecto del tamaño inicial de las plántulas sobre la supervivencia final, se formaron cuatro clases con base en la altura de las plántulas al momento del trasplante. El intervalo total fue de 2 a 11 cm, de modo que el intervalo de clase fue de 2.25 cm. El ANOVA de medidas repetidas mostró un efecto significativo de la clase de tamaño inicial sobre la supervivencia los individuos descubiertos ($F = 644.656$, $p < 0.001$), pero no en los cubiertos ($F = 0.0846$, $p = 0.475$). La Figura 4.16 muestra la supervivencia de plántulas descubiertas por categoría de tamaño inicial. Puede observarse que el efecto del tamaño se mantuvo a lo largo de los 22 meses de estudio, aunque fue más manifiesto durante los primeros seis meses posteriores al trasplante.

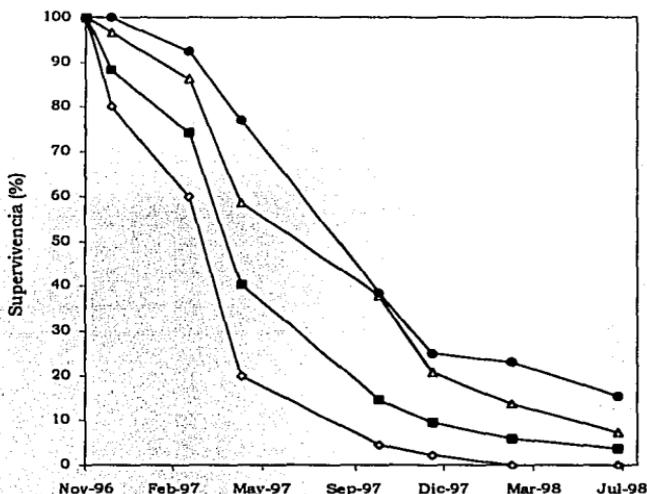


Figura 4.16 Supervivencia de individuos descubiertos por clase de tamaño inicial. Clase 1 de 2 a 4.25 cm (\diamond), clase 2 de 4.26 a 6.5 cm (\square), clase 3 de 6.51 a 8.75 cm (\triangle) y clase 4 de 8.76 a 11 cm (\bullet).

La altura promedio obtenida de los individuos vivos en cada medición no sólo refleja el crecimiento de las plántulas, sino también la mortalidad selectiva de los

individuos pequeños (Chiarello *et al.*, 1989). Por ello, los análisis de crecimiento se realizaron solamente sobre los individuos vivos al final del estudio ($n = 54$). La altura no presentó diferencias significativas debidas a la condición ($p = 0.15$), por lo que en la Figura 4.17 se presentan los datos de ambas condiciones juntos. El incremento promedio de la altura fue de 5.5 cm un año y medio después del transplante.

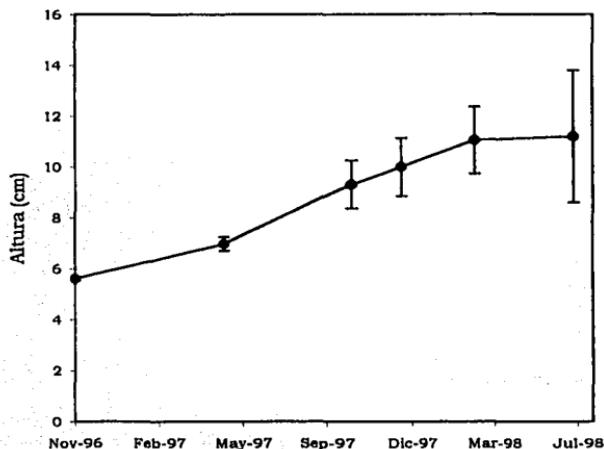


Figura 4.17 Altura (cm \pm e.e.) de las plántulas en la plantación experimental.

La cobertura, por otro lado, sí registró diferencias significativas entre las condiciones ($p = 0.02$); siendo ésta mayor en los individuos cubiertos que en los expuestos. La evolución de la cobertura durante el periodo de estudio se muestra en la Figura 4.18. Puede observarse que las diferencias entre condiciones se establecieron desde el primer registro de cobertura (en abril del 97, cinco meses después del transplante) y que se incrementaron debido a que en el transcurso de la temporada de lluvias la cobertura aumentó más en condición cubierta que en condición descubierta.

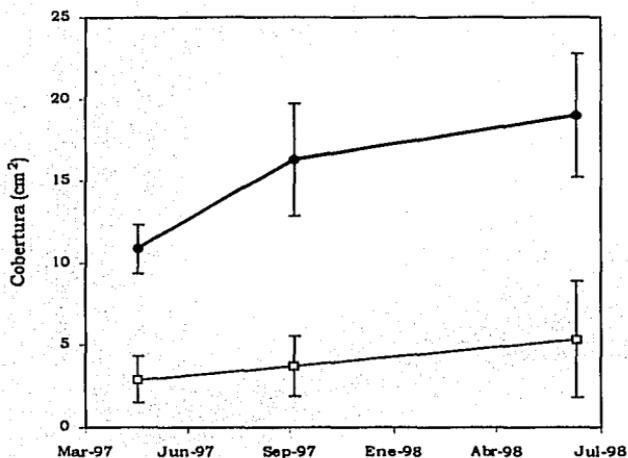


Figura 4.18 Cobertura ($\text{cm}^2 \pm \text{e.e.}$) de las plántulas en la plantación experimental en condición cubierta (●) y descubierta (□).

4.4 Supervivencia y crecimiento de las plántulas establecidas naturalmente

La supervivencia promedio para los 142 individuos establecidos naturalmente se muestra en la Figura 4.19. La supervivencia final (59%) fue superior a la de los individuos cubiertos de la plantación experimental (44.4%). Existieron diferencias muy marcadas según el parche (desde 0% en el parche 4 hasta 88% en el parche 9), al parecer relacionadas con la cobertura de las nodrizas en cada caso.

La altura promedio en estas plántulas se muestra en la Figura 4.20. Puede observarse que tanto el promedio de altura inicial como el crecimiento observado a lo largo del estudio fue notablemente similar en la plantación experimental y en los individuos naturalmente establecidos.

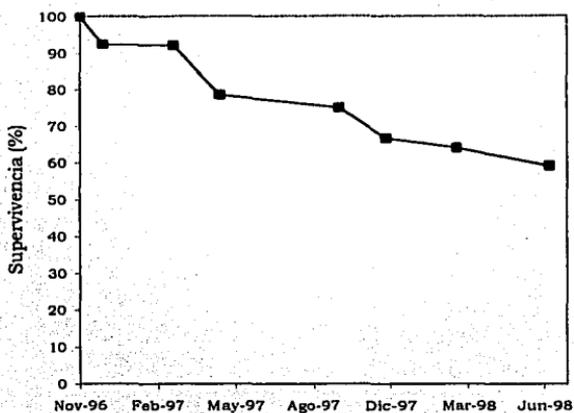


Figura 4.19 *Supervivencia de plántulas establecidas naturalmente.*

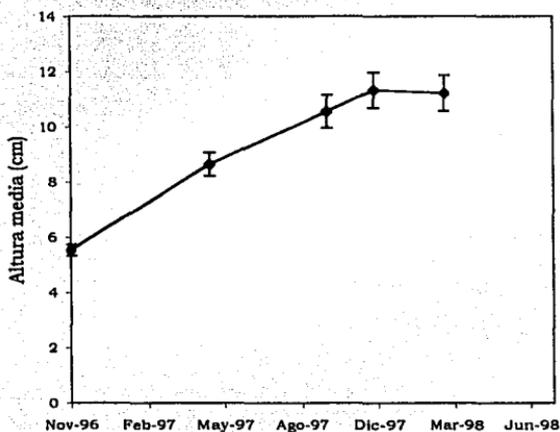


Figura 4.20 *Altura promedio de las plántulas establecidas naturalmente.*
Las barras representan el error estándar entre los individuos.

Discusión

5.1 Estructura de tamaños

En la tabla de vida (Cuadro 4.17) pueden distinguirse tres fases en el comportamiento de el índice de mortalidad: a) el representado por la transición de la clase 1 a la 2, donde se observa una mortalidad de alrededor del 45%; b) una mortalidad aproximadamente constante (entre 26 y 38%) en las transiciones comprendidas de la clase 3 a la 7 y, c) una mortalidad muy elevada (88%) en la transición de la clase 7 a la 8. La única inconsistencia se observa en la transición de la clase 2 a la 3, en donde la "mortalidad" es negativa, lo cual es habitualmente interpretado como el reflejo de un impacto que afectó al reclutamiento en el pasado. De cualquier modo, la magnitud de esta transición es de apenas el 10%, la menor registrada, lo que sugiere en términos generales una tasa de reclutamiento constante. Debe recordarse, sin embargo, que el intervalo de clase es muy amplio (de 41.5 cm), por lo que en cada clase se ubican individuos procedentes del reclutamiento de varios años y las variaciones dentro de ese periodo podrían estar enmascaradas, además de que, al no tratarse de un estudio dinámico, en realidad no se conocen con certeza qué procesos demográficos estuvieron funcionando, ya que diversas combinaciones de supervivencia y reclutamiento pueden resultar en la misma estructura de tamaños (Harper, 1977; Begon *et al.*, 1986; Silvertown, 1987).

El bajo valor de la transición entre las clases 7 y 8 puede ser interpretado más como un límite en el crecimiento de los individuos que como uno en la longevidad, ya que el estimador "altura" es aquí un indicador del estado y no de la edad. Recuérdese que la clase 8 agrupa a tres intervalos de clase y que los dos individuos que la constituyen son superiores en más de un metro al ejemplar más alto de la clase 7, de modo que los escasos individuos que logran superar cierto umbral de tamaño (aproximadamente 295 cm) parecen continuar creciendo durante un periodo muy prolongado.

No es posible determinar con certeza el tipo de curva de supervivencia de la población (que generaría la estructura de tamaños observada), pues como se observa en el comparación entre transectos (Figura 4.2), hay una gran variación en las frecuencias de individuos en las clases 1 y 2, lo cual contrasta con un comportamiento más homogéneo a partir de la clase 3. Más del 50% de los individuos de la clase 1 se encontraron en un sólo transecto (el 3), mientras que otro albergaba apenas un 10% del total (el 1). Esta

variación puede interpretarse como un indicador de que la disponibilidad de sitios seguros varía mucho de un lugar a otro (Harper, 1977). La magnitud de la variación sugiere que probablemente las características ambientales que definen estos sitios son restrictivas (en caso de que no exista una distribución preferencial de propágulos hacia estos sitios), lo que supone una alta vulnerabilidad inicial. Al respecto debe señalarse que, aunque parciales, los resultados obtenidos en los ensayos de germinación del presente trabajo, permiten suponer que la germinación y/o el establecimiento inicial en condiciones naturales pueden ser eventos poco frecuentes. Esto permitiría suponer que la población presenta una curva de supervivencia de Tipo III.

Las restricciones ambientales, sugeridas por las diferencias en la densidad de individuos en las primeras clases de tamaño entre transectos, pueden presentarse tanto en la germinación, como en el establecimiento y la supervivencia de plántulas menores a 4 cm, y no necesariamente se refieren a procesos que operan en los individuos comprendidos en la categoría 1 (entre los 4 y los 45.5 cm). Sin embargo, a partir de la homogeneidad registrada de la clase 3 en adelante, y marcadamente a partir de la clase 4, es claro que dichas restricciones pierden importancia cuando las plántulas alcanzan un cierto tamaño. Una mortalidad densodependiente podría explicar el contraste entre la homogeneidad mencionada de las clases de tamaño grandes y las notables diferencias en las frecuencias de las clases 1 y 2, como sugiere Silvertown (1987).

Hasta aquí la interpretación de los resultados se ha conducido con el supuesto de que la población es estable, tanto en términos de estructura (proporción de individuos por clase de tamaño), como en términos de densidad de individuos, sin embargo, tanto una estructura de tamaños donde predominan los individuos chicos, como la curva de supervivencia de Tipo III, pueden presentarse tanto en una población numéricamente estable, como en una en crecimiento (Harper, 1977), y discernir entre estas opciones requiere de estudios dinámicos. No obstante, es posible utilizar indicios indirectos que señalan una probabilidad mayor de una u otra.

En este caso se presentan dos indicadores de estabilidad. El primero de ellos es la homogeneidad entre transectos de la distribución de frecuencias a partir de la clase 3 y marcadamente a partir de la clase 4, alcanzada pese a las diferencias en las primeras categorías de tamaño. El segundo indicador es la tasa de mortalidad aproximadamente constante registrada en las transiciones entre las clase 3 y 7. Una mortalidad constante puede asociarse a una curva de tipo II que en general es indicadora de estabilidad (Harper, 1977), aún cuando se presente sólo como un componente de la curva de

supervivencia. En resumen, tenemos un componente de la curva indicador de estabilidad, mientras que el comportamiento de las primeras categorías de tamaño, que podría asociarse a crecimiento poblacional, contrasta con la marcada homogeneidad entre transectos en la distribución de frecuencias de las clases 3 en adelante, lo cual podría indicar que la población es numéricamente estable en los sitios no perturbados donde se realizó el estudio (en los sitios perturbados la dinámica poblacional seguramente es distinta).

El comportamiento demográfico descrito coincide con lo que podría esperarse al considerar que *S. praecox* es una especie arbustiva dominante en una etapa estable en el marco de una sucesión primaria, es decir, es una especie que puede clasificarse como un arbusto sucesionalmente avanzado. También coincide con lo encontrado por Pérez-Ishiwara (com. pers.) para *S. praecox* en la Reserva del Pedregal de San Ángel de la UNAM, donde observó una muy alta tasa de mortalidad en plántulas (y como consecuencia un reclutamiento prácticamente nulo), mientras que los individuos superiores a 30 cm, a los que asigna una edad aproximada de 10 a 15 años, tuvieron altas tasas de supervivencia (cercanas al 100%).

La comparación entre transectos afecta a la estimación de abundancia. En vista de las diferencias encontradas entre transectos en las clases 1 y 2 (que albergan poco menos del 50% del total de individuos), una estimación confiable sólo puede aplicarse de la clase 3 en adelante (individuos mayores a 87 cm de altura), para los cuales la densidad promedio es de poco más de 1000 individuos ha⁻¹.

Por último, cabe recordar que la altura funciona inicialmente bien como indicador de tamaño, pero a partir de la clase 5 y de forma creciente se consideran iguales a individuos que pueden diferir mucho en su producción de ramas (consultar apéndice B). En consecuencia, la curva de supervivencia debe tender aún más a una Tipo III. Sin embargo, el resto de las interpretaciones no resultan afectadas, en especial las consideraciones sobre un proceso de autoaclareo densodependiente.

5.1.1 Fecundidad y tamaño

La producción de semillas está muy restringida a los individuos de la clase 5 en adelante (i.e. a partir de una altura de 170.5 cm), quienes representan solamente al 10.75% de la población y producen el 94% del total de semillas. La clase 8 merece atención especial, en virtud de que sus dos únicos representantes aportaron alrededor del 30% de la producción total de semillas estimada. Esta clase no fue trabajada aquí, dado que los individuos de la muestra fueron insuficientes para obtener datos estadísticamente confiables, además de que la producción de racimos fue radicalmente distinta entre los dos individuos que la componen. Como muestra de la importancia que tienen en la producción total de semillas baste decir que el cálculo de densidad de semillas resulta en 83 semillas/m² sin considerar a la clase 8, contra 119.28 semillas/m² al considerarla.

La estimación de fecundidad muestra que, a nivel de población, se da una gran producción de semillas, lo cual, asociado al tipo de dispersión (anemócora), permitiría suponer un abundante "arribo" de semillas al terreno, lo que apoya la sugerencia hecha anteriormente, de que la disponibilidad de sitios seguros es un factor limitante para el establecimiento de las plántulas.

5.1.2 Fecundidad y exposición lumínica

La notable diferencia encontrada entre la fecundidad de los individuos cubiertos y los descubiertos puede ser explicada como resultado de una insuficiente radiación fotosintética en condiciones de sombra que afecte a la producción de propágulos, o bien a partir de que la calidad de la luz influya en que se dispare la producción de inflorescencias; ambos fenómenos han sido reportados en la literatura (Spurr y Barnes, 1982; Harper, 1986; Porter, 1989; Bell, 1991).

En *S. praecox* el efecto negativo de la sombra sobre la fecundidad puede magnificarse, pues existe un efecto de retroalimentación positiva entre la ramificación y la producción de racimos. Este efecto es determinado por una correlación alta entre ambas variables (recuérdese que los racimos son producidos en el ápice de las ramas) y por que la ramificación ocurre en el ápice de ramas que han producido flores en la temporada anterior (Pérez-Ishiwara com. pers.). La sombra puede entonces inducir una diferente forma de crecimiento no necesariamente asociada con la búsqueda de luz.

Las medias del número de racimos por individuo por clase de tamaño por condición, así como la prueba de Tukey aplicada sobre ellas (Cuadros 4.15 y 4.16), muestran que los grupos obtenidos por la misma prueba pero sin distinguir entre ambas condiciones (Cuadro 4.4) son un resultado artificial, producto de la disminución en la frecuencia de individuos bajo sombra conforme aumenta el tamaño, más que de un cambio real entre las medias de las clases 5 - 6 y la 7.

El bajo desempeño reproductivo de los individuos cubiertos refuerza la idea de la importancia de las nodrizas en la dinámica poblacional de *S. praecox* (ver adelante).

5.2 Patrón de distribución y nodricismo

La frecuencia relativa de individuos cubiertos por clase de tamaño (Figura 4.13) expone dos elementos muy importantes para la población de *S. praecox*: por un lado muestra claramente que la presencia de nodriza es un factor determinante en el establecimiento de individuos, y por el otro, muestra la progresivamente menor proporción de individuos cubiertos conforme se incrementa el tamaño. Este patrón puede ser resultado de dos fenómenos demográficos: a) si la supervivencia es igual para los individuos cubiertos y para los expuestos, la curva es resultado de la tasa a la cual las nodrizas son desplazadas; b) si por el contrario, las nodrizas persisten, entonces la supervivencia de los individuos cubiertos es considerablemente más baja que la de los descubiertos. Es casi seguro que el patrón mostrado en la gráfica sea resultado de la concurrencia de ambos fenómenos, pero elucidar la importancia relativa de cada uno rebasa las posibilidades del presente trabajo.

El punto es relevante porque si la tasa de desplazamiento de la nodriza es lenta en relación con la tasa a la que disminuye la supervivencia de las plántulas bajo nodriza, entonces existe un conflicto plántula-planta en términos de supervivencia, análogo al conflicto semilla-plántula descrito por Rey y Alcántara (2000). Este conflicto estaría dado por el hecho de que en los sitios con mejores condiciones para el establecimiento de plántulas se registra una mayor mortalidad posterior, mientras que en sitios menos óptimos para el establecimiento se presentarían tasas de supervivencia mayores. Así pues, la dinámica poblacional de *S. praecox* debe depender en buena medida de las dinámicas poblacionales de las distintas especies que funcionan como nodriza, en particular de su tasa de mortalidad y su susceptibilidad a la competencia con *S. praecox*.

El desplazamiento de la nodriza que requeriría *S. praecox* para continuar su desarrollo puede darse sin la participación directa de este último, o bien *S. praecox* puede ser causante del mismo al competir con la nodriza, como ya ha sido reportado en algunas especies características de ecosistemas áridos (McAuliffe, 1984, 1988; Franco y Nobel, 1988, 1989; Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Flores, 1994).

Respecto a la distribución espacial, la dependencia de una nodriza en los primeros estadios de desarrollo debería de reflejarse en una tendencia a la agregación, la cual puede reflejarse en las clases de tamaño mayores (Franco y Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991), donde dicha dependencia disminuye o desaparece. En el Pedregal ya se ha reportado un patrón agregado asociado a la presencia de sombra para la especie *Mammillaria magnimamma* (Trejo, 1999), que parece asociada al propio *S. praecox* (Panti, 1984). En términos generales esta tendencia hacia la agregación fue encontrada consistentemente en los análisis realizados empleando el índice de dispersión, el índice de Green y en el método BQV en los tamaños de cuadro de 40 y 80 m², además de que es muy evidente en las gráficas de frecuencia de individuos a lo largo de los transectos y su asociación con la presencia de dosel de otras plantas (Figuras 5.6 a 5.8).

La disminución de la agregación conforme aumenta la talla de los individuos ha sido reportada por Hutchings (1978) y por Valiente-Banuet *et al.* (1991). Estos autores reportan que la distribución agregada puede pasar a ser aleatoria, e incluso regular, conforme aumenta el tamaño de los individuos, sobre todo si la competencia intraespecífica e interespecífica (con la planta nodriza) se vuelve importante. Ahora bien, en este caso la mortalidad densodependiente no necesariamente se encuentra asociada a la competencia, sino que podría ser resultado de una insuficiente radiación para mantener el crecimiento de las plantas bajo nodriza. En tal caso las nodrizas con un tamaño suficiente para mantener altas densidades de plántulas presumiblemente también perduran por más tiempo, de modo que en estos parches la mortalidad de *Senecio* tendería a ser progresivamente más alta. Sin embargo, la disminución esperada en la agregación en las clases de tamaño grandes, y que parece evidente en los gráficos de frecuencia de individuos a lo largo de los transectos, sólo fue confirmada por el análisis TTLQV, donde los individuos grandes presentan picos en la varianza poco definidos o inexistentes, mientras que en los chicos siempre se observan picos definidos. En los análisis restantes no se detectó ninguna diferencia consistente en el comportamiento del patrón de distribución entre los individuos chicos y grandes, lo cual señala que la agregación inicial, determinada por restricciones en el establecimiento, se refleja en alguna medida en los individuos grandes. Esto dificulta asociar con claridad el patrón de

distribución observado con la mortalidad densodependiente.

Por último, debe señalarse que el análisis TTLQV mostró que los parches de individuos chicos no son de tamaño y/o separación muy definidos, lo cual se explica por que la dependencia hacia las nodrizas no es específica, de modo que los micrositos favorables son de tamaño y calidad variable y de distribución más o menos azarosa. La falta de especificidad, común al nodricismo en ambientes áridos, ha sido reportada antes por Valiente-Banuet y Escurra (1991), quienes la explican cómo debida a que principal componente del fenómeno de nodricismo en estos ambientes es algo tan simple como la sombra, que permite un mejor equilibrio hídrico de las plantas cubiertas. En este caso, como en el que ellos registraron, la sombra puede ser proporcionada incluso por una roca.

5.3. Plantación experimental

5.3.1 Germinación

En un apartado anterior se señaló que la producción estimada de semillas (densidades de 83 a 119 semillas/m²), permiten suponer que dispersa un número grande de propágulos en el terreno. Aunque ni esta cifra, ni la dispersión anemócora de los aquenios garantizan una distribución homogénea de semillas en el terreno, la distribución claramente sesgada (bajo nodriza) observada en los individuos de la clase 1 (Figura 4.13) no puede ser resultado de un sesgo en la dispersión. Por otro lado, la densidad promedio de individuos de la categoría 1 (0.06 /m², que es producto de varios años de reclutamiento) muestra una alta mortalidad de semillas dispersadas. Ambos factores, mortalidad y distribución bajo nodriza, indican que la germinación y el establecimiento inicial dependen en buena medida de la disponibilidad de micrositos favorables (Urbanska, 1997).

5.3.2 Supervivencia y nodricismo

El contraste entre la supervivencia final de las plántulas trasplantadas en condiciones cubierta y expuesta (44% y 5%, respectivamente) muestra claramente que la plántulas requieren de una nodriza, no sólo para establecerse, sino para sobrevivir en los primeros estadios del ciclo de vida. Estas diferencias explican por qué el 88% de las plántulas de la clase 1 registrados en los transectos se encontraron bajo nodriza.

La mortalidad (atribuible principalmente a la sequía) también presentó una evolución diferente entre las condiciones: mientras que bajo sombra los picos en la mortalidad de un censo a otro coincidieron con la época seca, en los individuos descubiertos el comportamiento de la mortalidad fue más errático y presentó valores altos incluso en intervalos con precipitación (en los que la mortalidad de los cubiertos disminuyó, Figura 5.21). El que la mortalidad más alta de los individuos descubiertos no se presentara siempre en época seca podría explicarse en parte por la pérdida de hojas, mecanismo que permitiría a *S. praecox* escapar de la desecación (Pozos, 1991). En otras interacciones de nodricismo en suculentas de ambientes áridos se han reportado nodrizas que pierden sus hojas en la temporada seca (Valiente-Banuet *et al.*, 1991b); el comportamiento paradójico del fenómeno, que implica protección contra desecación, pero que no funciona en la temporada seca, se explicó en este caso por los mecanismos adaptativos que impiden el intercambio de agua en las suculentas.

Los resultados de la plantación experimental apuntan en principio a que un programa de reintroducción de esta especie en sitios perturbados debe realizarse exclusivamente en los micrositos favorables (bajo nodriza), donde la supervivencia de plántulas es notablemente alta. El nodricismo ha probado ser un fenómeno determinante para el establecimiento de otras especies del Pedregal, tales como encinos (Cabrera *et al.*, 1998; Bonfil y Soberón, 1999; Bonfil *et al.*, 2001) y cactáceas como *Mammillaria magnimamma* (Trejo, 1999).

Sin embargo, los indicios presentados en el sentido de que existe un conflicto plántula-planta, tanto en términos de supervivencia como de reproducción, señalan que debe atenderse a las características de la nodriza, en particular su posibilidad de ser desplazada, antes de diseñar una estrategia de reintroducción de esta naturaleza. En particular es importante considerar este problema en relación al tepozán (*Buddleia cordata*), que es la especie dominante en terrenos perturbados del PECM, y tiene una cobertura suficiente para mantener una densidad alta de plántulas de *S. praecox*.

Se ha asignado al tepozán el papel de especie facilitadora de la sucesión en terrenos perturbados, debido a su notable capacidad de establecerse en ellos con tasas de crecimiento relativamente altas (Mendoza, 2002). En terrenos áridos el tepozán podría ofrecer no sólo sombra, sino también nutrientes producto de la abundante materia orgánica que fija y desprende estacionalmente (Mendoza, 2002). Estas características, y el hecho de que sea el árbol dominante en el matorral perturbado, lo convierten en el principal candidato para servir de nodriza en las plantaciones de *S. praecox*. Sin embargo,

el desconocimiento de la tasa con la que puede ser desplazado lleva a tomar esta decisión con mayor precaución. Algunas especies pueden detener su desarrollo hasta que las condiciones ambientales les permitan crecer adecuadamente (llamadas plantas Oskar's por Silvertown, 1987) y tienen así la opción de esperar a que su nodriza muera o decaiga y entonces desplazarla. Este no parece ser el caso de *S. praecox*, quien crece rápidamente en cada época de lluvias, lo que probablemente implica condiciones desfavorables para su posterior desarrollo, ya que el tepozán no parece desplazable, al menos en el corto plazo.

La relación que establecen *S. praecox* y *B. cordata* es relevante en términos de los dos modelos de sucesión que se han propuesto para el pedregal de San Ángel. Rzedowski (1954) considera al matorral de *Senecio praecox* como un estadio relativamente estable hacia el cual tiende a dirigirse la sucesión en eventos volcánicos en condiciones climatológicas y de sustrato similares. Sin embargo, recientemente Cano-Santana y Meave (1996) plantearon que el curso sucesional se está modificando, al menos en las partes bajas del pedregal, ya que la dominancia por tepozanes parece ser la tendencia actual de la sucesión. Aunque estos autores señalan que el impacto de la ciudad sobre el Pedregal de San Ángel dificulta predecir los resultados del proceso sucesional que ahí se lleva a cabo, el determinar si el nodricismo de *B. cordata* hacia *S. praecox* involucra o no un efecto facilitador puede ser clave para esclarecer el futuro del curso sucesional.

Por otro lado, el efecto del tamaño inicial en la supervivencia de plántulas en condición descubierta apunta a que la dependencia de éstas hacia la nodriza se debilita tempranamente. La persistencia de las nodrizas podría rastrearse a partir del porcentaje de individuos descubiertos por clase de tamaño, considerando la mortalidad de estos individuos y una tasa de crecimiento que podría estimarse sin mucha dificultad.

5.3.3 Crecimiento y nodricismo

La diferencia en cobertura detectada entre las plántulas cubiertas y las expuestas no se tradujo en diferencias importantes en altura. Lo que parece señalar que las dos distintas estrategias de captación de luz compensan las diferencias ambientales, al menos en los estadios iniciales.

Dichas diferencias en la cobertura promedio pueden tener dos explicaciones, dependiendo del punto de vista desde el cual se comparen. Si se considera que las hojas de los individuos bajo nodriza son "grandes" (es decir que se considera a las hojas de los individuos expuestos como normales), la explicación común es que la planta compensa la menor radiación recibida con una mayor superficie de absorción, fenómeno registrado ampliamente en diversas especies y ambientes (Bidwell, 1979; Grime, 1982). Si por el contrario se consideran chicas a las hojas de los individuos descubiertos (asumiendo entonces que son normales las hojas de los individuos cubiertos) entonces la explicación común es que el menor tamaño de las hojas permite equilibrar el déficit hídrico (Bidwell, 1979; Grime, 1982). En el ambiente xerófilo del Pedregal las plantas presentan generalmente algún mecanismo que impide la desecación. Las hojas pequeñas en condición expuesta serían una estrategia adicional de *S. praecox* a la ya reportada por Pozos (1991). De cualquier forma, dado que las tasas más altas de mortalidad en los individuos descubiertos se registraron en época de lluvias (Figura 5.21), al parecer estas hojas, aunque pequeñas, provocan una pérdida de agua por evapotranspiración relativamente grande, al menos en los estadios tempranos de vida, de forma que la posibilidad de desecación persiste incluso durante la temporada de lluvias. Las explicaciones no son mutuamente excluyentes, sino el resultado de una estrategia global de compensación de riesgos y beneficios mediante el mecanismo relativamente sencillo del control del tamaño de la hoja.

5.4 Plántulas establecidas naturalmente

La supervivencia de 59% registrada en los individuos establecidos naturalmente fue ligeramente superior a la registrada para los individuos cubiertos de la plantación (44%), lo que podría ser evidencia de la existencia de una fracción de la mortalidad atribuible al impacto del trasplante en la plantación experimental. Es de esperar que la supervivencia posterior de los individuos trasplantados se acerque a la supervivencia de los primeros, sobre todo si se considera que el crecimiento en altura fue notablemente similar en los individuos establecidos naturalmente y en la plantación (alrededor de 4.6 cm año⁻¹, y de 5.5 cm al término del estudio).

5.5 Reintroducción de *S. praecox* en sitios perturbados del Pedregal

La estructura homogénea registrada a partir de la clase 3 (más evidente a partir de la 4), representa una buena aproximación a la que debería buscarse en un proyecto de reintroducción de *S. praecox* en sitios perturbados de la zona de estudio. Ahora bien, debido a que la importancia demográfica de los individuos cubiertos es muy baja, dada su casi nula contribución a la producción de propágulos, la densidad a buscarse debería acotarse a la de los individuos de la clase 3 en condición descubierta registrada en los transectos (175 individuos/ha).

Es probable que en algunas zonas perturbadas del Ajusco Medio la dispersión de semillas a partir de los adultos establecidos en las proximidades permita un arribo adecuado de semillas, pero sólo en aquéllas que mantengan alguna cobertura vegetal se podría dar un establecimiento de manera natural, y seguramente las tasas de reclutamiento serían bajas. En estos casos, se puede acelerar la sucesión mediante el trasplante de plántulas.

A pesar de la baja supervivencia registrada en la condición descubierta en la plantación experimental, deben dirigirse esfuerzos para la reintroducción de esta especie en terrenos muy perturbados con escasa cobertura vegetal, donde el reclutamiento natural sería nulo. Para ello es necesario evaluar si pueden o no obtenerse tasas de supervivencia significativamente mayores en condición descubierta mediante el uso de plántulas con una altura superior a las usadas en el presente estudio, como lo sugiere el efecto del tamaño inicial registrado en este estudio. La siembra en condiciones descubiertas presentaría la ventaja adicional de que se favorece la reproducción temprana.

Obtener una población de individuos superiores a 11 cm en vivero requiere un periodo de crecimiento de 2 a 3 años. Este lapso puede considerarse largo para los tiempos de permanencia tradicionales de los viveros, pues involucra altos costos de mantenimiento, pero puede justificarse en un proyecto no comercial de restauración, dependiendo de la magnitud de la incremento en la supervivencia debida al mayor tamaño inicial.

Otra alternativa para la reintroducción de *S. praecox* en sitios perturbados sería usar como nodrizas a especies de arbustos o hierbas que puedan ser desplazados más fácilmente, tales como *Eupatorium glabratum*, *Baccharis conferta*, *Stevia subpubescens* y *Eupatorium petiolare*, además de *Verbesina virgata* (obs. pers.), las cuales son abundantes en el matorral perturbado (González, 1996), aunque su efectividad como nodriza debe ser evaluada.

Aunque las tasas de supervivencia registradas en el presente trabajo no pueden considerarse altas (64% anual en sitios cubiertos y 11% en condición descubierta), debe tomarse en cuenta que las condiciones del sitio son muy restrictivas, tal como se ha mostrado en diversos intentos de establecer plantaciones de otras especies nativas en el matorral perturbado, tales como los encinos *Quercus rugosa* y *Q. castanea*, los cuales registran tasas de sobrevivencia anual de entre 5 y 32% (Cabrera *et al.* 1998, Bonfil y Soberón 1999 y Bonfil *et al.* en prensa). En este contexto, los resultados obtenidos pueden considerarse alentadores, en tanto muestran que es posible, mediante una cuidadosa planeación, recuperar a las poblaciones *S. praecox*, especie que se ha considerado emblemática del Pedregal de San Angel.

Bibliografía

- Álvarez-Cruz, E. M. 1992. Condiciones de temperatura y precipitación en el SW del Distrito Federal. Tesis de Licenciatura, Facultad de Filosofía y Letras, UNAM.
- Anacleto, M. 1996. Germinación del palo loco (*Senecio praecox*) en relación con la disponibilidad de la luz, temperatura, sustrato y profundidad de siembra. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. 62 p.
- Beeby, A. 1993. *Applying Ecology*. Chapman & Hall, Londres. 441 p.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1986. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Scientific Publications, Londres. 876 p.
- Begon, M., M. Mortimer y D. J. Thompson, 1996. *Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants*. 3ª edición. Blackwell Science, Oxford. 247 p.
- Bell, A. D. 1991. *Plant Form: An Illustrated Guide to Flowering Plant Morphology*. Oxford University Press, Oxford. 341 p.
- Bidwell, R. G. S. 1979. *Plant Physiology*. (2a edición) McMillan Publishing Co., Nueva York. 726 p.
- Bliss, L. C. y K. M. Peterson. 1992. Plant succession, competition, and the physiological constrains of species in the Arctic. En F. S. Chapin, R. L. Jefferies, J. F. Reynolds, G. V. Shaver y J. Svoboda (eds.). *Arctic Ecosystems in a Changing Climate: an Ecophysiological Perspective*. Academic Press, San Diego. pp. 111-136.
- Bonfil, C., I. Pisanty, A. Mendoza y J. Soberón. 1997. Investigación y Restauración Ecológica: El Caso del Ajusco Medio. *Ciencia y Desarrollo* 23 (135): 15-23.
- Bonfil, C. y J. Soberón. 1999. *Quercus rugosa* seedling dynamics in relation to its re-introduction in a disturbed Mexican landscape. *Applied Vegetation Science* 2: 189-200.

- Bonfil C, H. Rodríguez de la Vega y V. Peña. en prep. Efecto de la vegetación establecida y de la edad de la plántula en el desempeño de una plantación de dos especies de *Quercus* en un matorral xerófilo (enviado a Ciencia Forestal).
- Cabrera, L., P. E. Mendoza, V. Peña, C. Bonfil y J. Soberón. 1998. Evaluación de una plantación de encinos (*Quercus rugosa* NEE) en el Ajusco Medio. *Agrociencia* 32 (2): 149-155.
- Cano-Santana, Z. y J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos. *Ciencias* 41: 58-68.
- Carrillo, C. 1995. El Pedregal de San Ángel. UNAM, México. 175 p.
- Córdova, C., A. L. Martín del Pozo y J. L. Camacho. 1994. Paleolandforms and volcanic impact on the environment of prehistoric Cuicuilco, Mexico City. *Journal of Archaeological Science* 21: 585-596.
- Chiariello, N. R., H. A. Mooney y K. Williams. 1989 Growth, carbon allocation and cost of plant tissues. En R. W. Pearcy, J. Ehleringer, H. A. Mooney y P. W. Rundel (eds.). *Plant Physiological Ecology - Field Methods and Instrumentation*. Chapman and Hall, Londres. pp. 327-365.
- Díaz-Solís, A., A. Macías-Martínez, A. A. Zavala-Hurtado y F. Vite. 1995. Patrones de distribución y abundancia de las cactáceas de la reserva ecológica "Centro de Ecoguardas", Tlalpan, D. F. I Congreso Nacional sobre Cactáceas. Programa y resúmenes. 33 p.
- Enciso de la Vega, S. 1979. Las lavas del Pedregal de San Ángel. *Ciencia y Desarrollo* 25: 89-93 p.
- Figuroa, D. M. 1997. Análisis comparativo de la biología floral de 5 especies de compuestas del Pedregal de San Ángel, D. F. (México). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. UNAM. 111 p.
- Flores, A. 1994. Papel de *Mimosa luisana* en la estructura de la comunidad y su relación con *Neobuxbaumia tetetzo* en el valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis Doctoral (Doctorado en ecología), CCH, UNAM.

- Franco, A. C. y P. S. Nobel. 1988. Interaction between seedlings of *Agave deserti* and the nurse plant *Hilaria rigida*. *Ecology* 69: 1731-1740.
- Franco, A. C. y P. S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology*, 77: 870 - 886.
- Garza, L. 1997. Las ectomicorizas como elementos para evaluar y restaurar bosques de encino: un caso de estudio en la reserva ecológica del Ajusco. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM. 93 p.
- García, E. 1964. Modificaciones al sistema climático de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM, México. 250 p.
- González, B. 1996. Estudio florístico y de vegetación de la Reserva Ecológica Lomas del Seminario. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. 116 p.
- Greig-Smith, P. 1952. The use of random and contiguous quadrats in the study of structure of plant communities. *Annals of Botany* 16: 293-316
- Greig-Smith, P. 1964. Quantitative Plant Ecology. Butterworth, Londres. 256 p.
- Greig-Smith, P. 1979. Pattern in vegetation. *Journal of Ecology* 67: 755-779
- Grime, J. P. 1982. Estrategias de Adaptación de las Plantas y Procesos que Controlan la Vegetación. Limusa, México. 291 p.
- Grubb, P. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107-145. (Quizá sobre).
- Hamrick, J. L. y J. L. Lee. 1987. Effects of soil surface topography and litter cover on germination, survival and growth of muskule thistle. *American Journal of Bot.* 74: 451-457.
- Harmon, M., J. Franklin, F. Swanson, P. Collins, S. Gregory, J. Latín, N. Anferon, S. Cline. N. Aumen, J. Sedell, G. Lienkaeper, K. Cromack y K. Cummins. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* 15: 133-302.

- Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, Londres. 892 p.
- Harper, J. L. 1986. Modules, branches, and the capture o resources. En J.B.C. Jackson, L. W. Buss y R.E. Cook (eds.). *Population Biology and Evolution of clonal organisms*. Yale University Press, New Haven. pp. 1-33.
- Harper, J. L., J. N. Clatworthy, I. H. McNaughton y G. R. Sagar. 1961. The evolution and ecology of closely related species living in the same area. *Evolution* 15: 209-227.
- Hill, M. O. 1973. Reciprocal averaging: An eigenvector meted of ordination. *Journal of Ecology* 61: 237-249.
- Hutchings, M. J. 1978. Standing crop and pattern in pure stands of *Mercurialis perennis* and *Rubus fruticosus* in mixed deciduos woodland. *Oikos* 31: 351-357.
- Hutchings, M. J. 1979. Wegt-density relationships in ramet populations of clonal perennial herbs, with special reference to 3/2 power law. *Journal of Ecology* 67: 211-34
- Hutto, R. L., J. R. McAuliffe y L. Hogan. 1986. Distributional associates of the saguaro (*Carnegiea gigantea*). *Southwestwern Naturalist* 31: 469-476.
- Lechuga, N. R. 1971. "Estudio ecológico de los insectos de *Senecio praecox* D.C. en el Pedregal de San Ángel". Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. 94 p.
- Ludwing J.A. y J.F. Reynolds. 1988. *Statistical Ecology, a primer on methods and computing*. Wiley, Nueva York. 337 p.
- Ludwing J. A. y W. D. Goodall. 1978. A comparison of paired-with blocked-quadrat variance methods for the analysis of spatial pattern. *Vegetatio* 1: 49-59.
- Lugo-Hubp, 1984. *Geomorfología del Sur de la Cuenca de México*. Instituto de Geografía, UNAM, México. 95 p.
- Luken, J.O. 1990. *Directing Ecological Succession*. Chapman & Hall, Londres. 251 p.

- Martínez-Romero, M. M. 1997. Fenología de especies herbáceas y arbustivas del Parque Ecológico de la Ciudad de México, Ajusco Medio, D.F. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. 82 p.
- McAuliffe, J. R. 1984. Sahuaro nurse tree associations in the Sonora Desert: competitive effect of sahuaro. *Oecologia* 64: 319-321.
- McAuliffe, J. R. 1988. Markovian dynamics and complex desert plant communities. *The American Naturalist* 131 (4): 459-490.
- Mendoza, P. E. 2002. Sobrevivencia y crecimiento de los estadios iniciales de *Buddleia cordata* (Tepozán) en ambientes contrastantes del Ajusco Medio, D. F. México. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM. 89 p.
- Monk, C. D. F. C. Gabrielson. 1985. Effect of shade, litter and root competition on old field vegetation in South Carolina. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 112: 383-392.
- Newman, E. I. 1993. Applied Ecology. Blackwell Science, Oxford. 328 p.
- Ordóñez, E. 1890. El Pedregal de San Ángel, Apuntes para la petrología del Valle de México. *Memorias de la Sociedad Científica A. Alzate* IV: 115.
- Panti, M. M. 1984. Contribución al conocimiento del Pedregal de San Ángel sobre el problema de su flora y conservación. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Patten, D. T. 1978. Productivity an production of an upper Sonoran Desert ephemeral community. *American Journal of Botany* 65: 891-895.
- Porter, J.R. 1989. Modules, models and meristems in plant architecture. En: G. Rusell, B. Marshall y P. G. Jarvis. *Plant Canopies: Their Growth Form and Function*. Cambridge University Press, Cambridge. 178 p.
- Pozos, B. 1991. Relaciones hídricas internas en *Senecio praecox* D.C. y *Buddleia cordata* H.B.K. de la reserva del Pedregal de San Angel. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. 77 p.

- Quintana-Ascencio, P. F., M. González-Espinosa y N. Ramírez-Marcial. 1992. Acorn removal, seedling survivorship, and seedling growth of *Quercus crispipilis* in successional forests of Highlands of Chiapas, Mexico. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 119 (1): 6-18.
- Rey, P. y J. Alcántara, 2000. Recruitment dynamics of a fleshy - fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* 88: 622-633.
- Ruiz Amaro, L. C. 1996. Microsucesión bajo dos especies (*Sedum oxypetalum* y *Buddleia cordata*) indicadoras de distintos estadios serales en el Ajusco Medio. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. 73 p.
- Ryser, P. 1993. Influences of neighbouring plants on seedling establishment in limestone grassland. *Journal of Vegetation Science* 4: 195-202.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del pedregal de San Ángel. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN*. 8 (1-2): 59-129.
- Rzedowski, G. C. de, J. Rzedowski y colaboradores. 2001. Flora Fanerogámica del Valle de México. 2a edición. Instituto de Ecología, A. C. y CONABIO, México, 1406 p.
- Silvertown, J., 1987. Introduction to Plant Population Ecology. 2a edición. Longman, Nueva York. 229 p.
- Silvertown, J., M. Franco y E. Menges. 1996. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant population for conservation. *Conservation Biology* 10 (2): 591-597.
- Soberón, J., R. De la Maza, A. Hernández, C. Bonfil y S. Careaga. 1991. Reporte técnico final del primer año del proyecto "Restauración ecológica de Lomas del Seminario". Centro de Ecología UNAM y Coordinación de reordenación urbana y protección ecológica, DDF.
- Soberón, J., M. de la Cruz y G. Jiménez. 1991b. Ecología hipotética de la reserva del Pedregal de San Ángel. *Ciencia y Desarrollo* 17 (99): 25 - 38.

- Spurr, S.H. y B.V. Barnes, 1982. *Ecología Forestal*. A.G.T. Editor, México. 690 p.
- Steenbergh, W. H. y C. H. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro Natural Monument, Arizona. *Ecology* 50 (5): 825-834.
- Trejo, M. L. 1999. Abundancia y patrón de distribución espacial de *Mammillaria magninamma* (Haworth) cactaceae en la Reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. 87 p.
- Turner R. M., S. M. Alcorn y G. Olin. 1969. Mortality of transplanted saguaro seedlings. *Ecology* 50 (5): 835-844.
- Urbanska, K. M. 1997. Safe sites - interface of plant population ecology and restoration ecology. En K. M. Urbanska, N. R. Webb y P. J. Edwards (eds.), *Restoration Ecology and Sustainable Development*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 81-110.
- Valiente-Banuet, A., F. Vite y J. A. Zavala-Hurtado. 1991. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science* 2: 11-14.
- Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Crevenna, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, H. Núñez, G. Barnard y E. Vázquez. 1991b. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2: 15-20.
- Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán valley, México. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Vázquez-Sánchez, E. y R. Jaimes. 1989. Geología de la Cuenca de México. *Geofísica Internacional* 28 (2): 133-190.
- Vázquez-Jaimes, M. E. 1995. Una nueva metodología a emplear en la evaluación de zonas de infiltración de agua al subsuelo. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ingeniería, UNAM. 122 p.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey. 718 p.

Apéndice A.

Métodos de varianza por cuadros

Estos métodos, desarrollados para estudiar más finamente el patrón de distribución en organismos sésiles sobre superficies continuas, requieren de la elaboración de transectos a modo de cinturón, subdivididos en UM pequeñas (Figura A. 1).

En los análisis tipo BQV (Blocked Quadrat Variance), método desarrollado por Greig-Smith (1952), se calcula la varianza a varios tamaños de UM. La Figura A. 1 muestra la manera en que se agrupan los cuadros en los métodos BQV y TTLQV (una variante del primero). En el Cuadro A.2 se muestra la forma de calcular la varianza en cada uno de ellos.

En estos análisis es posible detectar el patrón de distribución al graficar el comportamiento de la varianza contra el tamaño de cuadro: si el patrón es azaroso la varianza fluctuará aleatoriamente en relación con el tamaño de cuadro; si el patrón es regular la varianza será baja y prácticamente constante para todos los tamaños de cuadro, y si el patrón es agregado la varianza crece hasta llegar a un máximo que coincide con el diámetro promedio de los parches observados. La altura y la agudeza del pico indican la intensidad de la agregación y los picos de varianza subsiguientes indican nuevas escalas de agregación.

En el método BQV se calcula la varianza partiendo de la UM más chica y combinando los cuadros adyacentes en tamaños progresivamente mayores en potencias de 2, por ejemplo: Tamaño (1) = 1 UM, tamaño (2), $2^1 = 2$ UM, tamaño (3) $2^2 = 4$ UM, tamaño (4) $2^3 = 8$ UM, tamaño (5) $2^4 = 16$ UM, etcétera. Como puede observarse, una desventaja de este método es que se pierde información de lo que ocurre a tamaños de UM intermedios entre las potencias de 2. Para resolver esta limitación Hill (1973) desarrolló otra forma de agrupar los bloques adyacentes conocida como "Two-Term Local Quadrant Variance" (TTLQV), en la cual es posible agrupar a los cuadros adyacentes hasta en $n/2$ tamaños de cuadro, donde n es el número de UM de menor tamaño. El tamaño máximo de cuadro recomendado es el dado por $n/10$ tamaños de cuadro, aunque se sugiere que puede utilizarse hasta $n/5$ sin perder mucha precisión por la pérdida de grados de libertad.

Por último, hay que mencionar que una desventaja de todos los métodos de varianza por cuadros es que no son susceptibles de análisis estadísticos que permitan saber cuándo un pico es resultado de la agregación y no del ruido. Para resolverlo se han desarrollado sistemas de remuestreo tipo Montecarlo (Ludwing y Goodall, 1978; Díaz-Solis *et al.*, 1995).

1	2	3	4	5	6	7	8
---	---	---	---	---	---	---	---

Transecto en cinturón

Método	Tamaño de cuadro	Cuadros
BQV	1	(1) (2) (3) (4) (5) (6) (7) (8)
	2	(1, 2) (3, 4) (5, 6) (7, 8)
	4	(1, 2, 3, 4) (5, 6, 7, 8)
TTLQV	1	(1) (2) (3) (4) (5) (6) (7) (8)
	2	(1, 2) (3, 4) (5, 6) (7, 8)
	3	(1, 2, 3) (4, 5, 6)
	4	(1, 2, 3, 4) (5, 6, 7, 8)

Figura A.1 Agrupación de U.M. en los métodos de varianza por cuadrantes. Se presenta un transecto en cinturón mostrando la U.M. mínima y la agrupación de cuadros en los métodos BQV y TTLQV

Cuadro A.2 Cálculo de varianza en los métodos por cuadros.

Método	Cálculo de varianza
BQV	Tamaño de bloque 1 $(2/n) \{ [\frac{1}{2} (x_1 - x_2)^2] + [\frac{1}{2} (x_3 - x_4)^2] + \dots + [\frac{1}{2} (x_{N-1} - x_N)^2] \}$
	Tamaño de bloque 2 $(2/n) \{ [\frac{1}{4} (x_1 + x_2 - x_3 - x_4)^2] + [\frac{1}{4} (x_5 + x_6 - x_7 - x_8)^2] + \dots + [\frac{1}{4} (x_{N-3} + x_{N-2} - x_{N-1} - x_N)^2] \}$
TTLQV	Tamaño de bloque 1 $[1/(n-1)] \{ [\frac{1}{2} (x_1 - x_2)^2] + [\frac{1}{2} (x_3 - x_4)^2] + \dots + [\frac{1}{2} (x_{N-1} - x_N)^2] \}$
	Tamaño de bloque 2 $[1/(n-3)] \{ [\frac{1}{4} (x_1 + x_2 - x_3 - x_4)^2] + [\frac{1}{4} (x_5 + x_6 - x_7 - x_8)^2] + \dots + [\frac{1}{4} (x_{N-3} + x_{N-2} - x_{N-1} - x_N)^2] \}$
PQV	Espacio entre bloques 1 $[1/(n-1)] \{ [\frac{1}{2} (x_1 - x_2)^2] + [\frac{1}{2} (x_3 - x_4)^2] + \dots + [\frac{1}{2} (x_{N-1} - x_N)^2] \}$
	Espacio entre bloques 2 $[1/(n-2)] \{ [\frac{1}{2} (x_1 - x_3)^2] + [\frac{1}{2} (x_2 - x_4)^2] + \dots + [\frac{1}{2} (x_{N-2} - x_N)^2] \}$

Apéndice B.

Elección de estimador de tamaño

Los posibles inconvenientes de utilizar la altura como estimador, en lugar de usar el número de ramas terminales en individuos donde éstas son muy abundantes, se exploraron a través de una regresión lineal entre ambas variables y el análisis de las medias del número de ramas terminales por clase de tamaño.

La regresión lineal evalúa si la información proporcionada por las ramas terminales puede ser redundante con respecto a la proporcionada por la altura, en cuyo caso el estimador altura resultaría adecuado. Los resultados mostraron que existe una relación significativa aunque pobre entre las variables ($p < 0.001$, $R^2 = 0.14$), lo que señala que el número de ramas terminales es en buena medida independiente de la altura.

La segunda aproximación surge de observar la tendencia positiva de la relación entre la clase de tamaño y la media y el índice de dispersión (ID) del número de ramas terminales (Cuadro B.1). Las diferencias entre medias fueron analizadas mediante una prueba de Tukey, la cual separó los promedios del número de ramas en tres grupos (Cuadro 5.1): en el primero se incluyen de la clase 1 a la 4, en el segundo a las clases 5 y 6 y el tercer grupo se constituye exclusivamente por la clase 7 (se excluyó del análisis a la clase 8 por presentar sólo dos datos y ambos muy extremos). Los ID asociados a las clases del primer grupo son notablemente más bajos que los registrados a partir de la clase 5 (Cuadro B.2).

Cuadro B.1 *Agrupación de medias del número de ramas terminales obtenida por la prueba de Tukey.*

Clase	N	1	2	3
1	124	1.10		
2	68	1.63		
3	75	5.67		
4	55	11.78		
5	34		31.97	
6	25		40.96	
7	16			98.00
Homogeneidad		.182	.381	1.000

Cuadro B.2 Media del número ramas terminales e ID por clase de tamaño

Clase	Media	ID
1	1.10	0.10
2	1.63	1.04
3	5.67	11.36
4	11.78	15.27
5	31.97	52.15
6	40.96	33.29
7	98.00	25.96
8	188.50	240.32

En conjunto, las exploraciones señalan que conforme se avanza en las clases de tamaño, se incrementa el problema de considerar como iguales a individuos que pueden diferir mucho en el tamaño por su variación en el número de ramas terminales. La progresión positiva del número de ramas terminales con el incremento en la clase de tamaño, señala que en general se sobreestima la frecuencia de individuos en las clases superiores al incluir en ellas a individuos con muy pocas ramas. Sin embargo, este problema adquiere relevancia sólo a partir de la clase 5 (donde se separa estadísticamente la media del número de ramas), es decir, en el 19.3% de los datos. Lo anterior, aunado a la falta de un indicador que combine la altura y las ramas terminales, coloca a la altura como el indicador de tamaño más adecuado.