

00322

90



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DINAMICA POBLACIONAL DE *Acacia bilimekii* Macbr. (Mimosoideae) EN ZAPOTITLAN SALINAS, PUEBLA.

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

T E S I S  
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:  
B I O L O G A  
P R E S E N T A :  
V A N I A J I M E N E Z L O B A T O



FACULTAD DE CIENCIAS UNAM

DIRECTOR DE TESIS: DR. MARCELA VALVERDE VALDES



MEXICO, D.F.

2003

FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR

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.



SECRETARÍA DE EDUCACIÓN PÚBLICA  
ESTADOS UNIDOS MEXICANOS

**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:

Dinámica Poblacional de *Acacia bilimekii* Macbr. (Mimosoideae) en  
Zapotitlán Salinas, Puebla.

realizado por Vania Jiménez Lobato

con número de cuenta 9519236-7 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

**Atentamente**

Director de Tesis  
Propietario

Dra. María Teresa Valverde Valdés

*María Teresa Valverde V.*

Propietario

M.en C. Irene Pisanty Baruch

*Irene Pisanty Baruch*

Propietario

Dr. Jordan Kyril Golubov Figueroa

*J. Golubov*

Suplente

M.en C. Cecilia Leonor Jiménez Sierra

*Cecilia Leonor Jiménez Sierra*

Suplente

Dr. Carlos Martorell Delgado

*Carlos Martorell Delgado*

**Consejo Departamental de Biología**

*Juan Manuel Rodríguez Chávez*  
M.en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA  
DE BIOLOGÍA

3

*A mis papás y mi hermana  
con todo mi amor.*

A mis papás por su incondicionalidad. Por haber sabido darme el amor, la confianza y el apoyo que me han permitido llegar a este punto. A ti “pápo” por enseñarme a volar y a ti “máma” por enseñarme a aterrizar. Gracias.

A Chicas por ayudarme a emprender este viaje y por saber cómo compartirlo conmigo, en especial por las alegrías y las tristezas exclusivas de una buena hermana.

A Terrie, Yaco y Bret por su fidelidad, amor y alegría.

A Carlos Cons por enseñarme la magia y los misterios del universo, al compartir tu mundo con el mío.

A toda la familia Lobato por los buenos y malos momentos de los que todos hemos disfrutado y aprendido.

A toda la banda “Caprice” y no Caprice por estar aquí y compartir mis alegrías, mis tristezas, mis sueños, mis miedos, mis ausencias y mi excesos: Amanda, Thaís, Natalia, Claudia, Beurini, Mónica, Mariana, Paloma, Andrea, Carlos C., Pablo K., Pablo G., Sean, Mike, Toño, Dyanna, Esteban K., José Miguel, Guti, Pepe y Ramón. SALUD!!! por lo bailado y lo que nos falta!!!

A la banda de Ciencias: Mariana, Andrea, Citlali, Ramón, Anizul, Shivani, Laura y Pablo, por trazar juntos el mapa.

A Pablo Piña por lo fuimos y estamos aprendiendo a ser.

A la familia Jiménez Madrigal, Cons, King, Helguera, Gasca, Chaparro, Montejano, Ríos y Zelaya Alger por su cariño y confianza.

A todos los atletas que se me han cruzado en el camino, en especial a Rubén Ordóñez, por haberme enseñado que no hay mayor alegría que la del esfuerzo.

A Tere Valverde por enseñarme que además de ser una gran científica, se puede ser una gran persona.

A mis compañeros y maestros de Taller, que me presentaron un mundo científico fascinante en el que siempre cabe el humanismo.

Al laboratorio Especializado de Ecología y a todos los que de alguna forma me apoyaron y participaron en el trabajo de campo y el trabajo teórico.

A Ernesto Vega y Roberto Huitzil que, aunque no lo crean, han sido determinantes en mis decisiones y espero que lo sigan siendo.

A mi comité de sinodales por su tiempo, sus correcciones, sus comentarios y discusiones que me ayudaron a modelar este trabajo.

A la UNAM por la formación universitaria que me brindó y al proyecto PAPIIT IN221401 que financió la realización de esta tesis.

## Índice

• Resumen	1
• Capítulo I	
I.1 Introducción	2
I.2 Antecedentes	
I.2.1 Ecología de Poblaciones	5
I.2.2 Modelos demográficos y de crecimiento poblacional	8
I.2.3 La demografía como herramienta de manejo y conservación	15
I.2.4 Biología de arbustos de zonas semiáridas	17
I.3 Objetivos	27
• Capítulo II	
II.1 Especie de estudio	28
II.2 Sitio de estudio	30
II.3 Métodos de campo	
II.3.1 Experimentos de germinación y establecimiento de plántulas en el campo	32
II.3.2 Demografía matricial	
II.3.2.1 Marcaje, seguimiento y categorización de los individuos	34
II.3.2.2 Fenología reproductiva	36
II.3.2.3 Construcción de la matriz	
a. Probabilidades de transición	37
b. Fecundidad	38
c. Incorporación de la propagación clonal	39
II.4 Métodos numéricos	
II.4.1 Análisis matricial	40
II.4.2 Análisis de sensibilidad y elasticidad	42
II.4.3 Tasas de crecimiento relativo y absoluto	42
• Capítulo III: Resultados	
III.1 Experimentos de germinación	43
III.2. Experimentos de sobrevivencia	43
III.3. Demografía matricial	45
III.3.1 Fenología reproductiva	46
III.3.2 Fecundidad	49

<b>III.3.3 Estructura poblacional</b>	<b>50</b>
<b>III.3.4 Matrices de proyección poblacional</b>	<b>51</b>
<b>III.3.5 Matrices de sensibilidad y elasticidad</b>	<b>54</b>
<b>III.4 Análisis de las variables de tamaño utilizadas para categorizar a la población</b>	<b>57</b>
• <b>Capítulo IV. Discusión</b>	
<b>IV.1 Germinación y sobrevivencia</b>	<b>60</b>
<b>IV.2 Fenología reproductiva</b>	<b>64</b>
<b>IV.3 Análisis de la estructura poblacional observada</b>	<b>66</b>
<b>IV.4 Análisis matricial</b>	<b>68</b>
<b>IV.5 Implicaciones demográficas en la conservación</b>	<b>75</b>
• <b>Conclusiones</b>	<b>78</b>
• <b>Bibliografía</b>	<b>80</b>

## Resumen

Los arbustos son elementos importantes en las zonas semiáridas, ya que proveen micrositios adecuados para el establecimiento de otras especies y contribuyen a mantener la estructura y diversidad de las comunidades. Hasta la fecha existen pocos estudios sobre el comportamiento demográfico de las poblaciones de árboles y arbustos de zonas semiáridas, tanto en sitios conservados como en sitios perturbados. El presente trabajo busca contribuir al conocimiento de la dinámica poblacional del arbusto *Acacia bilimekii* Macbr. bajo diferentes contextos ecológicos en Zapotitlán Salinas, Puebla. Para ello, se elaboraron matrices de proyección poblacional (2001-2002), clasificando a los individuos en categorías de tamaño considerando dos variables distintas (i.e. volumen y perímetro del tronco). Además, se llevaron a cabo experimentos de germinación y establecimiento de plántulas en dos zonas con diferente grado de conservación y en sitios con presencia y ausencia de nodrizas. Con estos resultados se calcularon las entradas de la fecundidad de las matrices, proyectando la dinámica poblacional bajo diferentes escenarios ecológicos y considerando o no a la propagación clonal. La germinación no difirió significativamente entre la zona conservada y la perturbada, y tampoco se vio afectada por la presencia de una nodriza. La sobrevivencia de las plántulas a corto plazo fue mayor en la zona perturbada que en la conservada, aunque a mediano plazo se vio favorecida por la presencia de nodrizas en ambas zonas. Las tasas de crecimiento poblacional en todos los casos estuvieron por encima de la unidad, y fueron mayores en la zona conservada y cuando se consideró la propagación clonal, aunque no difirieron significativamente entre sí. Se comparan los resultados obtenidos con los reportados en otros estudios y se discuten sus implicaciones demográficas en el contexto de la biología de la conservación.

*¡Oh, si tuviera tacto el pensamiento  
para palpar la redondez del mundo,  
el rumor de los cielos transparentes,  
el pensar de las frentes  
y el viaje del suspiro vagabundo!*  
J. Torres Bodet

## **Capítulo I**

### **I.1 - Introducción**

Las zonas áridas y semiáridas del mundo abarcan aproximadamente el 34 % de la superficie terrestre emergida y en México alcanzan cerca del 60 % de todo el territorio (Challenger 1995). La evolución de diferentes adaptaciones de las plantas a las condiciones de aridez propia de estos lugares ha propiciado una alta diversidad de formas de vida que coexisten en estos sistemas (Evenari 1985).

Muchos arbustos y árboles de las regiones áridas y semiáridas presentan una serie de atributos morfológicos y fisiológicos que les permiten sobrevivir ante condiciones de aridez, como la microfilia, presencia de espinas en los tallos, sistemas radiculares profundos, crecimiento lento y propagación clonal. Entre sus características ecológicas destaca su capacidad para establecerse bajo condiciones ambientales extremas, tales como la elevada aridez e insolación características de las zonas desérticas. Esto los convierte en elementos colonizadores de espacios abiertos, por lo que se les ha considerado como especies importantes en las dinámicas comunitarias y ecosistémicas de estas regiones (Evenari 1985; Noy-Meir 1985; Challenger 1995).

Lo anterior da lugar a un proceso de “facilitación” en la dinámica de las comunidades semi-áridas, en el que los arbustos fungen como especies pioneras que generan parches colonizables para otras especies. Esto se debe a que estas plantas promueven una mayor acumulación de agua y nutrientes bajo su follaje, así como una

disminución de la temperatura y la radiación solar, creando micrositios adecuados para el establecimiento de otras especies, fenómeno conocido como nodricismo (McAuliffe 1984; Smith y Goodman 1987; Nobel y Franco 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Pugnaire et al. 1996a, 1996b). Los elementos arbustivos y arbóreos también se han reconocido como componentes importantes en el control de la erosión del suelo, debido a la profundidad de sus sistemas radiculares que, a su vez, permiten el aprovechamiento del agua que se encuentra en las capas más profundas del suelo (Noy-Meir 1985; Nobel y Franco 1989; Pugnaire et al. 1996a, 1996b). Una característica común en las especies de leguminosas es su capacidad para fijar nitrógeno atmosférico en sus tejidos, haciéndolo disponible para las demás formas de vida (García-Moya y McKell 1970). De esta manera, determinan la estructura y la composición de la comunidad, a la vez que contribuyen a mantener su diversidad (Went 1949; Shreve 1951; McAuliffe 1984; Evenari 1985; Noy-Meir 1985; Smith y Goodman 1987; Nobel y Franco 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Pugnaire et al. 1996a, 1996b). Sin embargo, en sitios en donde no son especies nativas, pueden llegar a considerarse como maleza, causando efectos negativos como la disminución de la diversidad local (Fagg y Stewart 1994).

En general, se sabe poco sobre la ecología poblacional de las especies arbóreas y arbustivas de zonas semiáridas y sobre los procesos demográficos de mayor importancia en sus historias de vida. Se ha sugerido que la permanencia y el crecimiento de los individuos son los parámetros demográficos que más contribuyen al crecimiento de sus poblaciones (Silvertown et al. 1996; Golubov 1999; Midgley y Bond 2001), sin embargo, las investigaciones de campo que se han publicado se reducen, en su mayoría, al análisis de las primeras etapas del ciclo de vida de las plantas y sus requerimientos para germinar y establecerse (Midgley y Bond 2001).

El presente trabajo busca contribuir al conocimiento de la dinámica poblacional de una especie arbustiva de las zonas semiáridas del centro de México, *Acacia bilimekii* Macbr. (Mimosoideae), a través de un análisis matricial que proyecte el comportamiento de la población bajo diferentes escenarios ecológicos potenciales. El análisis se llevó a cabo con datos de un año (agosto 2001-agosto 2002) y la población fue subdividida en categorías de tamaño (volumen y perímetro del tronco) de los individuos. El trabajo de campo se realizó en Zapotitlán Salinas, Puebla, en la región de Tehuacán-Cuicatlán. Esta región se considera como el centro de diversificación más importante de Cactaceae y Agavaceae en el mundo, alcanzando la mayor diversidad de cactáceas endémicas a nivel mundial (Arriaga et al. 2000), por lo que su conservación es de gran importancia. Sin embargo, esta zona desde hace muchos años ha estado sometida a diversas presiones antropogénicas, las cuales, últimamente se han detectado como posibles causas de los procesos de desertificación y erosión del suelo (Arriaga et al. 2000; Arias et al. 2001).

Con el fin de evaluar el comportamiento potencial de la población de *Acacia bilimekii* en sitios con diferentes niveles de conservación, se llevaron a cabo experimentos de germinación y establecimiento de plántulas en el campo en un sitio conservado y otro relativamente más erosionado, así como bajo diferentes condiciones de luz. Estos datos se incorporaron en las entradas correspondientes a las fecundidades en la matriz de proyección. También se llevaron a cabo simulaciones que permitieron evaluar la importancia de la propagación clonal en el crecimiento poblacional.

En el primer capítulo se desarrolla un marco teórico que abarca temas de la ecología de poblaciones, profundizando en aspectos de los modelos demográficos y su importancia como herramientas en la conservación, así como en la biología de arbustos de zonas áridas y semiáridas. En el capítulo 2 se detallan los métodos de campo y se incluye una

descripción de la especie y el sitio de estudio. En el capítulo 3 se muestran los resultados de los análisis demográficos y de las simulaciones bajo los diferentes escenarios ecológicos considerados y, finalmente, en el capítulo 4 se discute acerca de los resultados obtenidos.

## **I.2 - Antecedentes**

### **I.2.1 - Ecología de poblaciones.**

La distribución y abundancia de los organismos sobre la superficie terrestre es resultado de las interacciones tanto entre ellos, como entre éstos y su ambiente, y su descripción, explicación y comprensión son el objeto de estudio de la ecología (Begon et al. 1986).

La ecología poblacional concentra su atención en los aspectos cuantitativos de las poblaciones, es decir, estudia el comportamiento numérico de conjuntos de individuos de la misma especie que coexisten en tiempo y espacio. Sus objetivos son reconocer los principales factores que afectan a los diversos parámetros poblacionales en un tiempo y espacios determinados. Sin embargo, las poblaciones son difíciles de identificar y reconocer en condiciones naturales. Sus límites dependen de muchos factores que la mayoría de las veces somos incapaces de reconocer y menos aún de controlar. Aún así, el concepto poblacional es de gran utilidad, pues nos permite abordar el estudio de grupos de organismos conoespecíficos en la naturaleza concibiéndolos como poblaciones, las cuales deben considerarse más bien como abstracciones ecológicas que forman parte de la compleja red que da lugar a las comunidades ecológicas (Krebs 1994; Barbour et al. 1999).

La herramienta más importante para la descripción numérica de las poblaciones es la demografía. Ésta nos permite estimar cuantitativamente la importancia relativa de diferentes parámetros (tasas de natalidad, de mortalidad, de fecundidad, de sobrevivencia,

migración, crecimiento, reclutamiento) y evaluar su efecto sobre la dinámica y estructura de una población. Las técnicas demográficas también nos permiten determinar si la población está creciendo, declinando o si se mantiene constante a través del tiempo, además de que nos ayudan a identificar las etapas del ciclo de vida (o categorías de edad o tamaño) que ejercen un mayor efecto sobre la dinámica poblacional, así como aquellas que presentan mayor vulnerabilidad. Con todo esto, es posible inferir las probabilidades de persistencia de las poblaciones a largo plazo (análisis de viabilidad poblacional) y realizar simulaciones y proyecciones en escenarios espacio-temporales distintos a aquellos en los cuales se realizaron las investigaciones (Crouse et al. 1987; Caswell 1989; Schemske et al. 1994; Alvarez-Buylla y Olmsted 1995; Silvertown et al. 1996; López 1999; Mandujano et al. 2001; Esparza-Olgún et al. 2002).

El valor de la demografía radica en la posibilidad de utilizar modelos numéricos capaces de representar la gran variedad y complejidad de ciclos de vida que presentan los diferentes organismos en la naturaleza. A pesar de que existe poca claridad sobre cómo hacer inferencias sobre el efecto de la variación espacio-temporal del comportamiento de la población sobre el grado de estabilidad de la estructura poblacional y sobre los factores que regulan su dinámica, los modelos demográficos nos permiten tener una buena aproximación al estudio de las poblaciones como unidades ecológicas (Bierzychudek 1982a; Crouse et al. 1987). Algunos modelos demográficos que han logrado incluir esta variación espacio-temporal han sido las matrices estocásticas y cíclicas (Tuljapurkar y Caswell 1997).

Los diversos parámetros demográficos que determinan el crecimiento poblacional dependerán, entre otras cosas, de la estructura y composición de la población (Caswell y Werner 1977; Begon et al. 1986). La importancia de conocer la estructura de una población radica en que cada una de las categorías de tamaño, edad o estado que la componen

contribuye diferencialmente a los diversos parámetros que afectan la dinámica poblacional en su conjunto. Para analizar el comportamiento de una población, entonces, es necesario comprender su composición, así como las características biológicas de los individuos que la conforman (Caswell 1989).

En el caso de las poblaciones de plantas, es necesario tomar en cuenta que son organismos modulares que con frecuencia presentan ciclos de vida complejos. “La complejidad morfológica y plasticidad de las plantas hace que éstas tomen diferentes vías dependiendo de las circunstancias” (Barbour et al. 1999). Cuando las plantas se reproducen sexualmente, a través de la producción de semillas, forman “genets”. Además, muchas plantas son capaces de producir “ramets” por propagación vegetativa, lo que da lugar a un incremento en el tamaño de la población de “individuos ecológicos”, pues estos ramets, muchas veces tienen la potencialidad de separarse y sobrevivir como individuos fisiológicamente independientes de la planta que los produjo (Harper y White 1974; Silvertown 1987).

La gran plasticidad que presentan muchas plantas en relación con su crecimiento hace que la identificación de los individuos y la descripción de la composición y estructura de una población sea una tarea relativamente compleja. En las plantas, el uso de la edad como variable para subdividir a una población en categorías puede ser complicado y poco conveniente, pues ésta puede ser poco informativa de los destinos demográficos potenciales de los individuos, los cuales frecuentemente están más estrechamente relacionados con su tamaño y otros factores (Caswell y Werner 1977; Caswell 1989). Para estudiar la demografía de poblaciones vegetales se han utilizado diferentes variables para categorizar a los individuos y describir la estructura poblacional, como su tamaño (alturas, coberturas, DAP) y sus estadios morfológicos y/o reproductivos. Sea cual fuere la variable que se

utilice para categorizar a los individuos de una población, el conocimiento de la estructura poblacional (i.e. el número o la proporción de individuos en cada categoría) nos brinda información demográfica muy valiosa; al conocer la estructura de una población podemos inferir los eventos históricos que pudieron haber dado origen a la población actual, así como especular sobre su futuro cercano (Silvertown 1987).

### **1.2.2 Modelos demográficos y de crecimiento poblacional**

Los modelos demográficos constituyen herramientas teóricas y conceptuales que buscan describir la forma en la que se comportan las poblaciones a través del tiempo mediante la incorporación de los diversos parámetros demográficos de los que depende el crecimiento poblacional. Además parten de la base de que la abundancia de una especie es reflejo del tamaño y dinámica de sus poblaciones. El modelo básico que describe los cambios numéricos en una población plantea que éste depende de los nacimientos (**B**), las muertes (**D**), las inmigraciones (**I**) y las emigraciones (**E**) (Begon et al. 1986):

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

Sin embargo, en los modelos demográficos ha sido difícil integrar a los dos últimos parámetros (E e I), debido a la complejidad metodológica y de diseño experimental que su análisis representa (Goodman 1969; Bierzychudek 1982a; Caswell 1989). Además, como los organismos presentan diferentes patrones de crecimiento, sobrevivencia, diferenciación y reproducción durante su vida, se han desarrollado distintos modelos que incorporan las particularidades de cada historia de vida.

Las primeras herramientas demográficas fueron diseñadas en función del ser humano (desde las épocas de Platón y Aristóteles) con fines económicos y de planificación social (Overbeek 1974) y poco a poco su uso se fue extendiendo hacia el estudio de los

animales y a las plantas. En 1798 Malthus propuso el modelo exponencial de crecimiento para describir el cambio numérico de los individuos de una población a través del tiempo.

Este modelo asume que los cambios numéricos de la población se dan con base en una tasa de crecimiento constante y, por lo tanto, son denso-independientes, pues se parte de la base de que los recursos son ilimitados y por consiguiente el crecimiento poblacional también. Este modelo también asume que la población es un sistema cerrado, es decir, que no hay emigraciones ni inmigraciones, e ignora el efecto de la estructura genética y poblacional, asumiendo que todas las etapas del ciclo de vida tienen las mismas probabilidades de sobrevivencia y reproducción.

Según el modelo exponencial, el cambio en el tamaño de una población por unidad de tiempo es proporcional al tamaño poblacional ( $N$ ) y a la tasa intrínseca de crecimiento ( $r$ ), también conocida como “parámetro malthusiano”:

$$dN/dt = Nr \quad (2)$$

Si  $r$  es igual a cero, la población se mantiene constante; si es mayor que cero, la población crece y si es menor que cero la población decrece. Si se proyecta el crecimiento de una población que crece de esta forma a través del tiempo, se obtendrá una curva exponencial definida por la función:

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

donde  $N_t$  es el tamaño de la población al tiempo  $t$ ,  $e$  es la constante del logaritmo natural y  $N_0$  es el número inicial de individuos.

En 1838, Verhulst propuso el modelo logístico de crecimiento poblacional que supone denso-dependencia en la tasa de crecimiento poblacional. Un elemento novedoso en este modelo es la variable  $K$  o capacidad de carga, entendida como el número máximo de individuos que puede soportar un ambiente dada la limitación de recursos; es la densidad

poblacional a la que la tasa de nacimientos es igual a la tasa de muertes (Barbour et al. 1999). Según el modelo logístico, el cambio numérico en la población a través del tiempo se puede representar de la siguiente forma:

$$dN/dt = rN [1 - N/K] \quad (4)$$

Además de los modelos de crecimiento poblacional mencionados, que conciben a la población como un todo, sin subdividirla en categorías, otra herramienta demográfica importante son las tablas de vida que se utilizan para analizar las dinámicas poblacionales. Las tablas de vida se basan en los registros de las probabilidades de mortalidad y reproducción de los individuos de una población (Begon et al. 1986; Barbour et al. 1999; Contreras 2000). Son modelos que consideran la estructura poblacional, asumiendo que ésta tiene efectos sobre el comportamiento de la población. Esta estructura depende del ciclo de vida de los organismos y de los criterios que utilice el investigador para subdividir a la población en estudio. Las categorías pueden definirse de acuerdo a la edad, tamaño, estadio fisiológico o estado de los individuos (Lefkovitch 1965; Goodman 1969; Caswell y Werner 1977; Law 1983).

Las tablas de vida se clasifican en estáticas o verticales, y dinámicas o de cohorte, éstas últimas también llamadas horizontales. Las primeras se basan en la descripción de la estructura poblacional a un tiempo dado, a partir de la cual se estiman las probabilidades de sobrevivencia de los individuos de cada una de las categorías definidas. Normalmente estas tablas de vida se utilizan para especies con ciclos de vida largos, en las que es difícil seguir a toda una cohorte a lo largo de su existencia. Las tablas de vida dinámicas o de cohorte, por el contrario, brindan la posibilidad de estudiar a un grupo de individuos nacidos en un mismo intervalo corto de tiempo (i.e. una cohorte), desde su nacimiento hasta la muerte del último sobreviviente (Begon et al. 1986).

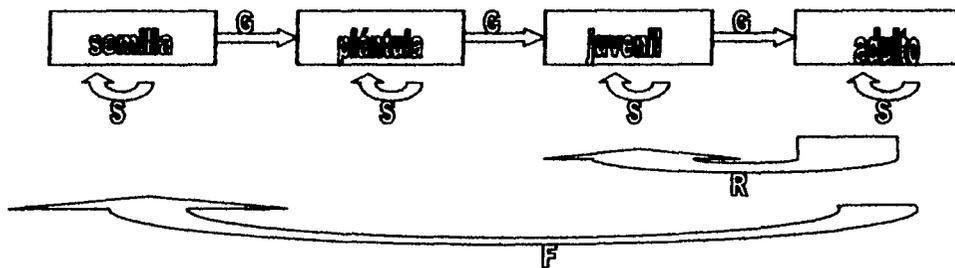
A partir de una tabla de vida, que incluye una parte que describe los patrones de sobrevivencia y otra que describe la reproducción, se puede calcular la tasa reproductiva neta ( $R_0$ ), que representa el número promedio de descendientes que se espera que produzca cada individuo de la cohorte original durante toda su vida. Además, se puede obtener una aproximación de la tasa intrínseca de crecimiento ( $r$ ) de la población.

Los modelos más utilizados actualmente para estudiar la dinámica de las poblaciones vegetales son las matrices de proyección poblacional (Silvertown 1987). Éstas describen la fecundidad, la sobrevivencia y el crecimiento de los organismos de cada categoría en una población y se construyen partiendo del conocimiento de los posibles destinos que puedan tener los organismos en un lapso de tiempo determinado, a partir de lo cual se calculan las probabilidades de sobrevivencia y crecimiento así como la reproducción (Caswell 1989).

Las poblaciones en las que los individuos son clasificados por edades se pueden estudiar a través de una matriz de Leslie. Cuando se toman en cuenta otras variables para subdividir a la población, como los estadios fisiológicos o el tamaño de los organismos, se utiliza la matriz de Lefkovitch. Existen también modificaciones y extensiones de dichos modelos matriciales básicos (Law 1983). En todos los casos, uno de los objetivos de este tipo de modelos es conocer la tasa de incremento poblacional y la estructura estable de edades o tamaños, a la que se espera que converja la población al cabo de un tiempo de repetir el mismo comportamiento demográfico, plasmado en la matriz de transiciones (Lefkovitch 1965).

Una matriz de proyección poblacional representa las diferentes fases por las que pasan los organismos de una población durante su vida. Su representación gráfica se puede integrar en lo que se conoce como un diagrama del ciclo de vida (Fig.1), en donde cada

nodo representa una categoría de estado y cada flecha indica las probabilidades de transición entre categorías, dadas por la permanencia (S), el crecimiento (G), la retrogresión hacia categorías previas o de menor tamaño (R) y la fecundidad (F) de los individuos de cada clase entre el tiempo  $t$  y el tiempo  $t+1$  (Fig.1).



**Figura 1.** Gráfica del ciclo de vida de una especie de planta hipotética. G = crecimiento, S = estasis o permanencia, R = retrogresión y F = fecundidad.

Para la construcción de una matriz de proyección poblacional es necesario tomar en cuenta el número de individuos existentes en cada categoría y el destino de cada uno de ellos entre  $t$  y  $t+1$ . Cada entrada de la matriz,  $a_{ij}$ , representa la contribución promedio de cada individuo de la categoría  $j$  en el tiempo  $t$  a la categoría  $i$  en el tiempo  $t+1$  (Caswell y Werner 1977). La ecuación general en la que se basa la demografía matricial es la siguiente:

$$An_t = n_{t+1} \quad (5)$$

donde  $A$  es la matriz de transiciones y  $n$  es un vector que contiene la abundancia de los individuos de cada categoría al tiempo  $t$  y al tiempo  $t+1$  y que representa la estructura de la población (Fig.2). De la multiplicación de  $A$  por  $n_t$  resulta  $n_{t+1}$ , que describe la estructura de la población al cabo de una unidad de tiempo (Silvertown 1987).



(Tuljapurkar 1989). Las matrices promedio, las periódicas y las simulaciones estocásticas son ejemplos de este tipo de ejercicios (Golubov et al. 1999; Valverde et al. 2003). Así mismo, dependiendo las características de la historia de vida de los organismos en estudio, se puede enfocar el análisis demográfico a los módulos, los genets o los ramets. Cada una de estas posibilidades tiene sus implicaciones metodológicas y demográficas propias (Golubov et al. 1999; Mandujano et al. 2001).

Como ya se vio, el valor de  $\lambda$  depende de todas las entradas de la matriz; las modificaciones que ocurran en las diferentes entradas tendrán un efecto distinto sobre  $\lambda$ . Este “peso específico” diferencial de las diversas entradas de la matriz se puede medir a partir de los análisis de sensibilidad y elasticidad.

La sensibilidad calcula el efecto de pequeños cambios absolutos en los valores de cada entrada de la matriz ( $a_{ij}$ ) sobre  $\lambda$  (de Kroon et al 1986; Silvertown 1987) y puede interpretarse como una medida de la intensidad de la selección natural sobre cada transición del ciclo de vida (Caswell 1989). Cada entrada de la matriz de sensibilidades se calcula de la siguiente manera:

$$s_{ij} = v_i w_j / \langle w, v \rangle = \delta\lambda / \delta a_{ij} \quad (6)$$

donde  $s_{ij}$  es el elemento  $i,j$  de la matriz de sensibilidades,  $a_{ij}$  son los elementos de la matriz  $A$ ,  $v$  y  $w$  son los eigenvectores izquierdo (valores reproductivos) y derecho (estructura estable de edades) de la matriz y  $\langle w, v \rangle$  es el producto escalar (de Kroon et al. 1986).

Puesto que en una matriz de proyección poblacional las probabilidades de transición y las de fecundidad son medidas en diferentes escalas, no es posible comparar entre las sensibilidades de una misma matriz, o de poblaciones o especies distintas (Caswell 1989). Además, una matriz de sensibilidades presenta valores positivos en todas sus entradas,

aunque algunas de ellas correspondan a transiciones biológicamente improbables. Por esta razón, de Kroon y colaboradores (1986) propusieron una medida analítica de sensibilidad proporcional que evalúa el cambio proporcional en  $\lambda$  como resultado de cambios proporcionales en cada entrada de la matriz. La elasticidad o sensibilidad proporcional de  $\lambda$  a cambios en cada entrada de la matriz  $A$  está dada por:

$$e_{ij} = s_{ij} (a_{ij}/\lambda) \quad (7)$$

Las elasticidades de toda la matriz suman la unidad, por lo que constituyen una medida de la contribución de cada  $a_{ij}$  al valor de  $\lambda$  y permiten la comparación entre distintas poblaciones y especies. Además, como las elasticidades evalúan el peso relativo que tienen las diferentes transiciones del ciclo de vida del organismo en estudio sobre  $\lambda$ , pueden ser interpretadas como una medida de la vulnerabilidad de cada fase del ciclo de vida (Caswell y Werner 1977).

### **I.2.3 La demografía como herramienta de manejo y conservación**

El impacto de las poblaciones humanas sobre la naturaleza ha sido un proceso acumulativo que se ha ido agravando con el tiempo. Como resultado, de todas las especies que conocemos en la actualidad, muchas se encuentran amenazadas o en peligro de extinción, y de otras aún no se sabe nada (Schemske et al. 1994). Las políticas de conservación y prácticas de manejo que se utilizan para la protección de estas especies parecen basarse en las acciones más accesibles y alcanzables para nosotros, en lugar de en estudios numéricos realizados en las poblaciones naturales (Crouse et al. 1987).

Dado que las causas que provocan la extinción de especies a nivel global se dan localmente a nivel poblacional (demografía y genética), el conocimiento de la variación

numérica de los nacimientos, muertes y la reproducción en las poblaciones de especies vulnerables y/o sujetas a explotación pueden ser un fundamento importante para la planeación de los programas de manejo, explotación y conservación de estas especies (Álvarez-Buylla y Olmsted 1995).

Específicamente, tanto la elasticidad como la sensibilidad miden el efecto de cambios potenciales en las diferentes transiciones de la matriz sobre la dinámica poblacional. Estos cambios podrían representar modificaciones en las condiciones ambientales o, en el caso de las especies que constituyen recursos bióticos para el ser humano, en las tasas de explotación. De aquí se deriva la importancia de estos análisis como herramienta de proyección demográfica bajo diferentes condiciones ambientales y de manejo. En particular, los análisis de elasticidad pueden ser utilizados con fines de conservación y protección de especies amenazadas o en peligro de extinción (Bierzychudek 1982a; Law 1983; Crouse et al. 1987; Silvertown et al. 1996; Golubov et al. 1999).

Cabe mencionar que la interpretación y uso de las elasticidades con fines prácticos debe llevarse a cabo con suma cautela ya que, aunque estas proyecciones puedan estimar las trayectorias de las poblaciones bajo las condiciones actuales, no identifican las causas de su comportamiento. Muchas veces, aunque aparentemente un parámetro demográfico sea el que más efecto tenga sobre  $\lambda$  en un momento determinado, es posible que sea poco susceptible a los cambios ambientales, mientras que otro parámetro con menor injerencia sobre  $\lambda$ , podría ser más susceptible a los cambios externos y por lo tanto sería éste el que limitaría el crecimiento de la población (Schemske et al. 1994; de Kroon et al. 2000). Asimismo, muchos análisis clásicos de demografía no incorporan otros elementos importantes en la dinámica poblacional tales como las tasas de dispersión, la variación

ambiental espacio-temporal, las catástrofes, las interacciones con otras especies y la densidad, que pueden afectar significativamente el comportamiento demográfico de las poblaciones (Alvarez-Buylla et al. 1996; Barbour et al. 1999).

#### **1.2.4 Biología de arbustos de zonas semiáridas**

Las zonas áridas o semiáridas del mundo abarcan aproximadamente el 34 % de la superficie terrestre emergida y se concentran básicamente alrededor de las latitudes de 30° en ambos hemisferios. Sus características particulares de latitud, altitud, cercanía con el mar y con las barreras montañosas determinan en gran medida lo extremo del clima de cada localidad, así como su grado de aridez (Challenger 1995).

La principal característica de las zonas áridas y semiáridas es la baja disponibilidad de agua, que se refleja en una baja humedad atmosférica y edáfica. Las temperaturas frecuentemente son extremas; las altas temperaturas del aire que se presentan durante el día son producto del alto grado de insolación, determinado por la escasa cobertura de la vegetación; a su vez, la resequedad del suelo no permite que sus capas más profundas conserven el calor durante la noche, por lo que las temperaturas nocturnas suelen ser muy bajas. Es frecuente que exista cierta estacionalidad en la temporada de lluvias en este tipo de sistemas. Generalmente se presentan temporadas de lluvias cortas, intensas y marcadas, alternadas con prolongados periodos de sequía. La alta velocidad del viento, así como la fuerza con la que caen las lluvias, ocasionan una violenta erosión del suelo cuya intensidad depende del tipo de roca de cada localidad y su resistencia a estos factores. A su vez, la erosión provoca el arrastre y drenaje de muchos de los principales elementos nutritivos para las plantas y una elevada acumulación de sales minerales, originando un suelo relativamente pobre en nutrientes. En general, los suelos tienen un bajo contenido de

materia orgánica, lo cual, aunado a la baja disponibilidad de agua, determina que los procesos de descomposición sean lentos (Noy-Meir 1973; Mott 1972; Evenari 1985; Challenger 1995; Wilson y Witkowsky 1998).

Los organismos que han evolucionado en este tipo de sistemas han desarrollado distintas adaptaciones que les permiten hacer frente a las diversas limitaciones y a la variabilidad ambiental propia de estos lugares, originando un alto número de formas de vida (Pake y Venable 1996). Las principales formas de vida que dominan los ecosistemas áridos y semiáridos y que definen los estratos predominantes son las arbóreas, las arbustivas, las sub-arbustivas (entre las que se cuentan algunas suculentas como los agaves, las opuntias y cactus de gran tamaño), las herbáceas (entre las que encontramos básicamente pastos y plantas anuales), y las rasantes (dominadas por cactus y otras crasuláceas pequeñas, así como por hongos y líquenes). Comúnmente el estrato epífita se relaciona con la presencia de elementos leñosos (Went 1949; Noy-Meir 1973; Leishman y Westoby 1992; Challenger 1995; Pavón et al. 2000).

Entre los procesos biológicos más importantes que varían entre las distintas formas de vida mencionadas, además del crecimiento, están los eventos reproductivos, así como la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas (Flores 2001), los cuales están asociados de manera muy estrecha con los ciclos anuales de disponibilidad del agua, así como con las variaciones en la temperatura. El orden en que se presentan cada uno de estos procesos y su duración en cada población, así como los requerimientos específicos de humedad y temperatura para cada uno, revelan la existencia de distintos patrones fenológicos de acuerdo a la historia de vida de las plantas (Guevara 1991). Por ejemplo, el éxito de las plantas anuales de zonas desérticas y semidesérticas depende de su habilidad para germinar y establecerse rápidamente después de las primeras lluvias, aunque las

cantidades mínimas de lluvia requeridas para cada especie varían, determinando su aparición temporal y espacial diferencial en la comunidad anual (Went 1949; Mott 1972).

Las plantas de zonas áridas y semiáridas presentan una capacidad diferencial, según su forma de vida, para capturar recursos a partir de distintos tipos de sistemas radiculares. Ciertos tipos de sistemas radiculares permiten aprovechar las pequeñas acumulaciones de agua y nutrientes que se dan en las capas más superficiales del suelo (e.g. plantas anuales), mientras que otros logran acceder a las que se presentan en las capas más profundas (e.g. árboles y arbustos) las cuales, ofrecen una mayor constancia en la disponibilidad de agua y nutrientes a lo largo de todo el año.

Otro rasgo fundamental que presentan algunas formas de vida como las plantas herbáceas anuales, las arbustivas y las arbóreas, es el tipo de latencia de las semillas y la formación de bancos de semillas en el suelo a corto y mediano plazo, lo que determinará la abundancia y persistencia de sus poblaciones a través del tiempo (Noy-Meir 1973; Pake y Venable 1996; Pugnaire et al. 1996a; Teketay 1998; Wilson y Witkowski 1998). El metabolismo CAM en cactáceas, agaváceas y algunas epífitas, así como la succulencia y la microfilia, son otras adaptaciones importantes a los ambientes áridos, al igual que la capacidad que presentan muchos arbustos y plantas efímeras de tolerar un amplio rango de temperaturas durante los primeros estadios de vida; esto último no solamente les permite soportar las bajas temperaturas nocturnas, sino también sobrevivir a las condiciones de altas temperaturas características de los espacios abiertos (Went 1949; Grime et al. 1981).

El estrato arbustivo es de particular relevancia ecológica en los sistemas áridos y semiáridos, pues determina una serie de características a nivel de la estructura de las comunidades y del funcionamiento ecosistémico, ya que de él depende el establecimiento

de muchas de las especies suculentas y semisuculentas, a la vez que tiene un marcado efecto sobre los ciclos del agua y los nutrientes, como se detallará más adelante.

Los eventos reproductivos de los arbustos de zonas áridas y semiáridas se llevan a cabo típicamente antes (floración), al inicio (fructificación) y durante (germinación) la época de lluvias (Guevara 1991), lo que indica que existe un alto grado de coordinación entre los ciclos climáticos y los mecanismos de regulación de las diferentes fases de la reproducción (Noy-Meir 1973). Entre estos mecanismos, la latencia de las semillas tiene un papel determinante. Se piensa que la testa dura de las semillas de muchos arbustos de zonas áridas y semiáridas es una forma de latencia que permite a las semillas sobrevivir ante las condiciones adversas a las que se ven sometidas desde que se desprenden de la planta madre hasta que llegan las lluvias, así como evitar la germinación en momentos o lugares en los que el establecimiento de la plántula sería poco probable (Went 1949; Guevara 1991). Entre los factores que pueden romper la latencia están el daño mecánico por golpeteo o arrastre, las mordeduras y abrasión por sustancias químicas al pasar por el tracto digestivo de sus dispersores, así como las altas temperaturas ambientales que frecuentemente experimentan las semillas antes de la imbibición (Teketay 1998). Otro resultado de la latencia es evitar que todas las semillas germinen rápida y homogéneamente ante cualquier pulso de agua, aumentando así la probabilidad de establecimiento de las plántulas al permitir la germinación sólo cuando la humedad es suficientemente elevada (Grime et al. 1981; Teketay 1998; Wilson y Witkowsky 1998).

Para romper la latencia, las semillas deben pasar por un proceso de escarificación que rompa la testa. Después se da la imbibición de las semillas, lo cual exige un periodo mínimo de contacto con la humedad del suelo (Noy-Meir 1973; Wilson y Witkowsky 1998). Se ha reportado que las diferentes especies de leguminosas tienen requerimientos

diferenciales con respecto a la cantidad de agua necesaria para la imbibición y germinación de las semillas, así como para el establecimiento de las plántulas, pero generalmente la germinación se da de manera más o menos rápida y las semillas no permanecen por mucho tiempo en el suelo (Teketay 1998; Wilson y Witkowsky 1998). Las especies arbustivas en general y las leguminosas en particular presentan altos porcentajes de germinación una vez que las semillas han sido escarificadas (Grime et al. 1981). Además de germinar en un amplio rango de temperaturas, la mayoría de estas especies no requieren de luz para disparar el proceso germinativo. Estas características permiten que tengan más probabilidades de establecerse en un rango amplio de condiciones ecológicas, incluso bajo condiciones de alta insolación a las que pocas especies logran sobrevivir (Noy-Meir 1973; Grime et al. 1981; Teketay 1998; Wilson y Witkowsky 1998). Por ejemplo, algunos ensayos de germinación realizados con semillas de *A. bilimekii* reafirman estas características: su tasa de germinación es rápida y aún, sin procesos de escarificación, esta especie alcanza altos porcentajes de germinación (Martínez y García 2001). Otro caso se ha reportado para *Mimosa luisana*, en el que tanto la sobrevivencia de las plántulas como su tamaño fueron ligeramente mayores en sitios expuestos que en sitios sombreados (Flores 1994). Lo mismo se ha encontrado en *Acacia nilotica*, en la que, a pesar de alcanzar altas tasas de germinación bajo el follaje, sus tasas de mortalidad son mucho mayores en estos micrositios que en sitios más expuestos al sol (Smith y Goodman 1987).

Un factor importante en la dinámica de regeneración de arbustos de zonas semi-áridas es la depredación de semillas, que puede tener un fuerte impacto sobre su demografía al abatir sus tasas de reclutamiento. Esto puede tener consecuencias sobre el potencial regenerativo de las poblaciones y eventualmente sobre su variabilidad genética (Harper 1977, en Armella 1990). Los grupos de animales que se han reportado como depredadores

importantes de semillas de este tipo de plantas son las hormigas, los roedores y los coleópteros de las familias Bruchidae y Curculionidae y, en menor grado, las aves (Armella 1990).

Un rasgo importante que presentan muchos arbustos de zonas áridas y semiáridas es su alta capacidad para almacenar sustancias de reserva a largo plazo, frecuentemente a través de órganos especializados, como bulbos y rizomas, a partir de los cuales les es posible mantener la actividad metabólica durante la temporada de sequía (Noy-Meir 1973). En algunas especies, como en las de los géneros *Acacia* y *Prosopis* (Fagg y Stewart 1994), el control de la transpiración por los estomas ayuda a mantener este metabolismo casi constante durante todo el año, sin embargo, en otras especies, la transpiración y consecuentemente la actividad fotosintética se reducen considerablemente durante la época de secas a causa de la pérdida de hojas o de la reducción en el tamaño de los folíolos o la modificación de la disposición de las hojas en el tallo, con lo cual se logra dar sombra tanto a otras hojas como a los tallos, disminuyendo así la transpiración (Noy-Meir 1973). La microfilia también es una característica común en este tipo de arbustos. Esto tiene el efecto de reducir los niveles de transpiración durante las épocas de menor disponibilidad de agua (Challenger 1995).

Los arbustos de zonas áridas se caracterizan por poseer un sistema radicular más largo y profundo que el de plantas con otras formas de vida. Estas características los hacen menos vulnerables a los periodos de baja precipitación y a la baja movilidad de nutrientes asociada con la baja disponibilidad de agua que se presenta en la parte superior del suelo de estos hábitats (Noy-Meir 1973; Silvertown 1987; Challenger 1995). Las características del sistema radicular arriba mencionadas les facilitan una mayor capacidad de colonización y ocupación del espacio en comparación con otras formas de vida, las cuales presentan una

disminución en su crecimiento y sufren de una mayor mortalidad durante los periodos de sequía (Silvertown 1987). Además de poseer este sistema radicular profundo, muchos arbustos son capaces de producir raíces secundarias superficiales durante la época de lluvias, lo cual aumenta el área de captura de recursos y estimula el crecimiento (Noy-Meir 1973).

Una característica de gran importancia ecológica en los arbustos de zonas áridas y semiáridas y, que se presenta en los individuos de *A. bilimekii*, es su capacidad de propagación clonal por medio de la producción de ramets, formando individuos que tienen la capacidad de ser fisiológicamente independientes. Los organismos que pueden expandirse a través de la producción de ramets presentan una gran capacidad para distribuir los nutrientes almacenados en diferentes partes de la planta (i.e. en los distintos ramets), lo cual les permite aprovechar la heterogeneidad del ambiente, así como tolerar la competencia intra e interespecífica (Silvertown 1987; Silvertown et al. 1996). Sin embargo, una posible desventaja de que una población se mantenga por expansión clonal es que frecuentemente presenta una baja variabilidad genética, pues al no haber un reclutamiento frecuente de nuevos individuos genéticos, la capacidad de respuesta de la población ante cambios ambientales o enfermedades se ve limitada.

La alta tolerancia de muchos árboles y arbustos de zonas áridas y semi-áridas a la escasez de humedad los convierte en plantas pioneras, bajo cuya sombra se da el establecimiento de muchas otras especies que son más vulnerables a la aridez. Este fenómeno, conocido como nodricismo, determina en gran medida la dinámica, estructura y composición de las comunidades desérticas, además de mantener una alta diversidad de formas de vida (García-Moya y McKell 1970; Valiente-Banuet et al. 1991; Challenger 1995). Entre las modificaciones ambientales que se dan bajo su follaje están la disminución

de la intensidad de la radiación solar y, por lo tanto, de la temperatura y de la aridez del suelo, la protección contra los depredadores y el amortiguamiento de las bajas temperaturas nocturnas. Los arbustos pueden modificar el suelo bajo su copa, evitando su erosión y favoreciendo una mayor acumulación de humedad y materia orgánica que hacen que funcionen como “islas de fertilidad” (García-Moya y McKell 1970; Valiente-Banuet et al. 1991). Además, como muchos de estos arbustos son utilizados como perchas por muchos animales dispersores de semillas, la cantidad de propágulos que se acumulan bajo sus copas puede ser considerablemente mayor que en otros sitios (Godinez-Alvarez 2000).

Se ha discutido sobre el papel facilitador de los procesos sucesionales que tienen algunos arbustos de géneros como *Larrea*, *Mimosa*, *Prosopis*, *Acacia* y *Retama* (Pugnaire et al. 1996a, 1996b), que favorecen el establecimiento de otras plantas bajo sus copas (Valiente-Banuet et al. 1991). Sin embargo, existen también beneficios que proporcionan a su vez las plantas establecidas bajo sus copas a los arbustos mismos, tales como la disminución de la temperatura del suelo y mayor acumulación de materia orgánica que se libera cuando éstas mueren.

Por todo lo anterior, para entender la estructura y composición de las comunidades de zonas áridas y semiáridas, es de vital importancia conocer las dinámicas poblacionales de los árboles y arbustos que funcionan como pioneros en el proceso de colonización. La información poblacional disponible para los arbustos de estos sistemas es aún bastante reducida; la mayoría de las publicaciones sobre el tema se concentran en especies de la parte noreste de África y en menor grado de Australia y Sudáfrica. Por otra parte, la mayoría de estos estudios se enfocan básicamente al estudio de las primeras etapas del ciclo de vida de las plantas, principalmente sobre los requerimientos para la germinación y el establecimiento de las plántulas (Midgley y Bond 2001).

De acuerdo a las tendencias demográficas generales reportadas para los arbustos de zonas áridas y semiáridas, se les puede considerar como especies con altas tasas de crecimiento poblacional. Para *Prosopis glandulosa* en el desierto de Chihuahua, Golubov et al. (1999) reportaron tasas anuales de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) que oscilan entre 0.99 y 1.44. Estos valores son relativamente comprensibles si consideramos algunos de los atributos ecológicos de este tipo de plantas. Por ejemplo, Smith y Goodman (1986, 1987), Kenneni et al. (1990) y Flores y Jurado (1998), han reportado altas tasas de germinación, así como velocidades rápidas de germinación en intervalos amplios de temperatura y humedad para diferentes especies de arbustos de zonas desérticas, lo cual aparentemente les permite colonizar tanto sitios cerrados como expuestos. Sin embargo, se ha encontrado que sus plántulas presentan altas tasas de mortalidad durante el período de establecimiento, principalmente bajo el follaje de otras plantas o de los árboles madre, como es el caso de *Acacia nilotica* (Smith y Goodman 1987; Radford et al. 2002) y *Acacia tortilis* (Kenneni et al. 1990). Esta preferencia por colonizar sitios expuestos se podría deber a que, de acuerdo con algunos autores, las altas intensidades lumínicas influyen positivamente en la biomasa, longitud aérea y radicular y en la acumulación de módulos de los individuos, lo que aumenta sus probabilidades de sobrevivencia (Radford et al. 2002). Otros factores como la competencia inter e intraespecífica, así como la depredación o las características edáficas particulares de cada sitio también deben de tomarse en cuenta. Por lo anterior, Smith y Shakleton (1988) han clasificado a las especies del género *Acacia* como intolerantes a la sombra además de que se les asocia muy frecuentemente con la colonización de sitios perturbados.

A pesar de su elevada plasticidad fisiológica y morfológica, la fase de plántula resulta crítica en el ciclo de vida de los arbustos de zonas áridas y semiáridas, al igual que para la mayoría de las plantas, mientras que las tasas de mortalidad de las plantas de mayor tamaño disminuyen al aumentar la edad y el tamaño (Golubov et al. 1999; Radford et al. 2002). Sin embargo, la mortalidad también depende de los regímenes de perturbación a los cuales se ven sometidas las poblaciones. En un estudio realizado en Sudán con una población de *Acacia tortilis*, las tasas de mortalidad de los árboles adultos variaron entre el 44 y 56 %, debido a los cortes letales provocados por los pobladores que utilizan las plantas para leña, material de construcción y forraje para cabras y camellos (Kennenni et al. 1990). La capacidad de rebrote que tienen muchos arbustos de zonas áridas y semiáridas, como es el caso de *A. bilimekii*, les permite tolerar distintos niveles de perturbación (e.g. fuego y herbivoría), por lo cual se ha llegado a plantear la hipótesis de que su demografía depende más del éxito de estos rebrotes (i.e. estasis y crecimiento) que del establecimiento de nuevos individuos (i.e. fecundidad) (Midgley y Bond 2001). Los resultados de los análisis de elasticidad en una población de *Prosopis glandulosa* muestran que el proceso demográfico de mayor importancia para  $\lambda$  corresponde, efectivamente, a la estasis, con más del 40%, seguido del crecimiento, con más del 25 % (Golubov et al. 1999). Un patrón similar se ha encontrado en *Prosopis laevigata* en la región de Tehuacán (Bernal, en preparación).

Golubov et al. (1999) enfatizan que para especies de vida larga en ambientes heterogéneos, como es el caso de los árboles y arbustos de zonas áridas y semiáridas, es importante realizar estudios que abarquen largos periodos de tiempo, que sean capaces de evaluar la influencia de la variación ambiental en la dinámica poblacional, pues es en estos

ambientes donde claramente los procesos biológicos dependen de las oportunidades que cada año se presenten. Aún así, la información proporcionada por estudios anuales adquiere relevancia, en el sentido de que nos permiten hacer estimaciones del comportamiento de las poblaciones en periodos cortos de tiempo y con pocos recursos, además de que son un registro de las condiciones tanto ambientales como demográficas de la población en un año determinado (Golubov et al.1999).

### **I.3 Objetivos**

El presente trabajo busca contribuir a la comprensión de la dinámica poblacional de arbustos de zonas áridas y semiáridas mediante el análisis matricial de una especie arbustiva - *Acacia bilimekii* Macbr. (Mimosoideae) - que se presenta como dominante en un matorral xerófilo en Zapotitlán Salinas, Puebla. Dado que este sitio actualmente presenta altos niveles de perturbación antropogénica (i.e. erosión), principalmente relacionado con la presencia de ganado caprino, se realizaron experimentos de germinación y establecimiento de plántulas en dos sitios con diferentes grados de conservación con el fin de incorporar estos resultados en el análisis matricial y simular la dinámica poblacional bajo diferentes escenarios ecológicos. Además, se llevaron a cabo simulaciones numéricas utilizando el modelo matricial para evaluar la importancia de la propagación clonal en el crecimiento poblacional. El tipo de información que se presenta en esta tesis puede brindar apoyo en el diseño de prácticas de manejo, recuperación y conservación de los hábitat semidesérticos.

## Capítulo II

### II.1 Especie de estudio

El género *Acacia* pertenece a la subfamilia Mimosoideae y se distribuye en regiones tropicales y subtropicales, donde se conocen alrededor de 800 especies (Rzedowski y Rzedowski 2001). En general, las especies de este género se han considerado como intolerante a la sombra (Smith y Shackleton 1988).

*Acacia bilimekii* Macbr. es un árbol o arbusto también conocido como *Acacia ambigua* Rose o *Acacia sericocarpa* Rose; su nombre común en México es "Tehuixtle". Los individuos de esta especie alcanzan hasta 6 m de altura y hasta 20 cm de diámetro del tronco a la altura del pecho (DAP) (Cervantes et al. 2001). Sus troncos no forman anillos de crecimiento claros. Comúnmente un individuo adulto presenta dos o más troncos principales, generalmente como resultado de alguna perturbación (por ejemplo, fuego o ramoneo) que induce al rebrote (Midgley y Bond 2001), aunque también se llegan a encontrar individuos de un solo tronco. Su corteza externa es ligeramente exfoliante y varía de color desde el gris claro al gris oscuro; a lo largo de las ramas se presentan espinas pareadas que son robustas y largas (hasta 3 cm). Sus hojas son bipinadas y están dispuestas en espiral, aglutinándose en cada par de espinas. La base de los folíolos es redondeada, de color verde oscuro brillante en el haz y verde amarillento en el envés (Cervantes et al. 2001) (Fig.3).

*Acacia bilimekii* puede propagarse vegetativamente a través de la producción de ramets. Estos últimos frecuentemente brotan de las raíces o de los tallos subterráneos. Los ramets recién emergidos pueden distinguirse de las plántulas surgidas a partir de semillas porque nunca presentan cotiledones y porque su tallo se engrosa rápidamente. Sin embargo,

en individuos de mayor tamaño es prácticamente imposible definir a simple vista si son de origen sexual o vegetativo.



**Figura 3.** *Acacia bilimekii* Macbr.

A pesar de ser una especie perenifolia, *A. bilimekii* presenta pérdida en la cobertura de algunas de sus hojas de enero a abril, periodo en que se da la floración. Las inflorescencias son racimos que contienen alrededor de 80 flores de color amarillo; éstas son actinomorfas y en la zona de estudio se inicia su producción a mediados de enero. La fructificación comienza desde la segunda mitad de febrero y dura hasta julio. Los frutos maduros son vainas dehiscentes de color café oscuro, de hasta 10 cm de largo. En promedio, cada fruto contiene siete semillas, variando en un rango que va desde 1 a 11. Las semillas son ovaladas, planas y de color verde oscuro. A pesar de que se considera que esta especie no presenta latencia, las semillas poseen una testa dura que inicialmente impide el paso del agua. En general, sus porcentajes de germinación son altos, entre 89 % y 99 % (Martínez y García 2001).

*Acacia bilimekii* es una de las principales especies arbóreas asociadas a selvas bajas caducifolias y matorrales xerófilos de nuestro país. En México se distribuye desde Oaxaca hasta Sinaloa, en donde ocupa sitios abiertos y de pendiente pronunciada. Tolera suelos

arcillosos y ligeramente alcalinos. Tradicionalmente su madera se utiliza como leña para combustible y para hacer postes en la construcción de cercas. Su corteza es utilizada en el proceso de curtido de pieles, sus ramas se utilizan en el cercado rústico de parcelas agrícolas y su follaje es de gran importancia como alimento para el ganado caprino (Fagg y Stewart 1994; Martínez y García 2001).

## II.2 Sitio de estudio

Este estudio se llevó a cabo en una localidad conocida como “El Volcancillo”, en el municipio de Zapotitlán Salinas, al sureste del estado de Puebla, que forma parte de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán (Arriaga et al. 2000). La localidad del Volcancillo se encuentra a 14 Km al sur de Zapotitlán Salinas, sobre la carretera Tehuacán – Huajuapán.

Zapotitlán Salinas se ubica en los 18° 20' N y los 97° 28' O (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Arias et al. 2001; Esparza-Olguín et al. 2002). El clima de esta zona es semiárido debido al efecto de sombra orográfica que produce la Sierra Madre Oriental; presenta un régimen de lluvias de verano que va de los meses de junio a septiembre, con un periodo de sequía intraestival (Arias et al. 2001). La precipitación media anual oscila entre 400 y 500 mm, y la temperatura media anual fluctúa entre 18 y 22° C (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Arias et al. 2001). El suelo de esta zona es calcáreo, rocoso y poco profundo; la vegetación ha sido clasificada como matorral xerófilo o espinoso (Rzedowski 1978), aunque también se le ha caracterizado como tetechera (Valiente-Banuet et al. 2000), dominada por cactus columnares como *Cephalocereus columna-trajani*, *Neobuxbaumia tetetzo*, *N. macrocephala*, *Pachycereus hollianus* y *Myrtillocactus geometrizans*, por cactus globosos como *Mammillaria* sp., *Echinocactus* sp. y *Ferocactus* sp., por elementos

arbustivos o arbóreos de baja estatura como *Mimosa luisana*, *Acacia* sp., *Cercidium praecox* y *Prosopis laevigata*, y otras plantas suculentas y semisuculentas como *Agave* sp., *Opuntia* sp., *Yucca periculosa*, *Hechtia podantha* y *Beucarnea gracilis*, entre otras (Valiente-Banuet et al. 1991, 2000; Arriaga et al. 2000).

La región de Tehuacán – Cuicatlán se caracteriza por poseer una alta concentración de endemismos, principalmente en lo que respecta a plantas vasculares (e.g. *Polaskia chende* y *P. chichipe*, *M. pectinifera*, *M. crucigera*, *Neobuxbaumia tetetzo*, *N. macrocephala*, *Beucarnea gracilis*, *B. purpusii*, *Cephalocereus columna-trajani*) y algunos vertebrados (Arriaga et al.2000; Valiente-Banuet et al. 2000). Por esta razón, esta región se considera como el centro de diversificación más importante de cactus y agaves en el mundo. Debido a que la vegetación natural de gran parte de esta región se encuentra rodeada por terrenos de agricultura de riego y de temporal, algunos de sus procesos ecosistémicos naturales se han visto seriamente afectados, en particular la recarga de los mantos acuíferos, dada la extracción de agua de los pozos y la aceleración de la erosión del suelo, ocasionada por el sobrepastoreo del ganado caprino. A su vez, la cercanía de algunas ciudades relativamente grandes como la de Tehuacán, ha influido en la aparición de un número cada vez mayor de basureros clandestinos donde se deposita la basura de éste y otros poblados cercanos. Estos basureros promueven la llegada y proliferación de especies exóticas, que pueden llegar a convertirse en plagas, alterando también la dinámica natural de los ecosistemas. Otros problemas que en años recientes también han alterado los procesos naturales de estos sistemas han sido la extracción ilícita de especies de flora y de fauna, el saqueo de zonas arqueológicas y paleontológicas, así como problemas en la tenencia de la tierra con respecto a los terrenos ejidales, comunales y urbanos (Arriaga et al. 2000).

### **II.3 Métodos de campo**

El trabajo de campo se llevó a cabo en el periodo comprendido de agosto del 2001 a septiembre del 2002 y consistió en varias etapas que se detallan a continuación.

#### **II.3.1 Experimentos de germinación y establecimiento de plántulas en el campo**

Para obtener una aproximación más o menos realista sobre los porcentajes de germinación de las semillas de *A. bilimekii* en un contexto natural y bajo diferentes condiciones ecológicas, se realizaron experimentos de germinación en el campo durante la época de lluvias, de julio a septiembre del 2002. Se eligieron dos sitios: uno relativamente bien conservado y otro con un nivel mayor de perturbación. El sitio perturbado presentaba una menor densidad de la cobertura vegetal y, por lo tanto, una mayor frecuencia de áreas abiertas que el sitio conservado. De acuerdo al tipo de perturbación observada en el terreno, estas diferencias podrían deberse a una mayor erosión en el sitio perturbado, lo que aparentemente ha llevado a una menor densidad de arbustos, cactáceas y otras suculentas.

En cada sitio (conservado y perturbado) se eligieron tres árboles de la misma especie (*Prosopis laevigata*) y de tamaño similar. Para comparar el efecto de las condiciones de sombra o de sol sobre la germinación, en julio del 2002 se colocaron cinco cajas, con 20 semillas cada una, bajo el follaje de cada árbol y otras cinco en un espacio abierto, a un lado de cada árbol. Las cajas eran cilindros de malla metálica, de 20 cm de diámetro y 10 cm de alto, ligeramente enterrados en el suelo y abiertos por la parte superior. El registro de la germinación se llevó a cabo a los 15 días después de la siembra y posteriormente cada mes durante dos meses. Los resultados de este experimento se utilizaron para estimar las probabilidades de germinación de las semillas en el campo para integrarlos al modelo demográfico que se presentará más adelante.

Se consideraron como germinadas únicamente a aquellas semillas que aparentemente habían desarrollado una radícula, a pesar de que algunas de ellas se encontraban muertas en el momento del registro. Estas semillas se retiraron de las cajas una vez registradas. Las semillas que no se encontraron se consideraron como muertas. Las plántulas vivas que se obtuvieron de la germinación de estas semillas se marcaron con una etiqueta enterrada en el suelo a un costado de ellas y se siguió su sobrevivencia mensualmente hasta febrero del 2003. Estos datos de sobrevivencia se utilizaron para estimar las probabilidades de establecimiento de las plántulas en el campo e incorporarlas en el modelo matricial.

Para analizar el efecto del grado de conservación del sitio, así como el de la presencia o ausencia de nodriza sobre la germinación de las semillas, se llevó a cabo un análisis de varianza de dos vías sobre el porcentaje final de germinación (transformado a arcoseno).

Durante esta misma temporada se realizó un experimento de introducción de plántulas al campo. Las plántulas se obtuvieron de la germinación de semillas en condiciones controladas (invernadero de la Facultad de Ciencias), que fueron trasplantadas a macetas tipo "jiffy pots". Las plántulas se mantuvieron en condiciones controladas (invernadero de la Facultad de Ciencias) durante 15 días antes de ser trasplantadas al campo. Debido a la naturaleza biodegradable de las jiffy pots, las plántulas fueron trasplantadas al campo con todo y macetas. El diseño del experimento fue muy similar al de germinación: se localizaron cuatro árboles de la misma especie (*Prosopis laevigata*) y de tamaño similar en cada zona (conservada y perturbada), y se plantaron 15 plántulas bajo el follaje de cada uno, así como otras 15 en un área abierta al lado de cada árbol. Se llevó a cabo el registro de la sobrevivencia de estas plántulas cada mes durante tres meses. Estos

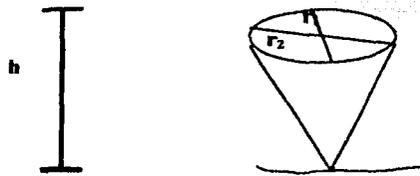
resultados se pretendían utilizar para la construcción del modelo matricial en el caso de que no se obtuvieran plántulas sobrevivientes de los experimentos de germinación.

### **II.3.2 Demografía matricial**

#### **II.3.2.1 Marcaje, seguimiento y categorización de los individuos**

Se marcó una hectárea en la zona conocida como “El Volcancillo”, en el municipio de Zapotitlán Salinas, Puebla. La hectárea se subdividió en cuadros de 20 x 20 m. Además, se marcaron dos transectos permanentes de 100 x 10 m perpendiculares a la hectárea. El área total muestreada comprendió 12,000 m<sup>2</sup>. Se marcaron con pintura y/o etiquetas metálicas o plásticas todos los individuos de *Acacia bilimekii* que se encontraron dentro del área muestreada. A cada individuo se le registró su ubicación a través de coordenadas (x, y) para su posterior localización; además, se midió la altura, el diámetro de el o los troncos a 30 cm del suelo, y el diámetro mayor de la copa, así como uno perpendicular a éste. Estas medidas fueron tomadas en agosto y septiembre del 2001 y, posteriormente durante los mismos meses del 2002. A partir de estos datos se subdividió a la población en categorías de tamaño y se calcularon las probabilidades de sobrevivencia, transición y mortalidad de los individuos del 2001 al 2002 para construir las matrices de proyección poblacional. Para subdividir a la población en categorías de tamaño, se comparó la forma de los árboles a la de un cono invertido (Fig. 4) y se calculó su volumen a partir de la siguiente fórmula:

$$\text{volumen} = 1/3 \pi (r_1 * r_2) h \quad (8)$$



**Figura 4.** Esquema de un árbol de *A. bilimekii*, indicando las diversas medidas a partir de las cuales se calculó su volumen.

donde  $r_1$  y  $r_2$  son los radios de la elipse construida a partir de las coberturas mayor y perpendicular de la copa, y  $h$  es la altura del individuo. Se consideraron seis categorías de tamaño a partir de la variable "volumen" como se muestra en la tabla 1.

**Tabla 1.** Categorías de tamaño consideradas a partir del volumen de los individuos de *A. bilimekii*, utilizadas para el análisis demográfico.

Categoría por volumen	Número de individuos por categoría	Volumen (dm <sup>3</sup> )	Estadio de desarrollo
1	39	0.0001-0.036	Plántulas
2	34	0.037-0.2	Infantil
3	82	0.201-16	Juvenil
4	71	16.001-200	Adulto 1
5	51	201-800	Adulto 2
6	37	801<	Adulto 3

Además, se realizó también una categorización de la población basada en el perímetro del tronco de los individuos a una altura de 30 cm del suelo (o a la altura de la base, en plantas menores a 50 cm de altura), con el fin de evaluar las diferencias entre ambas formas de categorizar y evaluar sus posibles implicaciones demográficas. En los casos en que los individuos presentaron más de un tronco, el perímetro total se calculó

sumando el perímetro de todos sus troncos. A partir de esta categorización se definieron seis categorías, que se muestran en la Tabla 2.

**Tabla 2.** Categorías de tamaño definidas a partir del perímetro del tronco de los individuos de *A. bilimekii*, utilizadas para el análisis demográfico.

Categoría por perímetro	Número de individuos por categoría	Perímetro acumulado (cm)	Estadio de Desarrollo
1	24	0.001-0.5	Plántulas
2	32	0.501-1	Infantil
3	82	1.001-4.5	Juvenil
4	90	4.501-20	Adulto 1
5	52	20.001-40	Adulto 2
6	37	40<	Adulto 3

En ambas categorizaciones, el límite entre la categoría de Juvenil y la categoría de Adulto 1 se definió a partir del tamaño mínimo de los individuos que se observaron en reproducción.

### II.3.2.2 Fenología reproductiva

Se realizó un seguimiento de la fenología de *A. bilimekii* a partir del registro mensual del estado reproductivo de todos los individuos incluidos en la muestra. Esta evaluación se basó únicamente en la presencia-ausencia de estructuras reproductivas en cada individuo. Las estructuras reproductivas consideradas fueron: botón, inflorescencia joven, inflorescencia madura, inflorescencia senil, fruto joven y fruto maduro. Se consideró como inflorescencia joven a aquellas que presentaran al menos una flor cerrada. Se consideró como inflorescencia madura a aquellas donde únicamente se registraron flores abiertas; y las inflorescencias seniles fueron aquellas que presentaron al menos una flor ya

marchita. Los frutos se contaron individualmente (i.e. no por infrutescencia) y la mayoría se consideraron jóvenes; únicamente cuando la vaina alcanzó su color café oscuro característico se le consideró como fruto maduro.

Además, se llevó a cabo un seguimiento más detallado de la fenología de algunos individuos de la muestra, con el objeto de contabilizar la producción de flores y frutos por parte de los individuos de las diferentes categorías de tamaño. Este seguimiento detallado consistió en la elección de tres a cuatro individuos de cada categoría reproductiva (i.e. Adulto 1, Adulto 2 y Adulto 3), a los cuales se les contó el número de cada tipo de estructuras reproductivas presentes cada mes, hasta que concluyó el periodo reproductor (julio). A los individuos que eran demasiado altos o grandes, se les fraccionó la copa en dos o tres partes iguales y sólo una de ellas se utilizó para el conteo; posteriormente, esos datos se extrapolaron a toda la copa, multiplicándolos por el factor adecuado.

Durante la temporada de fructificación se recolectaron frutos maduros, a partir de los cuales se contó el número de semillas potencialmente viables por fruto (i.e., excluyendo las depredadas o agujereadas por curculiónidos o brúquidos, infestadas por hongos o abortivas). Estas semillas se utilizaron posteriormente para los experimentos de germinación y seguimiento de plántulas bajo diferentes condiciones ambientales, según se detalló en la sección II.3.1.

### **II.3.2.3 Construcción de la matriz**

#### **a. Probabilidades de transición**

Inicialmente, se construyeron cuatro matrices de proyección poblacional: dos de ellas en las que los individuos fueron categorizados por volumen y dos por perímetro del tronco. Para cada forma de categorizar se construyó una matriz para el sitio conservado y

otra para el sitio perturbado; la única diferencia entre éstas últimas fueron los valores de las entradas de fecundidad, que variaron según los resultados de los experimentos de germinación de semillas y de sobrevivencia de plántulas obtenidos en cada sitio. Además, se construyeron otras dos matrices basadas en la categorización por volumen, en las que se incorporó la clonalidad, como se detalla más adelante.

Para cada matriz, el cálculo de las probabilidades de transición de los individuos se llevó a cabo registrando la categoría de tamaño de cada individuo en el muestreo inicial (2001) y en el final (2002), a partir de lo cual se calculó la proporción de individuos de cada categoría que tuvo cada uno de los destinos posibles, es decir, la proporción de individuos que pasó a categorías mayores (i.e. crecimiento), que permaneció en la misma categoría (i.e. estasis), que retrocedió a categorías menores (i.e. retrogresión) o que murió.

La tasa de mortalidad de los individuos de la categoría de Adultos 3 se calculó arbitrariamente suponiendo que un individuo de cada mil se muere anualmente. Esto se hizo debido a que no se registró ningún individuo muerto de esta categoría durante el periodo de estudio.

#### **b. Fecundidad**

La fecundidad de cada categoría (i.e. el número de plántulas con las que contribuyó un individuo promedio de cada categoría adulta a la siguiente generación) fue calculada a partir del número promedio de semillas potencialmente viables por fruto ( $N_S$ ) multiplicado por el número promedio de frutos producidos por un individuo reproductivo de la población en cada categoría ( $N_{rx}$ ). Este valor fue multiplicado a su vez por la probabilidad de reproducirse de los individuos de cada categoría ( $P_{rx}$ ) (i.e. proporción de individuos reproductivos por categoría). Finalmente, estos valores se multiplicaron por la probabilidad

de germinación y sobrevivencia de las plántulas ( $P_s$ ) (al momento del último muestreo – febrero del 2003) según los resultados de los experimentos de germinación y seguimiento de plántulas descritos con anterioridad. Entonces, la entrada de la matriz correspondiente a la fecundidad de la categoría  $x$  ( $F_x$ ) se calculó como:

$$F_x = (N_s) (N_{B_x}) (P_{rx}) (P_s) \quad (9)$$

Como se detalló en la sección II.3.1, la probabilidad de germinación y sobrevivencia de plántulas ( $P_s$ ) se evaluó para cada condición ecológica, esto es, para el sitio conservado y para el perturbado.

### **c. Incorporación de la propagación clonal**

Debido a las limitaciones metodológicas que representa el estudio de especies clonales, en este caso no fue posible distinguir entre los genets y los ramets, particularmente en individuos juveniles y adultos. Por lo tanto, las matrices que se describen en las secciones anteriores consideraron como unidades a los “individuos ecológicos”, independientemente de su origen.

Sin embargo, sí se logró observar algunas diferencias entre las plántulas de origen sexual y las de origen clonal. Las primeras presentaron un tallo único y muy delgado, sin corteza, además de espinas pequeñas, mientras que las segundas comúnmente exhibieron tallos múltiples y más gruesos, y en algunas ya había una corteza bien formada, además de presentar espinas mucho más grandes. Gracias a estas diferencias fue posible evaluar qué proporción de aquellos individuos que se encontraron en la categoría de plántulas en verano de 2001 eran aparentemente de origen clonal ( $P_{cl} = 0.36$ ) y qué proporción provenía de reproducción sexual ( $P_{sex} = 0.64$ ).

La contribución de los individuos de las diferentes categorías reproductivas a la producción de individuos de origen clonal se estimó a partir de la proporción de plántulas de origen clonal observada en 2001 ( $P_{cl}$ ) multiplicada por el valor de la fecundidad de cada categoría reproductiva ( $F_x$ ). El valor resultante se consideró como el número promedio de individuos de origen clonal que cada individuo adulto es capaz de producir y aportar a la población:

$$\text{Contribución a la propagación clonal de la categoría } x = (P_{cl}) (F_x) \quad (10)$$

Por ejemplo, si los resultados de las observaciones de fenología (probabilidad reproductiva), germinación y sobrevivencia indican que los individuos de la categoría Adulto 1 contribuyeron con 2 plántulas cada uno en promedio, en el periodo comprendido entre el verano de 2001 y el verano de 2002 y además, se sabe que de todas las plántulas presentes en el 2001 el 36% provenían de origen clonal, podemos suponer entonces que cada individuo de la categoría Adulto 1 habría producido 0.72 ( $2 \times 0.36$ ) ramets que se encontrarían en 2002 en la categoría Infantil. Se utilizó esta lógica para realizar una estimación de la posible aportación de la clonalidad a la dinámica poblacional, incorporando estos valores en las entradas pertinentes de la matriz para simular un escenario demográfico en el que este fenómeno fuera tomado en cuenta.

## **II.4 Métodos numéricos**

### **II.4.1 Análisis matricial**

Cada matriz de transiciones se multiplicó por el vector que representó la estructura poblacional observada inicialmente (verano de 2001); los vectores resultantes se utilizaron para iterar esta multiplicación hasta 30 veces. A partir de este ejercicio, realizado en una

hoja de cálculo (Excel 2002), se obtuvieron los siguientes parámetros demográficos: el eigen-valor dominante de la matriz, que corresponde a la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ), el eigen-vector derecho que representa la estructura estable de tamaños ( $w$ ), el eigen-vector izquierdo que se refiere al vector de los valores reproductivos por categoría ( $v$ ) y el producto escalar  $\langle w, v \rangle$ , calculado a partir de la multiplicación de  $w$  y  $v$  (Caswell 1989).

Una vez obtenidos estos parámetros, se comparó por medio de una prueba  $\chi^2$ , el vector de la estructura estable de tamaños obtenida para cada matriz con el vector de la estructura poblacional observada en verano de 2001. También se compararon las diferentes tasas de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) obtenidas a partir de cada matriz, para lo cual, se estimaron sus intervalos de confianza al 95%. Para calcular estos intervalos de confianza se utilizó el método analítico basado en el cálculo de la varianza de  $\lambda$ , asumiendo que esta variable presenta una distribución normal. Para conocer la varianza de  $\lambda$ , se parte de la varianza de las entradas de la matriz, y de sus sensibilidades (Caswell 1989):

$$V_{(\lambda)} = \sum_{ij} (\delta\lambda / \delta a_{ij})^2 V(a_{ij}) \quad (11)$$

donde  $\delta\lambda / \delta a_{ij}$  representa la sensibilidad de  $\lambda$  con respecto a cada entrada de la matriz y  $V(a_{ij})$  es la varianza de cada  $a_{ij}$ , calculada a partir de la distribución binomial característica de los valores de proporciones (Alvarez-Buylla y Slatkin 1994; Valverde 1995). Las varianzas de las fecundidades se calcularon a partir de la variación observada entre los individuos reproductivos de cada categoría con respecto al número de frutos maduros producidos por cada uno. A partir de la varianza se calculó el error standard ( $\sigma = \sqrt{V_{(\lambda)}}$ ) y, los intervalos de confianza de  $\lambda$  al 95% se calcularon como:

$$\lambda \pm 2\sigma \quad (12)$$

#### **II.4.2 Análisis de sensibilidad y elasticidad**

A partir de las matrices de proyección, se calcularon las matrices de sensibilidad y elasticidad correspondientes de acuerdo a las fórmulas tradicionales, según se detallaron en la sección de la Introducción. Esto se hizo para evaluar la importancia relativa de los diferentes componentes del ciclo de vida de esta especie sobre su dinámica poblacional.

#### **II.4.3 Tasas de crecimiento relativo y absoluto**

A partir del crecimiento del tronco y el volumen de los individuos obtenido al inicio (2001) y al final (2002) del estudio, se calcularon las tasas de crecimiento relativo y absoluto para cada una de las categorías de tamaño.

La tasa absoluta de crecimiento (TAC) se calculó como la diferencia entre el valor de la talla final y la talla inicial del perímetro del tronco o del volumen de los individuos:

$$\text{TAC} = (\text{talla final}) - (\text{talla inicial}) \quad (13)$$

Mientras que la tasa relativa de crecimiento (TRC) se calculó como la diferencia de crecimiento entre los dos años con respecto a la talla inicial de los individuos:

$$\text{TRC} = (\text{talla final}) - (\text{talla inicial}) / (\text{talla inicial}) \quad (14)$$

## Capítulo III. Resultados

### III.1 Experimentos de germinación

Los resultados de los experimentos de germinación bajo diferentes escenarios ecológicos (i.e. en la zona conservada y en la perturbada, con y sin la protección de una nodriza) muestran que en la zona conservada el porcentaje de germinación fue ligeramente menor que en la zona perturbada, aunque el efecto de la zona sobre esta variable no fue significativo (Tabla 3). El porcentaje de germinación de las semillas colocadas bajo una nodriza fue, en ambas zonas, ligeramente mayor que el de las que se colocaron a cielo abierto. Sin embargo, esta diferencia tampoco fue significativa (Tabla 3).

**Tabla 3.** Porcentajes de germinación de las semillas de *Acacia bilimekii* sembradas bajo diferentes condiciones ecológicas, al cabo de dos meses posteriores de la siembra. Los datos de la parte inferior de la tabla se refieren a los resultados del ANOVA.

	Zona Conservada	Zona Perturbada
Con nodriza	19	21
Sin nodriza	11	14
Total	15	17.5
Efecto de la zona	F = 0.306	p = 0.582
Efecto de la nodriza	F = 2.555	p = 0.115
Interacción z x n	F = 0.000	p = 0.983

Los porcentajes de germinación en campo fueron mucho menores que los que se obtuvieron en condiciones controladas (98 % de germinación), en los cuales fue evidente la alta viabilidad de las semillas de esta especie.

### III.2. Experimentos de sobrevivencia

La estimación de las probabilidades de sobrevivencia de las plántulas en condiciones naturales bajo distintos escenarios ecológicos se llevó a cabo a partir de las

plántulas que emergieron de los experimentos de germinación *in situ* detallados anteriormente. La sobrevivencia de dichas plántulas se evaluó en septiembre del 2002, dos meses después de la siembra de las semillas, y posteriormente en febrero del 2003, siete meses después de la siembra. Esto nos permitió evaluar la dinámica de los primeros estadios del ciclo de vida de esta especie tanto a corto como a mediano plazo.

**Tabla 4.** Proporción de plántulas (y desviación estándar) de *A. bilimekii* que sobrevivieron al cabo de 2 y 7 meses a partir de semillas que germinaron en el campo bajo diferentes condiciones ecológicas. Los datos en la parte inferior de cada tabla se refieren a los resultados del ANOVA realizado sobre la proporción de sobrevivientes (transformados a arcoseno).

	2 mes		7 meses	
	ZC	ZP	ZC	ZP
Con nodriza	0.063 (0.083)	0.113 (0.101)	0.033 (0.056)	0.020 (0.053)
Sin nodriza	0.057 (0.082)	0.107 (0.088)	0.003 (0.013)	0
Efecto de la zona	F = 0.285	p = 0.595		
Efecto de la nodriza	F = 0.255	p = 0.616		
Efecto del tiempo	<b>F=571.957</b>	<b>p = 0.000</b>		
Interacción z x n	F = 0.056	p = 0.813		
Interacción z x t	F = 0.144	p = 0.705		
Interacción n x t	F = 0.127	p = 0.722		
Interacción z x n x t	F = 0.028	p = 0.866		

El ANOVA de medidas repetidas mostró que la proporción de sobrevivencia de las plántulas de *A. bilimekii* tuvo un efecto significativo del tiempo de observación (Tabla 4). En vista de que la sobrevivencia global fue diferente a los dos y a los siete meses, se llevaron a cabo ANOVAs para probar el efecto de los factores nodriza y zona en cada una de las fechas de observación. Con respecto a la proporción de plántulas que sobrevivieron al cabo de dos meses, se observó un efecto significativo del factor zona (F= 6.425, p=0.014), pero no de la presencia o ausencia de una nodriza (F=0.015, p=0.903); para esta fecha, la proporción de sobrevivencia de plántulas fue más elevada en la zona perturbada

que en la conservada. A diferencia de los resultados a corto plazo, los resultados a mediano plazo (7 meses) mostraron un claro efecto de la presencia o ausencia de la nodriza sobre la sobrevivencia de las plántulas ( $F=7.275$ ,  $p=0.009$ ), mientras que el factor zona perdió importancia y no fue significativo ( $F=1.783$ ,  $p=0.187$ ).

Con relación a la sobrevivencia de las plántulas que fueron introducidas al campo después de 15 días de permanecer en el invernadero, se encontró que ésta no se vio afectada significativamente por ninguno de los dos factores evaluados (Tabla 5); sin embargo, en la evaluación realizada al cabo de dos meses del trasplante se observó una tendencia hacia una mayor sobrevivencia en la zona perturbada, así como en los sitios con exposición directa al sol, es decir, sin nodriza.

**Tabla 5.** Proporción de sobrevivencia de plántulas de *A. bilimekii* (y desviación estándar) provenientes de invernadero que sobrevivieron al cabo de dos meses de ser trasplantadas al campo bajo diferentes condiciones ecológicas. Los datos en la parte inferior de la tabla se refieren a los resultados del ANOVA realizado sobre la proporción de sobrevivientes (transformados a arcoseno).

	Zona Conservada	Zona perturbada
Con nodriza	0.184 (0.213)	0.216 (0.155)
Sin nodriza	0.373 (0.148)	0.497 (0.553)
Efecto de la zona	F = 0.242	p = 0.632
Efecto de la nodriza	F = 2.223	p = 0.162
Interacción z x n	F = 0.085	p = 0.775

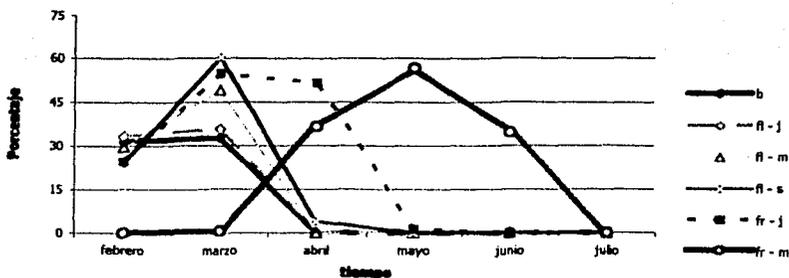
### III.3. Demografía matricial

La construcción de las matrices utilizadas para el análisis demográfico se llevó a cabo a partir del seguimiento de un total de 314 individuos, en el caso de las matrices basadas en la categorización por perímetro del tronco de los individuos, y 317 individuos en el caso de aquellas que se basaron en la categorización de los individuos de acuerdo su

volumen (ver Métodos). Para la construcción de las matrices, se utilizaron las observaciones de germinación y sobrevivencia de plántulas, de producción de frutos (fenología), y de crecimiento y mortalidad de los individuos.

### **III.3.1 Fenología reproductiva**

Los primeros eventos reproductivos de la población muestreada de *A. bilimekii* comenzaron en enero. El registro de este estudio comenzó en febrero, mes durante el cual las estructuras reproductivas más abundantes fueron las flores jóvenes y los botones, aunque también se encontraron flores maduras, seniles y frutos jóvenes (Fig. 5). En marzo, los porcentajes de botones, flores jóvenes, maduras y seniles alcanzaron su máximo, reduciéndose su proporción en el mes de abril, cuando se registró la primera presencia de frutos maduros, así como el máximo de frutos jóvenes. Mayo fue el mes con mayor proporción de frutos maduros, la cual disminuyó en junio y cesó completamente en julio (Fig. 5). La reproducción en esta población fue relativamente sincrónica, con un periodo marcado de floración (de enero a abril) y uno de fructificación (de marzo a julio).



**Figura 5.** Porcentaje mensual de los individuos muestreados de *A. bilimekii* que presentaron diferentes estructuras reproductivas a lo largo de seis meses con respecto al total de individuos reproductivos en la muestra (n = 159). b = botón; fl-j = flor joven; fl-m = flor madura; fl-s = flor senil; fr-j = fruto joven; fr-s = fruto maduro.

Con respecto a los resultados obtenidos del seguimiento fenológico detallado de los individuos de *A. bilimekii* (3 ó 4 por categoría reproductiva), se puede ver que la temporalidad en la producción de flores y frutos fue similar para las tres categorías (Fig. 6). Sin embargo, se notaron algunas diferencias entre ellas. Por ejemplo, los Adultos 1 mostraron el mayor número de flores seniles en el mes de febrero (Fig. 6a); este número disminuyó hacia marzo y abril, elevándose al mismo tiempo la presencia de los frutos jóvenes. Sin embargo, en esta categoría fue notable la baja producción de frutos en relación con la gran cantidad de flores producidas inicialmente. Por su parte, los adultos de la categoría 2, a pesar de presentar la menor cantidad de flores (jóvenes, maduras y seniles) en comparación con las otras dos categorías, fueron los que produjeron el número más elevado de frutos maduros (Fig. 6b). La categoría de Adulto 3 en el mes de febrero presentó el número más elevado de botones con respecto a las otras dos categorías, así como el de flores seniles y frutos jóvenes en el mes de marzo; sin embargo, la producción de frutos maduros fue baja con relación a la cantidad de flores y frutos jóvenes iniciales (Fig. 6c).

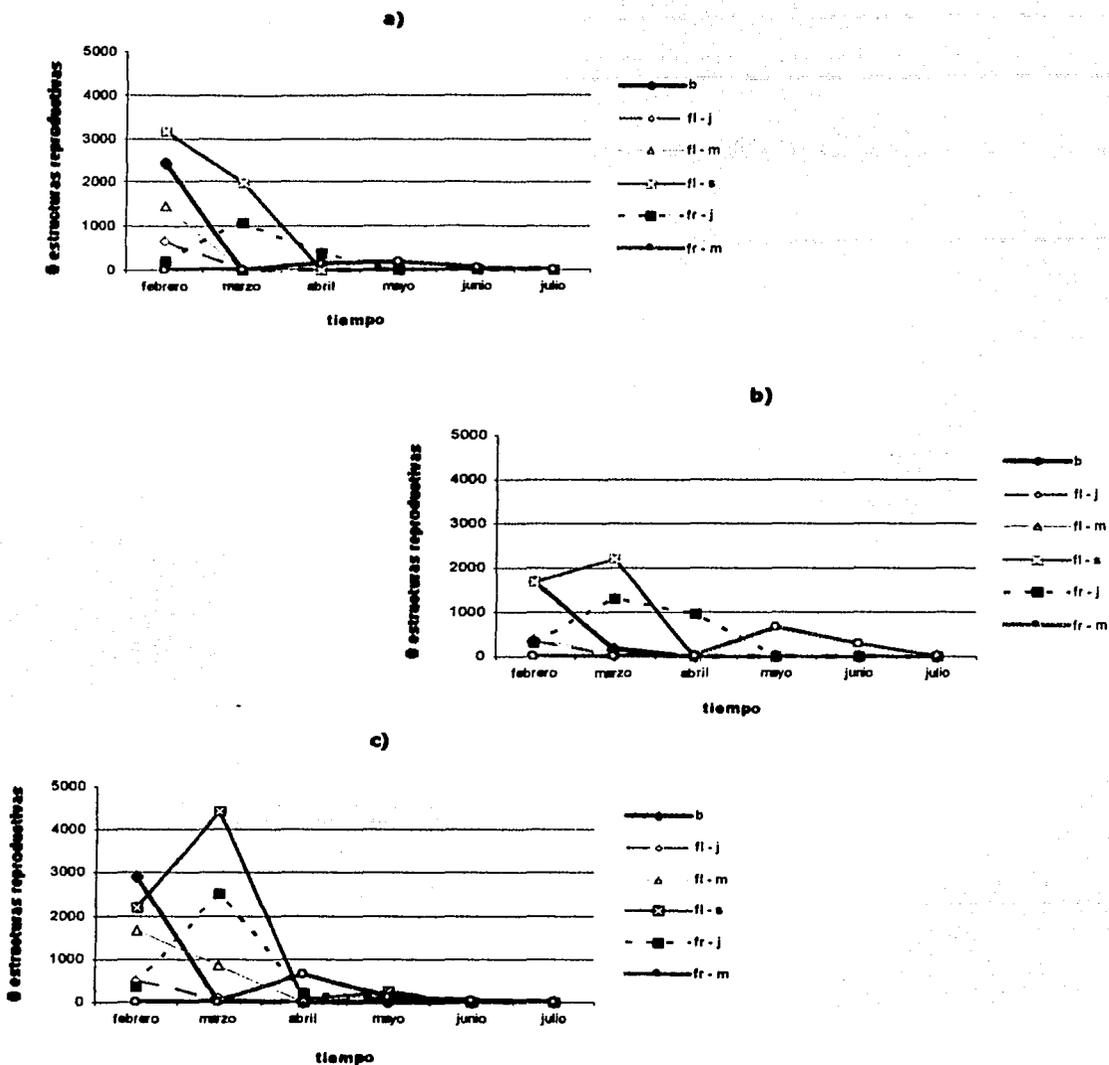


Figura 6. Número promedio de estructuras reproductivas producidas por los individuos de diferentes categorías de tamaños de una población de *A. bilimekii* a lo largo de seis meses. El número promedio de individuos seguidos por categoría se indica entre paréntesis (n): a) Adulto 1 (de 16 – 200 dm<sup>3</sup> de volumen) (n = 3) ; b) Adulto 2 (de 201 – 800 dm<sup>3</sup> de volumen) (n = 4 ) y c) Adulto 3 (801 > de volumen) (n = 3 ). b = botón; fl-j = flor joven; fl-m = flor madura; fl-s = flor senil; fr-j = fruto joven; fr-s = fruto maduro.

### **III.3.2 Fecundidad**

Durante el periodo de estudio se colectaron un total de 257 frutos que presentaron un promedio de  $6.79 \pm 2.38$  semillas por fruto; sin embargo, las semillas que presentaron algún tipo de daño o que eran abortivas se descartaron, quedando un total de 5.25 semillas potencialmente viables por fruto. Este valor se utilizó para estimar el número de semillas producidas por los individuos de cada categoría reproductiva a partir de su número de frutos.

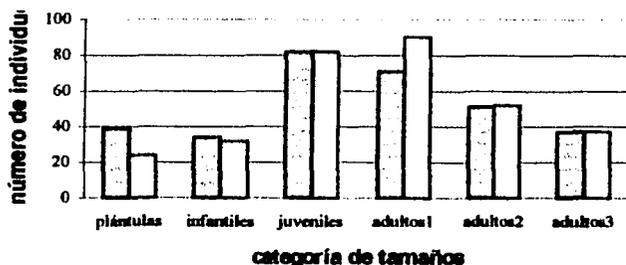
El cálculo de la fecundidad para cada categoría reproductiva de las matrices se basó en diferentes parámetros (ver Métodos): probabilidad de germinación de las semillas y sobrevivencia de plántulas obtenida en cada condición ecológica (zona conservada y zona perturbada), probabilidad reproductiva de cada categoría de tamaño, número promedio de frutos producidos por individuo de cada categoría de tamaño y número promedio de semillas por fruto (Tabla 6). Para ambas categorizaciones (i. e. por volumen y por perímetro) la probabilidad de reproducción aumentó hacia las categorías mayores (Tabla 6). En los individuos categorizados a partir del volumen, el número de semillas producidas por cada individuo se incrementó conforme aumentó la categoría de tamaño (Tabla 6a), lo cual no sucedió con los individuos categorizados por perímetro, en los que el mayor número de semillas fue producido por la categoría de Adulto 2 (Tabla 6b).

**Tabla 6.** Desglose del cálculo de la fecundidad de los individuos de *A. bilimekii* de diferentes categorías de tamaño bajo diferentes categorizaciones: a) categorización por volumen y b) categorización por perímetro. El número promedio de semillas por fruto fue de 5.25. Las probabilidades de germinación y sobrevivencia para cada zona se obtuvieron a partir del promedio de la proporción de plántulas que sobrevivieron con y sin nodriza al cabo de siete meses de haber sembrado las semillas en cada zona (Tabla 4).

categoría	Probabilidad de germinación y sobrevivencia de plántulas		Probabilidad reproductiva	No. promedio de frutos por planta	No. promedio de semillas por planta	No. de plántulas por Planta (Fecundidad)		
	Zona conservada	Zona perturbada				z.c.	z.p.	
a)	Adulto 1	0.018	0.010	0.31	118	619.5	3.457	1.920
	Adulto 2	0.018	0.010	0.94	238	1250.2	21.175	11.764
	Adulto 3	0.018	0.010	1	255	1338.8	24.098	13.388
b)	Adulto 1	0.018	0.010	0.29	70.33	369.3	1.921	1.067
	Adulto 2	0.018	0.010	0.87	276	1449	22.561	12.534
	Adulto 3	0.018	0.010	1	202	1061.2	19.101	10.612

### III.3.3 Estructura poblacional

La estructura de tamaños de la población obtenida a partir de la categorización basada en el volumen de los individuos, no difirió marcadamente de la obtenida a partir de la categorización por el perímetro del tronco de los individuos (Figura 7). En ambas estructuras se observa que la mayor proporción de los individuos de la población se concentra en las categorías Juvenil y Adulto 1. En la primera categorización, la categoría de Infantiles fue la menos frecuente, mientras en la segunda, fue la categoría de Plántulas.



**Figura 7.** Estructuras de tamaño obtenidas para la población de *A. bilimekii* según datos tomados en el 2001. Las barras grises corresponden a la categorización basada en el volumen de los individuos, mientras que las barras blancas se basaron en el perímetro del tronco de éstos a 30 cm del suelo.

### III.3.4 Matrices de proyección poblacional

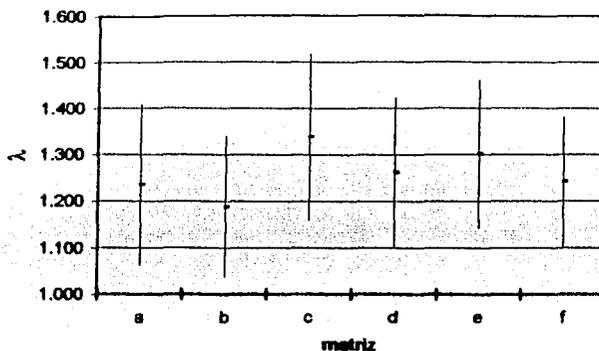
Las matrices obtenidas a partir de los datos de campo durante el periodo de estudio se muestran en la Tabla 7. En cada una de ellas se señala la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ), el vector de la estructura estable de tamaños ( $w$ ), el vector de los valores reproductivos ( $v$ ) y los índices de mortalidad de cada categoría. La diferencia entre las matrices a y b con respecto a las c y d radica, en la variable utilizada para subdividir a la población en categorías (i.e. volumen o perímetro). Entre las matrices con la misma categorización, se presenta una para la zona conservada y otra para la perturbada, cuya única diferencia radica en los valores de fecundidad registrados para cada sitio (i.e. sitio conservado y sitio perturbado). Además, utilizando la categorización por volumen se muestran dos matrices adicionales (e y f) en las que se incorporaron los valores estimados de la contribución a la propagación clonal.

Con respecto a las diferencias entre la zona conservada y la perturbada, los valores de las fecundidades fueron mayores - casi del doble - en la primera que en la segunda (ver también Tabla 6). Esto determinó que las tasas finitas de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) fueran mayores en la zona conservada que en la perturbada aunque, de acuerdo a los intervalos de confianza obtenidos para  $\lambda$ , éstas no resultaron ser significativamente diferentes (Fig. 8). El cálculo de los intervalos de confianza de  $\lambda$  para todas las matrices nos permitieron identificar que, en todos los casos,  $\lambda$  fue significativamente mayor que la unidad (Fig. 8).

a)	vol/zc $\lambda = 1.235$ $\pm 0.173$	plántula	<b>0.718</b>	0.206	0.085	3.457	21.175	24.098	0.124	0.698	0.004		
		infantil	0.128	<b>0.569</b>	0.085				0.108	0.148	0.011		
		juvenil	0.026	0.206	<b>0.829</b>	0.056			0.261	0.123	0.031		
		adulto1			0.073	<b>0.778</b>	0.078		0.226	0.020	0.161		
		adulto2				0.141	<b>0.728</b>	0.027	0.162	0.008	0.366		
		adulto3				0.014	0.196	<b>0.972</b>	0.118	0.008	0.427		
		qx	0.128	0.029	0.012	0.014	0.000	0.001					
		n	39	34	82	71	51	37					
		b)	Vol/zp $\lambda = 1.188$ $\pm 0.152$	plántula	<b>0.718</b>	0.206		1.920	11.764	13.388	0.124	0.662	0.006
				infantil	0.128	<b>0.569</b>	0.085				0.108	0.154	0.014
juvenil	0.026			0.206	<b>0.829</b>	0.056			0.261	0.140	0.038		
adulto1					0.073	<b>0.778</b>	0.078		0.226	0.026	0.169		
adulto2						0.141	<b>0.728</b>	0.027	0.162	0.009	0.357		
adulto3						0.014	0.196	<b>0.972</b>	0.118	0.010	0.416		
qx	0.128			0.029	0.012	0.014	0.000	0.001					
n	39			34	82	71	51	37					
c)	Per/zc $\lambda = 1.338$ $\pm 0.179$			plántula	<b>0.375</b>		0.073	1.921	22.561	19.101	0.076	0.458	0.008
				infantil	0.292	<b>0.406</b>	0.073				0.101	0.162	0.015
		juvenil	0.125	0.563	<b>0.696</b>	0.022			0.259	0.236	0.024		
		adulto1			0.232	<b>0.834</b>	0.038		0.284	0.136	0.062		
		adulto2				0.022	<b>0.924</b>	0.108	0.164	0.007	0.458		
		adulto3				0.038	0.038	<b>0.891</b>	0.117	0.001	0.434		
		qx	0.208	0.031	0.000	0.022	0.000	0.001					
		n	24	32	82	90	52	37					
		d)	Per/zp $\lambda = 1.262$ $\pm 0.181$	plántula	<b>0.375</b>		0.073	1.067	12.534	10.612	0.076	0.399	0.011
				infantil	0.292	<b>0.406</b>	0.073				0.101	0.158	0.019
juvenil	0.125			0.563	<b>0.696</b>	0.022			0.259	0.251	0.029		
adulto1					0.232	<b>0.834</b>	0.038		0.284	0.179	0.066		
adulto2						0.022	<b>0.924</b>	0.108	0.164	0.012	0.445		
adulto3						0.038	0.038	<b>0.891</b>	0.117	0.001	0.430		
qx	0.208			0.031	0.000	0.022	0.000	0.001					
n	24			32	82	90	52	37					
e)	vol/zc/cl $\lambda = 1.301$ $\pm 0.160$			plántula	<b>0.718</b>	0.206		3.457	21.175	24.098	0.124	0.573	0.003
				infantil	0.128	<b>0.569</b>	0.085	0.689	7.602	8.651	0.108	0.252	0.008
		juvenil	0.026	0.206	<b>0.829</b>	0.056			0.261	0.144	0.025		
		adulto1			0.073	<b>0.778</b>	0.078		0.226	0.021	0.151		
		adulto2				0.141	<b>0.728</b>	0.027	0.162	0.005	0.375		
		adulto3				0.014	0.196	<b>0.972</b>	0.118	0.004	0.438		
		qx	0.128	0.029	0.012	0.014	0.000	0.001					
		n	39	34	82	71	51	37					
		f)	vol/zp/cl $\lambda = 1.241$ $\pm 0.139$	plántula	<b>0.718</b>	0.206		1.920	11.764	13.388	0.124	0.549	0.004
				infantil	0.128	<b>0.569</b>	0.085	1.241	4.223	4.806	0.108	0.248	0.010
juvenil	0.026			0.206	<b>0.829</b>	0.056			0.261	0.162	0.031		
adulto1					0.073	<b>0.778</b>	0.078		0.226	0.027	0.160		
adulto2						0.141	<b>0.728</b>	0.027	0.162	0.008	0.367		
adulto3						0.014	0.196	<b>0.972</b>	0.118	0.007	0.428		
qx	0.128			0.029	0.012	0.014	0.000	0.001					
n	39			34	82	71	51	37					

**Tabla 7.** Matrices de proyección poblacional obtenidas para la población de *A. bilimekii* para el periodo 2001 – 2002 categorizadas según diferentes variables de tamaño y bajo distintos escenarios ecológicos. La primera abreviatura se refiere al tipo de categorización: vol = volumen y per = perímetro; la segunda al tipo de zona: zc = zona conservada y Zp = zona perturbada y, la tercera se refiere a las matrices que incorporaron la clonalidad (cl). En cada matriz la diagonal principal se muestra en negritas, la primera columna indica el valor de  $\lambda \pm$  su intervalo de confianza,  $n_i$  se refiere al vector de la estructura poblacional observada,  $w$  indica el vector de la estructura estable de tamaños y  $v$  el vector de los valores reproductivos, qx representa la tasa de mortalidad y  $n$  el número de individuos observados en cada categoría de tamaño. Únicamente se presentan los valores positivos de las entradas de cada matriz para facilitar su lectura.

**Figura 8.** Tasas finitas de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) con sus intervalos de confianza (95%) obtenidas a partir de las matrices construidas de la población de *A. bilimekii*: a) volumen – conservada; b) volumen – perturbada; c) perímetro – conservada; d) perímetro – perturbada; e) volumen – conservada – con clonalidad y f) volumen – perturbada con clonalidad.



Las matrices categorizadas por perímetro presentaron mayores valores de  $\lambda$  que las matrices categorizadas por volumen, aunque no difirieron significativamente (Fig. 8). En ambas categorizaciones los valores de permanencia (S) fueron los más altos, seguidos por los de crecimiento (G) y por último por los de la retrogresión (R) (Tabla 7). En las matrices categorizadas por perímetro, se observó un crecimiento relativamente rápido en las primeras tres categorías del ciclo de vida, que disminuyó hacia las categorías mayores. En las matrices categorizadas por volumen se observó lo contrario. En todos los casos la mortalidad disminuyó conforme el tamaño de los individuos fue mayor (Tabla 7).

Los vectores de los valores reproductivos que se obtuvieron a partir de todas las matrices mostraron una tendencia creciente hacia las categorías más grandes. En las matrices c y d, las últimas dos categorías reproductivas alcanzaron cerca del 90% del total del valor reproductivo, mientras que en las matrices a y b este 90% fue abarcado por las tres categorías reproductivas (Tabla 7). En todas las matrices, el vector de la estructura estable

de tamaños ( $w$ ) difirió significativamente del vector de la estructura poblacional observado ( $n_t$ ) (a:  $\chi^2 = 890.6$ ,  $p < 0.0001$ ; b:  $\chi^2 = 586.1$ ,  $p < 0.0001$ ; c:  $\chi^2 = 1748.2$ ,  $p < 0.0001$ ; d:  $\chi^2 = 1572.5$ ,  $p < 0.0001$ ; e:  $\chi^2 = 1070.9$ ,  $p < 0.0001$ ; f:  $\chi^2 = 665.9$ ,  $p < 0.0001$ ). En las matrices que incorporaron la clonalidad (7e y 7f), el valor de  $\lambda$  fue mayor que en las matrices que no la incorporaron, aunque de acuerdo a los intervalos de confianza de  $\lambda$ , esta diferencia no fue significativa.

### **III.3.5 Matrices de sensibilidad y elasticidad**

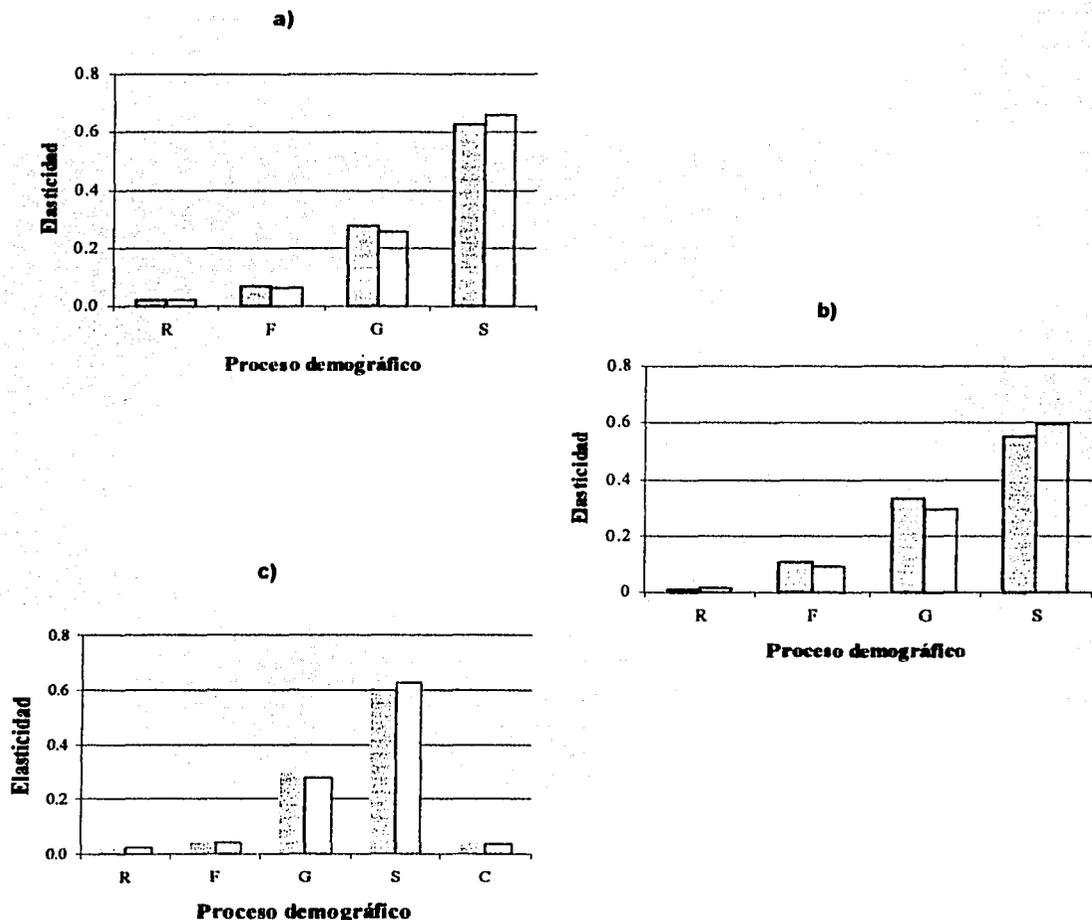
En general, los valores de sensibilidad de las matrices correspondientes a la zona conservada fueron más altos que las de la zona perturbada (Tabla 8). Los valores más altos se concentraron invariablemente en las entradas que representan crecimiento (G), seguidas de las de la permanencia (S). Los valores de sensibilidad más bajos correspondieron a las fecundidades. Al considerar únicamente los valores que representan transiciones reales en las matrices 8a, 8b, 8e y 8f, los valores más altos de sensibilidad correspondieron a las categorías de Plántulas y Juvenil, mientras que en las matrices 8c y 8d a las categorías de Juvenil y Adulto 1. Estos valores fueron más altos en las matrices donde se incorporó la clonalidad que en aquellas donde ésta no se incluyó (Tabla 8).

En todos los casos los valores de elasticidad fueron muy similares entre la zona conservada y la perturbada (Tabla 8 y Fig. 9). El análisis mostró que el proceso demográfico que más afecta a  $\lambda$  fue la permanencia (S), que contribuyó con cerca del 60% de la elasticidad total, seguida del crecimiento (G) con cerca del 30% y la fecundidad con menos del 10%. La retrogresión (R) fue el parámetro

a)	sensibilidad							elasticidad						R=	F=	G=	S=	
	plántula	infantil	juvenil	adulto1	adulto2	adulto3	plántula	infantil	juvenil	adulto1	adulto2	adulto3						
vol/zc	plántula	<b>0.183</b>	0.039	0.032	0.005	0.002	0.001	<b>0.106</b>	0.006		0.015	0.027	0.028					
Λ = 1.235 ± 0.173	infantil	0.465	<b>0.098</b>	0.082	0.014	0.004	0.004	<b>0.048</b>	<b>0.848</b>	0.006								
	juvenil	1.344	0.284	<b>0.238</b>	0.039	0.011	0.011	<b>0.028</b>	0.047	<b>0.158</b>	0.002							
	adulto1	8.908	1.481	1.213	<b>0.203</b>	0.059	0.055			0.072	<b>0.127</b>	0.004						
	adulto2	15.722	3.325	2.781	0.462	<b>0.134</b>	0.125				0.053	<b>0.079</b>	0.003					
	adulto3	18.356	3.882	3.223	0.539	0.157	<b>0.146</b>				0.006	0.025	<b>0.115</b>					
b)	plántula	<b>0.173</b>	0.040	0.037	0.007	0.002	0.002	<b>0.104</b>	0.007		0.011	0.022	0.028				R=	<b>0.023</b>
Λ = 1.188 ± 0.152	infantil	0.413	<b>0.098</b>	0.088	0.017	0.005	0.006	<b>0.045</b>	<b>0.848</b>	0.006							F=	<b>0.061</b>
	juvenil	1.090	0.253	<b>0.231</b>	0.044	0.014	0.018	<b>0.024</b>	0.044	<b>0.161</b>	0.002						G=	<b>0.256</b>
	adulto1	4.883	1.129	1.031	<b>0.194</b>	0.063	0.070			0.063	<b>0.127</b>	0.004					S=	<b>0.66</b>
	adulto2	10.292	2.390	2.181	0.411	<b>0.134</b>	0.148				0.049	<b>0.082</b>	0.003					
	adulto3	11.980	2.782	2.539	0.479	0.158	<b>0.172</b>				0.008	0.026	<b>0.141</b>					
c)	plántula	<b>0.146</b>	0.052	0.075	0.044	0.002	0	<b>0.041</b>		0.062	0.04	0.003					R=	<b>0.012</b>
Λ = 1.338 ± 0.179	infantil	0.282	<b>0.1</b>	0.145	0.084	0.005	0	<b>0.082</b>	<b>0.03</b>	0.008							F=	<b>0.105</b>
	juvenil	0.467	0.165	<b>0.24</b>	0.139	0.008	0.001	<b>0.044</b>	0.07	<b>0.125</b>	0.002						G=	<b>0.331</b>
	adulto1	1.205	0.426	0.62	<b>0.38</b>	0.019	0.002			<b>0.108</b>	<b>0.250</b>	0.001					S=	<b>0.553</b>
	adulto2	8.864	3.138	4.562	2.638	<b>0.143</b>	0.012				0.043	<b>0.099</b>	0.001					
	adulto3	8.402	2.972	4.324	2.499	0.138	<b>0.012</b>					0.004	<b>0.088</b>					
d)	plántula	<b>0.13</b>	0.05	0.082	0.058	0.004	0	<b>0.039</b>		0.049	0.039	0.003					R=	<b>0.014</b>
Λ = 1.262 ± 0.181	infantil	0.239	<b>0.09</b>	0.15	0.107	0.007	0.001	0.055	<b>0.03</b>	0.009							F=	<b>0.091</b>
	juvenil	0.364	0.144	<b>0.23</b>	0.163	0.011	0.001	<b>0.038</b>	0.064	<b>0.128</b>	0.003						G=	<b>0.297</b>
	adulto1	0.815	0.322	0.513	<b>0.37</b>	0.025	0.003			0.094	<b>0.270</b>	0.001					S=	<b>0.598</b>
	adulto2	5.5	2.17	3.48	2.483	<b>0.168</b>	0.017				0.043	<b>0.127</b>	0.001					
	adulto3	5.312	2.098	3.341	2.378	0.16	<b>0.018</b>					0.005	<b>0.012</b>					
e)	plántula	<b>0.114</b>	0.050	0.029	0.004	0.001	0.001	<b>0.063</b>	0.008		0.011	0.017	0.015				R=	<b>0.020</b>
Λ = 1.301 ± 0.160	infantil	0.314	<b>0.138</b>	0.079	0.011	0.003	0.002	0.031	<b>0.059</b>	0.005	0.011	0.017	0.015				F=	<b>0.043</b>
	juvenil	1.015	0.446	<b>0.285</b>	0.037	0.009	0.007	<b>0.020</b>	0.071	<b>0.163</b>	0.002						G=	<b>0.301</b>
	adulto1	6.171	2.713	1.553	<b>0.228</b>	0.057	0.044			0.087	<b>0.134</b>	0.003					S=	<b>0.592</b>
	adulto2	15.286	6.722	3.847	0.556	<b>0.141</b>	0.108				0.060	<b>0.079</b>	0.002				C=	<b>0.043</b>
	adulto3	17.882	7.863	4.500	0.851	0.185	<b>0.127</b>				0.007	0.025	<b>0.085</b>					
f)	plántula	<b>0.113</b>	0.051	0.033	0.008	0.002	0.001	<b>0.065</b>	0.008		0.009	0.015	0.018				R=	<b>0.023</b>
Λ = 1.241 ± 0.139	infantil	0.289	<b>0.130</b>	0.085	0.014	0.004	0.004	0.030	<b>0.059</b>	0.006	0.008	0.014	0.014				F=	<b>0.039</b>
	juvenil	0.843	0.381	<b>0.249</b>	0.041	0.012	0.011	<b>0.018</b>	0.063	<b>0.167</b>	0.002						G=	<b>0.276</b>
	adulto1	4.404	1.987	1.303	<b>0.215</b>	0.062	0.056			0.077	<b>0.134</b>	0.004					S=	<b>0.626</b>
	adulto2	10.104	4.558	2.989	0.493	<b>0.142</b>	0.129				0.058	<b>0.083</b>	0.003				C=	<b>0.036</b>
	adulto3	11.800	5.323	3.490	0.576	0.185	<b>0.181</b>				0.007	0.026	<b>0.118</b>					

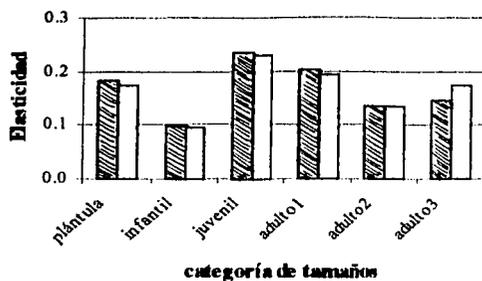
**Tabla 8.** Matrices de sensibilidad y elasticidad obtenidas para la población de *A. bilimekii* para el periodo 2001– 2002 categorizadas según diferentes variables de tamaño y bajo distintos escenarios ecológicos. La primera abreviatura se refiere al tipo de categorización: vol = volumen y per = perímetro; la segunda al tipo de zona: zc = zona conservada y zp = zona perturbada y, la tercera se refiere a las matrices que incorporaron la clonalidad (cl). En cada matriz la diagonal principal se muestra en negritas y los tres valores más altos de elasticidad se muestran en cursivas. La última columna representa la proporción total de los valores de elasticidad con la que cada proceso demográfico contribuye a cada matriz. R = retrogresión, F = fecundidad, G = crecimiento, S = estasis y C = clonalidad.

demográfico con menos influencia sobre  $\lambda$  (Fig. 9). A su vez, las categorías de tamaño que concentraron los valores más altos de elasticidad fueron los Juvenil y los Adulto 1 con valores de entre 20 y 30% cada uno con respecto a la elasticidad total (Fig. 10).

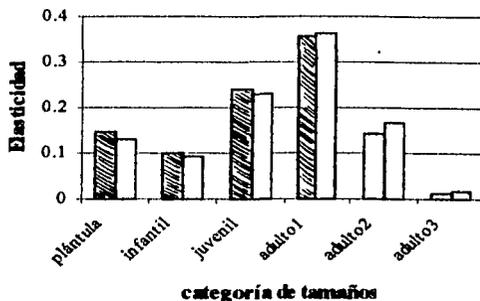


**Figura 9.** Importancia relativa de los diferentes procesos demográficos para la población de *A. bilimekii*: a) matrices categorizadas por volumen; b) matrices categorizadas por perímetro y c) matrices categorizadas por volumen que incorporan la propagación clonal. Las barras grises representan la zona conservada y las blancas la zona perturbada. R = retrogresión, F = fecundidad, G = crecimiento, S = estasis y C = clonalidad.

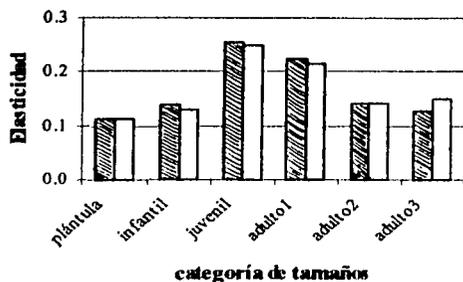
a)



b)



c)



**Figura 10.** Contribución relativa de las diferentes categorías de tamaño al valor de  $\lambda$  para la población de *A. bilimekii*: a) matrices categorizadas por volumen; b) matrices categorizadas por perímetro y c) matrices categorizadas por volumen que incorporan la propagación clonal. Las barras grises representan la zona conservada y las blancas la zona perturbada.

### III.4 Análisis de las variables de tamaño utilizadas para categorizar a la población

Al correlacionar las dos variables que se utilizaron para categorizar a la población (i.e. volumen y perímetro), se encontró que el perímetro inicial del tronco de los individuos muestreados presentó una correlación significativa con su volumen ( $R = 0.723$ ,  $R^2 = 0.521$ ,  $F_{(1,302)} = 328.47$ ,  $p < 0.0001$ ). Por el contrario, no hubo una correlación significativa entre los cambios en el volumen que experimentaron los individuos estudiados a lo largo de un año

con los cambios en el perímetro del tronco de los mismos ( $R = 0.009$ ,  $R^2 = 0.0001$ ,  $F_{(1,303)} = 0.02337$ ,  $p < .87860$ ).

Se calcularon las tasas relativas (TRC) y absolutas (TAC) de crecimiento (con respecto al perímetro de los troncos) para cada uno de los individuos muestreados, según su tamaño inicial (en agosto de 2001) y su tamaño final (en agosto de 2002). Estas tasas de crecimiento resultaron ser significativamente diferentes según la categoría de tamaño (Kruskal-Wallis: TRC:  $\chi^2 = 97.1136$ ,  $df = 5$ ,  $p = 0.0000$ ; TAC:  $\chi^2 = 17.201$ ,  $df = 5$ ,  $p = 0.0041$ ). Posteriormente se realizaron pruebas pareadas (U de Mann-Whitney) para conocer cuáles eran las categorías que diferían entre sí. Cuando se evaluó el crecimiento por perímetro, las tasas relativas de crecimiento fueron significativamente diferentes entre todas las categorías, con excepción de las categorías Infantil y Juvenil, que no difirieron entre sí; la tasas relativas de crecimiento fueron menores conforme aumentó el tamaño de los individuos (Tabla 9). Por otro lado, el crecimiento medido en términos absolutos (con respecto al perímetro de los troncos) fue menor para los individuos más pequeños (i.e. Plántulas e Infantiles) que para los de mayor tamaño (Tabla 9), aunque este crecimiento se vio disminuido en los individuos de la última categoría (Tabla 9).

Tabla 9. Promedio de las tasas relativas de crecimiento (TRC) y del crecimiento medido en términos absolutos (TAC) para los individuos de las diferentes categorías de tamaño (por perímetro de los troncos). Las diferentes letras junto a los promedios representan la existencia de diferencias significativas entre las categorías ( $p < 0.05$ ) según las pruebas pareadas de U de Mann-Whitney.

<b>categoría</b>	<b>TRC (cm)</b>		<b>TAC (cm)</b>		<b>n</b>
Plántulas	2.245	a	0.427	a	24
Infantil	0.765	b	0.550	a	32
Juvenil	0.469	b	1.144	b	82
Adultos1	0.164	c	1.400	b	90
Adultos2	0.073	d	2.006	b	52
Adultos3	0.015	e	0.955	b	37

Cuando se utilizó el volumen como criterio para evaluar el crecimiento de los individuos, las diferentes categorías de tamaño resultaron ser significativamente diferentes entre sí (Kruskal-Wallis: TRC:  $\chi^2 = 16.6205$ ,  $df = 5$ ,  $p = 0.0053$ ; TAC:  $\chi^2 = 153.8022$ ,  $df = 5$ ,  $p = 0.005$ ). Las tasas absolutas y relativas de crecimiento mostraron un comportamiento similar al observado al utilizar el perímetro del tronco como variable para evaluar el crecimiento: las tasas absolutas de crecimiento aumentaron conforme los individuos eran de mayor tamaño (Tabla 10). Cuando el crecimiento se midió en términos relativos, el crecimiento de los individuos de las primeras cuatro categorías difirió del crecimiento de los individuos más grandes; el crecimiento relativo de los individuos disminuyó conforme su tamaño aumentó (Tabla 10).

Tabla 10. Promedio de las tasas relativas de crecimiento (TRC) y del crecimiento medido en términos absolutos (TAC) para los individuos de las diferentes categorías de tamaño (por volumen). Las diferentes letras junto a los promedios representan la existencia de diferencias significativas entre las categorías ( $p < 0.05$ ) según las pruebas pareadas de U de Mann-Whitney.

<b>categoria</b>	<b>TRC (dm<sup>3</sup>)</b>		<b>TAC (dm<sup>3</sup>)</b>		<b>n</b>
Plántulas	1.431	a	0.024	a	39
Infantil	1.539	a	0.153	b	34
Juvenil	1.245	a	4.781	c	82
Adultos1	2.005	a	875.868	d	71
Adultos2	0.814	c	2616.663	e	51
Adultos3	0.352	c	5155.255	f	37

## **Capítulo IV. Discusión**

### **IV.1 Germinación y sobrevivencia**

Los periodos reproductivos de las plantas generalmente están asociados a los ciclos de disponibilidad de agua y nutrientes particulares de cada sitio, así como a otros factores climáticos, edáficos y bióticos. En los desiertos es común observar que la disponibilidad de recursos, así como el efecto de otros factores bióticos y abióticos, se presenta de manera discontinua en el espacio, provocando la formación de las llamadas "islas de fertilidad" o microambientes que funcionan como sitios seguros para la germinación y establecimiento de los individuos de muchas especies (García-Moya y Mckell 1970).

Las probabilidades de germinación de las semillas, así como su destino dependen, en gran parte, de las condiciones en las que éstas se desarrollen. Los resultados obtenidos de los experimentos de germinación de las semillas de *A. bilimekii* en condiciones naturales mostraron una tendencia hacia a una mayor germinación en la zona perturbada que en la conservada, aunque las diferencias entre ambas no fueron significativa. Esto refleja que las diferencias entre las dos zonas quizá no eran tan relevantes con respecto a sus efectos sobre la germinación. Por otro lado, es posible que la variación en la respuesta germinativa, aunada a un tamaño de muestra limitado, no haya permitido observar diferencias más claras en el éxito de la germinación entre las dos zonas. Otros autores que han llevado a cabo experimentos de germinación con especies de este mismo género, las han clasificado como especies tolerantes a las condiciones que imperan en zonas perturbadas (Vargas 1991), pues presentan una alta velocidad en la respuesta germinativa, lo cual les confiere una ventaja en la competencia por los recursos y el espacio; además, muestran una correlación positiva entre la tasa de crecimiento y la intensidad lumínica, y cierta tolerancia para germinar en

amplios rangos de temperatura (Smith y Goodman 1986; Bush y Auken 1990; Teketay 1998; Flores 2001).

La probabilidad de germinación de las semillas de *A. bilimekii* fue ligeramente (aunque no significativamente) más alta bajo nodrizas que en espacios abiertos. Estas tendencias concuerdan con las reportadas para algunas Acacia africanas (e.g. *A. nilotica*, *A. tortilis*) en las cuales las tasas de germinación bajo el follaje de otras plantas fueron mayores que en los sitios expuestos (Smith y Goodman 1986; Kenneni et al. 1990). Esto se puede explicar por la mayor humedad y la menor insolación que generalmente se concentra bajo el follaje de los árboles y arbustos que fungen como nodrizas (García-Moya y Mckell 1970; Valiente-Banuet et al. 1991), así como por la acumulación de nutrientes bajo sus copas, lo cual debe favorecer el posterior establecimiento de las plántulas (Munzbergova y Ward 2002). Sin embargo, es claro que *A. bilimekii* es una especie altamente resistente a las condiciones de los espacios abiertos, pues aún en éstos se observó germinación de semillas, cosa que no ocurre en otras especies de zonas semidesérticas, como las cactáceas columnares (Valiente-Banuet et al. 1991; Esparza-Olguín et al. 2002).

Dado que la germinación de semillas de *A. bilimekii* bajo condiciones controladas fue tan alta (98%), se puede suponer que la viabilidad de las semillas no es un aspecto que limite la entrada de nuevos individuos a la población. En otras Acacias, se reportan también viabilidades altas: 100% de germinación en *A. origena* y *A. pilispina* después de un tratamiento de escarificación (Teketay 1998), entre 88 y 99% para *A. bilimekii* (Martínez y García 2001); hasta el 90% para *A. karroo*, 50% para *A. nilotica* y 75% para *A. tortilis* (Wilson y Witkowski 1998); 97% para *Acacia farnesiana* (huizache) y 91% para *Acacia schaffnerii* (huizache chino) (Flores y Jurado 1998); y para otras leguminosas de zonas áridas de México, se han reportado viabilidades del 99% para *Prosopis laevigata*

(mezquite), 85% para *Cercidium macrum* (palo verde) y 99% para *Ebenopsis ebano* (ébano) (Flores y Jurado 1998). Por otra parte, la germinación de las semillas de *A. bilimekii* en el campo fue más restringida (11–21%), lo cual también ocurre en otras especies de esta familia (Ward y Rohner 1997), pues en este caso se pueden presentar eventos como la depredación, o condiciones cambiantes de humedad y temperatura que limitan la germinación de las semillas (Wiegand et al. 1999). Sin embargo, esto no se ha considerado como un factor limitante en el reclutamiento de plántulas de estas especies (Kenneni et al. 1990; Midgley y Bond 2001; Radford et al. 2002), por lo que tal vez no sea la germinación, sino el establecimiento de las nuevas plántulas, lo que determine en mayor medida el ingreso de nuevos individuos a la población.

Radford et al. (2002) mostraron que la disponibilidad del agua es el factor más importante para la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas de especies de Acacia. Así, la germinación y sobrevivencia de las plántulas dependerá de que la disponibilidad del agua durante la temporada de lluvias, así como la temperatura, alcancen niveles óptimos. Como resultado, es posible que el reclutamiento de gran cantidad de plántulas sea un evento más bien raro, asociado a temporadas particularmente favorables (Wiegand et al. 2000). La probabilidad de sobrevivencia al cabo de siete meses de las plántulas emergidas a partir de las semillas sembradas, fue de 0.018 para la zona conservada y de 0.010 para la perturbada (con respecto al número inicial de semillas introducidas en cada zona). Estos valores, de acuerdo a los reportados en otros estudios, corresponden a los que se alcanzarían con una precipitación media (Kenneni et al. 1990; Wiegand et al. 2000; Radford et al. 2002), ya que en años muy secos la mortalidad de las plántulas puede alcanzar hasta el 100%, mientras que en años favorables podría alcanzar valores hasta del 40% (Wiegand et al. 2000).

Los resultados de la sobrevivencia de plántulas de *A. bilimekii* mostraron que a corto plazo (dos meses) el grado de conservación del sitio tuvo un efecto significativo, presentándose una mayor sobrevivencia en la zona perturbada que en la conservada; sin embargo, a mediano plazo (siete meses) el efecto de la nodriza fue el que resultó determinante, siendo las plántulas bajo nodriza las que resultaron más favorecidas. Lo anterior podría deberse a que el efecto de la sombra influencia negativamente a las plántulas durante sus primeros meses de vida, que corresponden a la temporada de lluvias (Bush y Auken 1990), cuando el agua no resulta tan limitante; posteriormente, cuando inicia la temporada de secas, la sombra de la nodriza es un microambiente claramente más favorable para la sobrevivencia de las plántulas en comparación con los espacios abiertos. Flores y Jurado (1998) encontraron que la mayoría de las especies vegetales de zonas áridas con las que trabajaron, entre ellas leguminosas, mostraron una tendencia hacia un mayor establecimiento de plántulas en condiciones de sombra. Estos resultados contrastan con las observaciones sobre otras especies de Acacia africanas y australianas, en las cuales no se observa regeneración y establecimiento de plántulas bajo la copa de los árboles, aunque en estos microsítios sí se observa una mayor germinación (Smith y Goodman 1986, 1987; Kenneni et al. 1990). Los dispersores y los depredadores podrían estar determinando este comportamiento. En este sentido, se ha observado que las condiciones ambientales que resultan propicias para la germinación de las semillas de una especie, no necesariamente son las mismas que se requieren para que se dé el establecimiento exitoso de sus plántulas (Schupp 1995). Este conflicto semilla – plántula se ha reconocido en diferentes especies y puede tener diversas causas. Por ejemplo, en los microsítios donde la germinación es favorecida se puede dar una alta depredación de semillas o herbivoría de las plántulas; además, la competencia intra e interespecífica puede ser determinante (Bush y Auken

1990), limitando el establecimiento de las plántulas en ciertos microambientes (Schupp 1995). En el caso de especies de zonas semiáridas, se ha encontrado que las altas concentraciones de nitrógeno y la elevada salinidad que se presenta bajo la copa de muchas leguminosas, en particular de las Acacias, puede tener efectos negativos sobre el establecimiento de plántulas bajo su sombra, disminuyendo los efectos positivos que estos microambientes podrían tener sobre el reclutamiento de nuevos individuos (Munzbergova y Ward 2002). De aquí que los patrones espaciales encontrados en la germinación, establecimiento y crecimiento temprano de las plántulas sean frecuentemente diferentes entre sí y distintos a los observados en individuos ya establecidos (Schupp 1995; Barnes y Archer 1996; Mendoza 2002). Por otro lado, es posible que las probabilidades de sobrevivencia en los micrositios evaluados cambien en el tiempo, pues la escala de tiempo en la cual estamos registrando este proceso no nos permite confirmar que los individuos se hayan establecido completamente.

#### **IV.2 Fenología reproductiva**

Las especies de plantas de zonas áridas y semiáridas han desarrollado diferentes estrategias de reproducción, que dan lugar a un aprovechamiento diferencial de los pulsos de humedad que se presentan en estos ambientes. La floración y fructificación de estas especies puede llevarse a cabo antes, durante o después del periodo de lluvias (Noy-Meir 1973). Solbrig et al. (1977) han identificado dos patrones de floración y fructificación que se aplican a las formas de vida de zonas semiáridas: 1) la floración y fructificación se dan en la temporada de lluvias, lo que implica que las semillas maduren en la temporada de secas y puedan germinar posiblemente hasta el próximo periodo lluvioso, lo cual involucra un alto riesgo de depredación; 2) la floración y la fructificación se llevan a cabo antes de la

época de lluvias, originando que las semillas estén maduras inmediatamente antes de la llegada de las lluvias. La fenología reproductiva de *A. bilimekii* claramente pertenece a esta última estrategia. Las primeras yemas florales se observaron en el mes de enero, cinco meses antes de la llegada de las lluvias. Los frutos maduros se empezaron a registrar en abril y alcanzaron su producción máxima en mayo, al inicio de las primeras lluvias del año. Las semillas germinan al inicio de la temporada de lluvias y el establecimiento de las plántulas dependerá de la cantidad de agua disponible durante dicha temporada (Wilson y Witkowski 1998; Kenneni et al. 1990). Este patrón fenológico es bastante común en especies arbustivas de zonas desérticas y semidesérticas como *A. constricta*, *Caesalpinia melanadenia*, *Prosopis laevigata*, *Cercidium praecox* y *Mimosa luisana* en la región estudiada (Guevara 1991).

La floración de *A. bilimekii* fue relativamente sincrónica, lo que puede aumentar la probabilidad y éxito de la polinización, dando como resultado, además, que las semillas germinen más o menos sincrónicamente, al inicio de las lluvias. Sin embargo, la baja producción de frutos maduros, comparada con el alto número inicial de inflorescencias producidas por los individuos reproductivos podría sugerir una polinización ineficiente (Bierzychudek 1982a), o la existencia de algún tipo de competencia entre los polinizadores (Wiegand et al. 2000); también es común que se pierdan frutos por depredación, o por una cuestión simplemente mecánica, relacionada con una capacidad limitada de la infrutescencia para contener físicamente un número alto de frutos, o que se produzcan semillas vanas por causas intrínsecas a los individuos (Armella 1990). Este pequeño porcentaje de producción de frutos es común en especies del género *Acacia* y *Prosopis* (Fagg y Stewart 1994).

Los resultados obtenidos en este estudio en lo referente a la reproducción de *A. bilimekii* corresponden al periodo de 2002, y no deben generalizarse, pues es común que las variaciones climáticas que se presentan entre años den lugar a un mayor o menor éxito en la reproducción. Parece ser que el año en el que se realizó este muestreo (2002) fue particularmente favorable, ya que se observó una alta producción de flores y frutos, mientras que el año siguiente (2003), la producción de estructuras reproductivas en ésta y otras especies de leguminosas fue muy escasa (obs. pers.).

#### **IV.3 Análisis de la estructura poblacional observada**

El análisis de la estructura de una población nos ayuda a comprender los procesos históricos y posiblemente actuales que determinan la dinámica poblacional de las especies.

La estructura de la población de *A. bilimekii*, según los datos de verano de 2001, presenta dominancia de los individuos de las categorías intermedias (i.e. Juvenil y Adulto 1), siendo las categorías de Plántulas e Infantiles las menos representadas. Esto podría sugerir que en años anteriores se presentaron eventos de establecimiento muy numerosos y que en los años subsecuentes ya no se han dado, lo cual se ve reflejado en la estructura poblacional actual. Wiegand et al. (2000) sugieren que bajo un escenario de establecimiento poco frecuente, como es común en las Acacia, algunos años puede haber un aumento explosivo de las categorías pequeñas; con el paso del tiempo, las plántulas que logran sobrevivir, crecen y provocan una disminución en el número de individuos que se encuentran en esta categoría a la vez que incrementa la frecuencia de los individuos de clases de tamaño posteriores. Es posible también que, el reclutamiento sea esporádico pero continuo, lo que sugeriría que los individuos de las categorías intermedias se mantienen por

más tiempo en el mismo tamaño antes de pasar a categorías de tamaño superior, además de que los individuos no necesariamente corresponderían a la misma cohorte.

En otras Acacia se han encontrado estructuras poblacionales muy irregulares (Wiegand et al 2000), ante lo cual se han formulado diferentes hipótesis. Flores (2001) sugiere que las plántulas de los arbustos que viven en ambientes caracterizados por periodos cortos de lluvia presentan un crecimiento relativamente rápido, lo que provoca que las primeras categorías se encuentren escasamente representadas en la población. Este crecimiento rápido representa, además una ventaja para su sobrevivencia, pues acelera el proceso de establecimiento. Flores (2001) observa que dicha tasa de crecimiento disminuye conforme los individuos alcanzan un mayor tamaño. Este comportamiento también se encontró en *A. bilimekii*, pues las tasas relativas de crecimiento (respecto a los individuos de ambas categorizaciones: volumen y perímetro) variaron significativamente según la categoría de tamaño: los individuos de mayor tamaño mostraron tasas relativas de crecimiento menores. Sin embargo, la transición hacia categorías de mayor tamaño tiene que ver más con el crecimiento absoluto de los individuos (y no con la tasa relativa de crecimiento), que en nuestro caso fue menor en las categorías más pequeñas en comparación con las grandes. Por lo tanto, el efecto de la velocidad de crecimiento sobre la estructura poblacional no es claro en este caso, pues además, las probabilidades de transitar a categorías superiores también se ven afectadas por el intervalo de categoría elegido en cada caso particular.

Por otro lado, los individuos de tamaño intermedio frecuentemente están sujetos a perturbaciones (como ramoneo, fuego o corta) que limitan su crecimiento y su transición hacia categorías mayores (Ward y Rohner 1997; Wiegand et al. 2000), provocando que las

categorías intermedias en la estructura de tamaños de la población estén mejor representadas.

Por último, la capacidad de formación de ramets por parte de los individuos de *A. bilimekii* debe estar afectando de alguna manera la estructura poblacional; sin embargo, actualmente no tenemos los elementos para comprender el efecto de este fenómeno sobre la estructura y dinámica de la población.

#### **IV.4 Análisis matricial**

El análisis demográfico de *A. bilimekii* mostró que la mortalidad de los individuos disminuyó hacia las categorías de mayor tamaño. Fue notable la alta mortalidad de las plántulas provenientes de los experimentos de germinación (98.2% para la zona conservada y 99% para la perturbada); en las plántulas ya establecidas esta mortalidad disminuyó hasta el 12.8%, mientras que en los adultos no se observó mortalidad (0%). Esta misma tendencia se ha reportado para otras especies arbustivas (*A. tortilis*, *A. farnesiana*, *A. nilotica*) así como para otras plantas perennes (Enright y Orden 1979; Piñero et al. 1984; Alvarez-Buylla y Olmsted 1995; Horvitz y Schemske 1995; Mendoza 2002). Algunos autores sugieren que los factores más comunes de mortalidad pueden ser la competencia inter e intraespecífica, las condiciones ambientales (Vargas 1991) y la depredación (Wiegand et al. 1999). En *A. bilimekii*, la muerte de los individuos fue causada por ramoneo y desecación, y la probabilidad de morir estuvo relacionada con el tamaño. La mortalidad de los individuos en ambientes áridos depende de su capacidad de respuesta frente a los cambios ambientales, específicamente a las condiciones de sequía; las plántulas, al no tener un sistema radicular lo suficientemente desarrollado, así como tampoco estructuras de reserva como las que presentan los adultos, se vuelven más vulnerables ante los factores de mortalidad.

Los valores de fecundidad de los individuos de *A. bilimekii*, así como su probabilidad de reproducirse, se incrementaron hacia las categorías de mayor tamaño. Algunos reportes sobre especies leñosas de zonas semiáridas sugieren que la cantidad de flores y frutos que se producen cada año depende de las condiciones de humedad disponibles: un año con extrema sequía, se refleja en una escasa reproducción sexual (Cervantes et al. 2001; Radford et al. 2002). Sin embargo, este efecto puede llegar a ser mayor en individuos pequeños y con un sistema radicular menos desarrollado que, al tener menos acceso a otras fuentes de agua además de la de lluvia, ven reducida su capacidad reproductiva. En *A. bilimekii*, el hecho de que la floración y la fructificación se den antes de las lluvias, sugiere que estos procesos pueden estar relacionados con los niveles de precipitación del año anterior más que del actual. Los individuos más grandes a su vez, tienen una mayor capacidad para almacenar sustancias de reserva a largo plazo a través de órganos especializados, como bulbos y rizomas (Noy-Meir 1973), lo cual podría reflejarse en un aumento de su vigor reproductivo.

La estructura estable de tamaños ( $w$ ) obtenida a partir de las diversas matrices fue significativamente diferente de la estructura poblacional observada. La proporción observada de individuos adultos fue mayor y la de plántulas fue menor con respecto a la esperada al equilibrio. Esta diferencia es predecible en el sentido de que en ambientes con una elevada variación ambiental espacio-temporal como son las zonas semiáridas, no es factible pensar que los parámetros poblacionales evaluados en un año permanezcan constantes en el tiempo (Caswell 1989).

Con respecto a las diferentes formas de categorizar a los individuos, se observó que cuando se utilizó el perímetro las transiciones de las Plántulas, Infantiles y Juveniles a categorías mayores fueron más rápidas que cuando se utilizó el volumen; además, el valor

de  $\lambda$  fue más alto cuando se categorizó por perímetro. Esto en un principio sugiere que el crecimiento rápido de los individuos jóvenes y su transición hacia categorías superiores es un parámetro que influye positivamente en  $\lambda$ . Sin embargo, las tasas absolutas de crecimiento por perímetro, a diferencia de las relativas, fueron mayores para las últimas cuatro categorías, en comparación con las de las Plántulas e Infantiles. A pesar de esto, las matrices de transición muestran que las probabilidades de permanencia (stasis) fueron mayores que las de crecimiento en las cuatro categorías de mayor tamaño. Esto se puede explicar si tomamos en cuenta que los intervalos de categorización que se utilizaron fueron más amplios conforme aumentó el tamaño de los individuos, por lo que las mayores probabilidades de transición de los individuos de las primeras categorías pueden estar relacionadas con la forma en la que se definieron dichos intervalos.

Por otro lado, el hecho de que las transiciones de las categorías de Plántulas, Infantil y Juvenil sean mayores en las matrices categorizadas por perímetro que en las categorizadas por volumen muestra que en los primeros estadios de vida, *A. bilimekii* destina mayor cantidad de recursos al crecimiento del tronco, y que una vez asegurado el establecimiento de los individuos, distribuye los recursos a la producción de ramas y follaje.

Los valores reproductivos para cada categoría de tamaño ( $v$ ) aumentaron con el tamaño de los individuos. Esto es comprensible si consideramos que los individuos más pequeños tienen una mayor probabilidad de morir antes de alcanzar un tamaño reproductivo, mientras que los más grandes, además de tener fecundidades más altas, tienen menos probabilidad de morir (Horvitz y Schemske 1995). En general, la mayor parte de las especies de plantas se comportan de esta manera.

Los valores obtenidos para las tasas finitas de crecimiento poblacional en todas las matrices fueron significativamente mayores a la unidad, lo que indica que, de mantenerse constantes las condiciones representadas por las matrices, la población de *A. bilimekii* en ambas zonas estaría aumentando. Este mismo tipo de comportamiento poblacional se ha reportado para otros árboles y arbustos y, es característico de especies pioneras (Bierzychudek 1982b; Piñero et al. 1984; Silvertown et al. 1993; Horvitz y Schemske 1995; Pascarella y Horvitz 1998; Golubov et al. 1999). Dadas las tasas de crecimiento poblacional tan elevadas encontradas en la población estudiada de *A. bilimekii*, es paradójico que la distribución de esta especie en la zona de estudio sea tan limitada, pues no se presenta en las zonas aledañas, lo que hace pensar que probablemente existen otros factores externos que están regulando su distribución actual y quizás su crecimiento poblacional. Por otro lado, las altas tasas de crecimiento poblacional obtenidas pudieron haber estado relacionadas con una elevada fecundidad o con un crecimiento relativamente rápido de los individuos durante el año de estudio.

De acuerdo a la estimación de la contribución a la propagación clonal por parte de los individuos reproductivos, se asumió que este proceso contribuye con el 36% de los individuos nuevos que ingresan a la población, de acuerdo a nuestras observaciones de campo. En los años de bajo establecimiento de plántulas a partir de semillas, esta especie podría mantener a sus poblaciones gracias a la propagación clonal. En *Alnus incana* y *Betula nana*, especies de árboles clonales, el crecimiento clonal se observó aún cuando no hubo reclutamiento de plántulas, aunque no fue muy relevante para el crecimiento poblacional (Silvertown et al. 1993).

El hecho de que los valores de  $\lambda$  de la zona conservada no fueron significativamente distintos de los de la zona perturbada, podría sugerir que esta especie presenta el mismo comportamiento demográfico independientemente del grado de conservación del sitio. Aunque hay que recordar que en este caso no se realizó una evaluación cuantitativa y cuidadosa del estado de conservación de los sitios de trabajo, sino que se utilizó un criterio un tanto apreciativo. Además, no se tuvieron réplicas (i.e varios sitios conservados y varios perturbados) y sólo se variaron los elementos de la matriz correspondientes a la fecundidad para simular los diferentes escenarios de conservación, lo cual no quiere decir que otros parámetros como el crecimiento o la mortalidad, por ejemplo, no sean susceptibles de variación de acuerdo al estado de conservación. Por otro lado, existe evidencia en especies del género *Acacia*, que sugieren que tiene una alta capacidad regenerativa después de una perturbación, por lo que se describen como especies que se desarrollan mejor en sitios perturbados que en sitios conservados (Smith y Goodman 1987; Smith y Shakleton 1988; Radford et al. 2002). Esta capacidad regenerativa de las Acacias, probablemente se deba entre otras cosas a que, gran parte de los eventos de perturbación se relacionan con la erosión del suelo, que deja al descubierto las raíces de las plantas. Es posible que las altas intensidades lumínicas sobre las raíces estimulen su desarrollo, lo que favorecería a su vez la producción de ramets además de incrementar la sobrevivencia de los individuos en las zonas perturbadas (Radford et al. 2002). El análisis de las elasticidades mostró que la tasa de crecimiento poblacional fue más sensible al destino de los individuos de la categoría Juvenil y Adulto 1 que a cualquier otra fase del ciclo de vida. En otros estudios demográficos de árboles y arbustos, también se ha encontrado una mayor sensibilidad de  $\lambda$

a cambios en las transiciones de estas categorías y se han identificado como vulnerables frente a los cambios ambientales que se dan anualmente (Horvitz y Schemske 1995).

En todos los casos el proceso demográfico que más influyó sobre  $\lambda$  fue la permanencia de los individuos en su misma categoría, seguida del crecimiento, la fecundidad y la retrogresión. Este patrón es consistente con otros resultados reportados para árboles y arbustos que habitan sitios perturbados, o para especies tolerantes al estrés (Silvertown et al. 1993, 1996; Golubov et al. 1999). Puede notarse que en las matrices categorizadas por perímetro, que presentan valores de  $\lambda$  mayores comparados con los de las matrices categorizadas por volumen, la importancia del crecimiento aumentó a expensas de la permanencia, así como también aumentó el valor de elasticidad de la fecundidad. Lo mismo sucede al comparar las matrices de la zona conservada y la perturbada. De acuerdo a las características demográficas de diferentes especies arbóreas y arbustivas, Silvertown et al. (1993) observaron que la tasa de crecimiento poblacional se relaciona positivamente con los valores de elasticidad de la fecundidad y el crecimiento, mientras que con la permanencia, la correlación fue negativa. Esto sugiere entonces, que en años poco favorables para el establecimiento y crecimiento de los individuos de *A. bilimekii*, cuando los valores de  $\lambda$  son más bajos, la sobrevivencia de los individuos más grandes es el proceso de mayor importancia para la población, mientras que en años más favorables, son el crecimiento y la fecundidad los procesos que permiten que la población crezca. Esto concuerda con lo que se planteó anteriormente en relación a que la tasa de crecimiento poblacional fue más alta cuando las transiciones de los individuos jóvenes a las categorías superiores fueron más rápidas. En general, cuando el crecimiento se relaciona positivamente con la fecundidad, es porque ésta última depende del tamaño de los

organismos (Horvitz y Schemske 1995) como es el caso de *A. bilimekii*. Además, estos autores también muestran una correlación positiva entre el valor de  $\lambda$  y el valor de elasticidad de la fecundidad, lo cual se observó en los resultados de esta tesis al comparar las matrices obtenidas en la zona conservada y en la perturbada.

La retrogresión de los individuos a categorías menores, en el caso de la categorización por perímetro, se debió a la caída de la corteza o a la pérdida de algún tronco por causas naturales o antropogénicas.

En las matrices que incorporaron la clonalidad se observó una correlación negativa entre la elasticidad de este proceso con la elasticidad de la fecundidad, lo cual también se ha reportado para otras especies clonales (Silvetrown et al.1993). Estos autores sugieren que existe una disyuntiva entre los dos modos de reproducción en cuanto a su contribución a la adecuación, pero tampoco encuentran evidencia demográfica de que la propagación clonal confiera algún tipo de ventaja. En nuestro caso, la diferenciación entre los individuos clonales y los de origen sexual fue posible únicamente para la categoría de Plántulas, y aún este dato se debe tomar con cautela. El hecho de que no se tengan los datos sobre la proporción de individuos clonales de las categorías más grandes nos impide interpretar las tendencias de las matrices obtenidas. Smith y Goodman (1987) sugieren que la propagación clonal puede estar relacionada positivamente con la longevidad de los individuos. Esto podría influir en la probabilidad de permanencia de los individuos en su misma categoría y, por lo tanto, en el valor de su contribución a  $\lambda$  (Horvitz y Shemske 1995). Schmid y Bazzaz (1987) sugieren que la propagación clonal también puede tener efectos sobre la distribución y forma de crecimiento de la especie, refiriéndose a los conceptos de crecimiento en forma

de “falange” o “guerrilla” usados por Schmid y Harper (1985) lo cual, a su vez, se relaciona con la capacidad competitiva de los organismos y la manera en la que explotan los recursos.

#### **IV.5 Implicaciones demográficas en la conservación**

En el contexto de la biología de la conservación, las especies han sido clasificadas de acuerdo a sus características ecológicas. Aquellas consideradas como “claves” para la conservación de la diversidad biológica, son las que tienen efectos determinantes sobre la estructura y composición de las comunidades (Rozzi et al. en Primack et al. 2001). Estas especies pueden actuar a diferentes niveles y tener diversos efectos, desde el ingreso de nutrientes al sistema, hasta la promoción de diversas interacciones bióticas. De acuerdo a las características ecológicas (germinación y establecimiento) y demográficas evaluadas en este trabajo, podría suponerse, a manera de hipótesis, que *A. bilimekii* funge como especie “clave” para el mantenimiento de la diversidad biológica de la zona estudiada. Se ha considerado que otras especies de este mismo género son especies “clave” en los sistemas desérticos de África, pues mantienen la heterogeneidad espacial creando parches favorables para la colonización de otras especies (Barnes y Archer 1996; Ward y Rohner 1997; Munzbergova y Ward 2002). Sin embargo aún falta información referente al efecto de las interacciones que establece *A. bilimekii* con otras especies, así como con respecto al grado de la modificación de la calidad del suelo que se da bajo su follaje (nutrientes, luz, agua), lo cual influye en la diversidad y riqueza de especies que pueden establecerse bajo su copa. También sería importante documentar cuidadosamente sus respuestas fisiológicas y demográficas bajo diversos niveles de perturbación. A pesar de que las primeras fases de su ciclo de vida sean muy vulnerables, como lo demuestra este estudio, las tasas de crecimiento poblacional sugieren un crecimiento positivo. Aún suponiendo que el año de

muestreo haya sido atípico, los estadios que aparentemente mantienen esta tasa de crecimiento poblacional son los juveniles y los adultos jóvenes, mismos que presentan una baja probabilidad de morir. Esta característica poblacional, aunada a la capacidad de rebrote de los individuos después de una perturbación, nos permite suponer que *A. bilimekii* es una especie potencialmente útil para la restauración y colonización de sitios que han sufrido algún tipo de alteración en esta zona.

Midgley y Bond (2001) han sugerido que la alteración en los regímenes de perturbación podría afectar drásticamente a las poblaciones de Acacias, pues son los que de alguna manera han moldeado sus dinámicas. En el valle de Zapotitlán muy probablemente las cabras han sido un factor de perturbación importante que podría estar determinando que se mantengan los individuos en los estadios juveniles y adultos jóvenes, pues se ha observado que el ramoneo de estos animales los induce al rebrote, aunque seguramente también afectan su reclutamiento. Además, la actividad de las cabras altera los ciclos biológicos y climáticos de la zona, ya que al mismo tiempo afectan la dinámica de otras poblaciones, tanto de arbustos como de otras formas de vida. Todo esto, aunado a los procesos de erosión por viento y agua característicos de estas zonas, así como a las perturbaciones antropogénicas (cultivos y extracción de agua de mantos freáticos) están amenazando la biodiversidad de la región, pues afectan a los individuos de especies arbustivas que de alguna manera mantienen la diversidad del sitio. El valor ecológico de *A. bilimekii*, así como el de otras leguminosas, radica principalmente en su capacidad de formar asociaciones con microorganismos fijadores de nitrógeno, de retener nutrientes, y de modificar las condiciones microambientales debajo de su follaje, lo que permite el establecimiento de otras especies bajo su copa. Además, su presencia evita la erosión del suelo gracias a su extenso sistema de raíces.

Un aspecto importante en esta especie es que su distribución está bastante restringida en la zona de estudio. Es posible que presente algún tipo de requerimiento de hábitat muy específico que esté limitando su expansión en la zona. En particular, quizás requiera de condiciones de mayor humedad, pues es una especie más bien característica de selvas bajas y no de matorrales xerófilos. Por otro lado, el matorral xerófilo de la región del “Volcancillo” es de los más húmedos de la zona (Ruedas, en preparación). Sin embargo, se requiere de información ecológica y fisiológica detallada antes de llegar a una conclusión a este respecto

La pérdida de hábitat, la contaminación ambiental, el cambio climático y la explotación desmedida de los recursos naturales representan una gran amenaza para la diversidad biológica. Los planes de manejo y las medidas de conservación y restauración deben estar basados en estudios que deriven información sobre el estado de conservación, así como de las características particulares de la estructura, funcionamiento y composición del hábitat y de las especies que los conforman. La protección y manejo de las especies “clave” pueden ayudar a mantener la biodiversidad biológica de los ecosistemas así como a evitar extinciones en cascada.

## Conclusiones

1. Los porcentaje de germinación de las semillas de *A. bilimekii* no difirieron significativamente entre una zona conservada y una perturbada, así como tampoco entre las semillas con y sin nodriza.
2. En condiciones controladas, las semillas de *A. bilimekii* presentaron una alta viabilidad.
3. *A. bilimekii* presentó bajas tasas de establecimiento de plántulas en condiciones naturales. La probabilidad de sobrevivencia de las plántulas fue, a corto plazo, dependiente del grado de conservación del sitio, mientras que a mediano plazo influyó la presencia de una nodriza. Esto sugiere un conflicto semilla-plántula en el proceso de establecimiento de *A. bilimekii*.
4. El periodo reproductivo de *A. bilimekii* en la zona de estudio tuvo una duración de seis meses y fue relativamente sincrónico, con un periodo marcado de floración (de enero a abril) y uno de fructificación (de marzo a julio).
5. Las tasas de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) de *A. bilimekii* fueron mayores a la unidad en ambas zonas y no resultaron ser significativamente diferentes entre ellas.
6. Las matrices en las que se incorporó la clonalidad obtuvieron un valor de  $\lambda$  mayor que las que no tomaron en cuenta este proceso.
7. El proceso demográfico con una mayor contribución a la tasa de crecimiento poblacional fue la permanencia (S), que contribuyó con cerca del 60% del total de la elasticidad, seguida del crecimiento (G) con cerca del 30% y de la fecundidad con menos del 10%. La retrogresión (R) fue el parámetro demográfico con menos influencia sobre  $\lambda$ .

8. *Acacia bilimekii* es una especie con un gran valor ecológico que probablemente esté funcionando como especie “clave” en el sitio de estudio, por su importancia en el mantenimiento de la diversidad biológica de la zona. Además, presenta una alta capacidad potencial para ser utilizada en la restauración de zonas con algún tipo de perturbación, gracias a su capacidad de propagarse a través de la producción de ramets y de reproducirse sexualmente de manera exitosa.

ESTA TESIS NO SALE  
DE LA UNIVERSIDAD

## **Bibliografía:**

- Alvarez-Buylla, R. E., y I. Olmsted. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography y matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications* **5**: 485-500.
- Alvarez-Buylla, E. R., y M. Slatkin. 1994. Finding confidence limits on population growth rates: three real examples revised. *Ecology* **75**: 255-260.
- Alvarez-Buylla, R. E., García-Barrios, R., Lara-Moreno, C., y M. Martínez-Ramos. 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: Applications and Perspectives for Tropical Rain Forest Tree Species. *Annual Reviews of Ecology & Systematics* **27**: 387-421.
- Arias, T. A., Valverde, T., y J. Reyes. 2001. Las plantas de la región de Zapotitlán Salinas, Puebla. Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, UNAM. México.
- Armella, V. M. A., 1990. Depredación predispersión de semillas en la barranca de Metztlán. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Arriaga, L., Espinoza, J.M., Aguilar, C., Martínez, E., Gómez, L., y E. Loa (coordinadores). 2000. *Regiones terrestres prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México.
- Barbour, G. M., Burk, H. J., Pitts, D. W., Gilliam, S. F. y W. M. Schwartz. 1999. Terrestrial plant ecology. Chapter 4: pp.56-87. Benjamin/Cummings.
- Barnes P.W., y S. Archer. 1996. Influence of an overstorey tree (*Prosopis glandulosa*) on associated shrubs in a savanna parkland: implications for patch dynamics. *Oecologia* **105**: 493-500.
- Begon, Harper y Townsend. 1986. *Ecología: Vida y muerte en organismos unitarios y modulares*. Cap.4. pp.145-186. Edit. Interamericana. México.
- Bierzychudek, P. 1982a. Life histories and demography of shade-tolerant temperate forest herbs: a review. *New Phytologist* **90**: 757-776.
- Bierzychudek, P. 1982b. The demography of jack-in- the- pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological Monographs* **52**: 335-351.
- Bush, J.K., y W. Van Auken. 1990. Growth and survival of *Prosopis glandulosa* seedlings associated with shade and herbaceous competition. *Botanical Gazette* **151**: 234-239.
- Caswell, H. 1989. *Matrix population models*. Sinauer Associates Inc. Publishers.
- Caswell, H. y A. P. Werner. 1977. Population growth rates and age versus stage-distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds). *Ecology* **58**: 1103-1111.

- Cervantes, G. V., López, G. M., Salas, N. N., y G. C. Hernández. 2001. Técnicas para propagar especies nativas de selva baja caducifolia y criterios para establecer áreas de reforestación. UNAM, SEMARNAP, Programa Nacional de Reforestación. México.
- Contreras, M. C. 2000. Dinámica poblacional de *Mammillaria crucigera* (cacteaceae), una especie rara de la región Tehuacan-Cuicatlán. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Crouse, D. T., Crowder, L. B., y H. Caswell. 1987. A stage-based population model for loggerhead sea turtles and implications for conservation. *Ecology* **68**: 1412 – 1423.
- Challenger, A. 1995. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro. CONABIO, Instituto de Ecología-UNAM y Agrupación Sierra Madre, S. C. México.
- de Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendael, J., y H. Caswell. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* **67**: 1427-1431.
- de Kroon, H., van Groenendael, J., y J. Ehrlén. 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* **81**: 607-618.
- Enright, N., y J. Ogden. 1979. Applications of transition matrix models in forest dynamics: *Araucaria* in Papua New Guinea and *Nothofagus* in New Zealand. *Australian Journal of Ecology* **4**: 3-23.
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T., y E. Vilchis-Anaya. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological conservation* **103**: 349-359.
- Evenari, M. 1985. "The desert environment". In: Evenari, M., Noy-Meir, I., y D.W. Goodall (eds.), *Ecosystems of the world, Vol.12A, Hot deserts and arid shrublands*. A. pp.1- 22. Elsevier, Amsterdam.
- Fagg, C. W., y J.L. Stewart. 1994. The value of *Acacia* and *Prosopis* in arid and semi-arid environments. *Journal of arid environments* **27**: 3-25.
- Flores, J., y E. Jurado. 1998. Germination and early growth traits of 14 plants species native to Northern México. *Southwestern Naturalist* **43**: 40-46.
- Flores, M. 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 de Doctorado, UNAM. México.
- Flores, R. J. 2001. Dinámica del establecimiento de plántulas de diferentes formas de vida del desierto de Tehuacán, México. Tesis de doctorado, Instituto de Ecología A. C. México.

- García-Moya, E., y C. M. McKell. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert-wash plant community. *Ecology* **51**: 81-88.
- Godínez, A. 2000. Dispersión biótica de semillas de *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeberg en el Valle de Tehuacán, Puebla. Tesis de doctorado, Instituto de Ecología, UNAM. México.
- Golubov, J., Mandujano, M. C., Franco, M., Montaña, C., Eguiarte, L. E., y J. Lopez-Portillo. 1999. Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (honey mesquite). *Journal of ecology* **87**: 955-962.
- Goodman, L. A. 1969. The analysis of population growth when the birth and death rates depend upon several factors. *Biometrics* **25**: 659-681.
- Grime, J. P., Mason, G., Curtis, A. V., Rodman, J., Band, S. R., Mowforth, M. A. G., Neal, A. M., y S. Shaw. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology* **69**: 1017-1059.
- Guevara, R. M. 1991. Patrones fenológicos de 20 especies de una tetechera en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla: un análisis por formas de vida. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Harper, J. L., y J. White. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **51**: 419-463.
- Horvitz, C. C., y D. W. Schemske. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: Projection matrix analysis. *Ecological Monographs* **65**: 155-192.
- Kennenni, Legesse, y E. van der Maarel. 1990. Population ecology of *Acacia tortilis* in the semi-arid region of the Sudan. *Journal of Vegetation Science* **1**: 419-424.
- Krebs, C. J. 1994. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Benjamin/Cummings.
- Law, R. 1983. A model for the dynamics of plant population containing individuals classified by age and size. *Ecology* **64**: 224-230.
- Lefkovich, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages, *Biometrics* **21**:1-18.
- Leishman, M. R., y M. Westoby. 1992. Classifying plants into groups on the basis of associations of individual traits-evidence from Australian semi-arid woodlands. *Journal of Ecology* **80**: 417-424.
- López, V. M. 1999. Dinámica poblacional de *Mammillaria magnimamma* en la Reserva del Pedregal de San Angel. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. UNAM. México.

- Mandujano, M. C., Montaña, C., Franco, M., Golubov, J., y A. Flores-Martínez. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* **82**: 344-359.
- Martínez y García. 2001. Tratamientos germinativos para *Acacia bilimekii* Macbr. *Revista TEMAS* **8**.
- McAuliffe, J. R. 1984. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran desert: competitive effects of sahuaros. *Oecologia* **64**: 319-321.
- Mendoza, H. P.E. Sobrevivencia y crecimiento de los estadios iniciales de *Buddleia cordata* (Tepozán) en ambientes contrastantes del Ajusco medio, D. F. Tesis de maestría, Facultad de ciencias. UNAM. México.
- Midgley, J. J., y W. J. Bond. 2001. A synthesis of the demography of African acacias. *Journal of Tropical Ecology* **17**: 871-886.
- Mott, J. J. 1972. Germination studies on some annual species from an arid region of Western Australia. *Journal of Ecology* **60**: 293-304.
- Munzbergova, Z. y D. Ward. 2002. Acacia trees as keystone species in the Negev desert ecosystems. *Journal of vegetation science* **13**:227-236.
- Nobel, S. P., y C. A. Franco. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* **77**: 870-886.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* **4**:25-51.
- Noy-Meir, I. 1985. "Desert ecosystem structure and function". In: Evenari, M., Noy-Meir, I., y D.W. Goodall (eds.), *Ecosystems of the world, Vol.12A, Hot deserts and arid shrublands*. A. pp.93- 104. Elsevier, Amsterdam.
- Overbeck, J. 1974. Historia de las teorías demográficas. Fondo de cultura económica. México.
- Pake, C. E., y D. L. Venable. 1996. Seed banks in desert annuals: implications for persistence and coexistence in variable environments. *Ecology* **77**: 1427-1435.
- Pascarella, J. B., y C. C. Horvitz. 1998. Hurricane disturbance and the population dynamics of a tropical understory shrub: megamatrix elasticity análisis. *Ecology* **79**: 547-563.
- Pavón, N. P., Hernández-Trejo, H., y V. Rico-Gray. 2000. Distribution of plant life forms along an altitudinal gradient in a semi-arid valley of Zapotitlán, México. *Journal of Vegetation Science* **11**: 39-42.
- Piñero, D., Martínez-Ramos, M., y J. Sarukhán. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* **72**: 977-991.

- Pugnaire, F. I., Puigdefábregas, J., y P. Haase. 1996<sup>a</sup>. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* **77**: 1420-1426.
- Pugnaire, F. I., Haase, P., Puigdefábregas, J., Cueto, M., Clark, S. C., y L. D. Incoll. 1996b. Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos* **76**: 455-464.
- Radford, I. J., Nicholas, M., Tiver, F., Brown, J., y D. Kriticos. 2002. Seedling establishment, mortality, tree growth rates and vigour of *Acacia nilotica* in different *Astrebla* grassland habitats: Implications for invasion. *Austral Ecology* **27**: 258-268.
- Rozzi, R., Feinsinger, P., Massardo, F., y R. Primack. 2001. Qué es la diversidad biológica?. En: Primack, R., Rozzi, R., Feinsinger, P., Dirzo, R., y F. Massardo. 2001. Fundamentos de conservación biológica: perspectivas latinoamericanas. Fondo de Cultura Económica. México.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. México.
- Rzedowski, C. G., y J. Rzedowski. 2001. Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología-UNAM, CONABIO. México.
- Schemske, D. W., Husband, B. C., Ruckelshaus, M. H., Goodwillie, C., Parker, I.M., y J. G. Bishop. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*, **75**: 584-606.
- Schmid, B., y J. L. Harper. 1985. Clonal growth in grassland perennials. I. Density and pattern dependent competition between plants with different growth forms. *Journal of Ecology* **73**: 793-808.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* **82**: 399-409.
- Shreve, F. 1951. The establishment of desert perennials. In: F. Shreve y I.L. Wiggins (Eds.). *Vegetation and Flora of the Sonoran Desert*, I. Carnegie Institute Washington Publishers.
- Silvertown, J. 1987. Introduction to plant population ecology. Longman Scientific and Technical. Singapore.
- Silvertown, J., Franco, M. y E. Menges. 1996. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology* **2**: 591-597.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., y A. Mendoza. 1993. Comparative plant demography – relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* **81**: 465-476.

- Smith, B., y F. A. Bazzaz. 1987. Clonal integration and population structure in perennials: effects of severing rhizome connections. *Ecology* **68**: 2016-2022.
- Smith, T. M., y P. S. Goodman. 1986. The effects of competition on the structure and dynamics of *Acacia* savannas in Southern Africa. *Journal of Ecology* **74**: 1031-1044.
- Smith, T. M., y P. S. Goodman. 1987. Successional dynamics in an *Acacia nilotica-Euclea divinorum* savannah in southern Africa. *Journal of ecology* **75**: 603-610.
- Smith, T. M., y S. E. Shackleton. 1988. The effects of shading on the establishment and growth of *Acacia tortilis* seedlings. *South African Journal of Botany* **54**: 375-379.
- Solbrig, O. T., Barbour, M. A., Croos, J., Golstein, G., Love, C. H., Morello, J., y T. W. Yang. 1977. Strategies and community pattern of desert plant. In: Orians, G. H., y O. T. Solbrig (Eds.). *Convergent evolution in warm desert*. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Penn.
- Teketay, D. 1998. Germination of *Acacia origena*, *A. pilispina* and *Pterolobium stellatum* in response to different pre-sowing seed treatments, temperature and light. *Journal of Arid Environments* **38**: 551-560.
- Tuljapurkar, S. 1989. An uncertain life: Demography in random environments. *Theoretical Population biology* **35**: 227-294.
- Tuljapurkar, S. Y H. Caswell, editors. 1997. *Structured population models in marine, terrestrial, and freshwater systems*. Chapman & Hall, New York, USA.
- 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.
- Valiente-Banuet, A., Briones, O., Bolongaro-Crevenna, A., Ezcurra, E., Núñez, H., Rosas, M., Bernard, G., y E. Vázquez. 1991b. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semiarid environment in central México. *Journal Vegetation Science* **2**: 15-20.
- Valiente-Banuet, A., Casas, A., Alcántara, A., Dávila, P., Flores-Hernández, N., del Coro, A. M., Villaseñor, J. L., y R. J. Ortega. 2000. La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **67**: 24-74.
- Valverde, T. 1995. *Metapopulation dynamics of Primula vulgaris*. Ph. D. thesis, The Open University, U. K.
- Valverde, T., Quijas, S., López-Villavicencio, M., y S. Castillo. 2003. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology* (en prensa).

- Vargas, M. A. 1991. **Sobrevivencia y crecimiento de leguminosas utilizadas en la reforestación de selva baja caducifolia en la montaña de Guerrero.** Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Ward, D., y C. Rohner. 1997. **Anthropogenic causes of high mortality and low recruitment in three Acacia tree taxa in the Negev desert, Israel.** *Biodiversity and Conservation* **6**: 877-893.
- Went, F. W., 1949. **Ecology of desert plants. II. The effect of rain and temperature on germination and growth.** *Ecology* **30**: 1-13.
- Wiegand, K., Jeltsch, F., y D. Ward. 1999. **Analysis of the population dynamics of Acacia trees in the Negev desert, Israel with a spatially-explicit computer simulation model.** *Ecological Modelling* **117**: 203-224.
- Wiegand, K., Ward, D., Thulke, H., y F. Jeltsch. 2000. **From snapshot information to long-term population dynamics of Acacias by a simulation model.** *Plant Ecology* **150**: 97-114.
- Wilson, T. B., y E. T. F. Witkowski. 1998. **Water requirements for germination and early seedling establishment in four African savanna woody plant species.** *Journal of Arid Environment* **38**: 541-550.