



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTUDIO DEMOGRAFICO DEL TEPOZAN  
(*Buddleia cordata* Kunth) EN EL AJUSCO MEDIO

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

**B I O L O G O**

P R E S E N T A :

**JUAN CARLOS FLORES VAZQUEZ**



FACULTAD DE CIENCIAS  
UNAM

DIRECTORA DE TESIS: DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA



2004

FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

**ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ**  
**Jefe de la División de Estudios Profesionales de la**  
**Facultad de Ciencias**  
**Presente**

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Estudio demográfico del Tepozán (*Buddleia cordata* Kunth) en el Ajusco medio."

realizado por Juan Carlos Flores Vázquez

con número de cuenta 8336817-2, quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis  
Propietario

Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa

Propietario

Dra. María Teresa Valverde Valdés

Propietario

M. en C. Irene Pisanty Baruch

Suplente

M. en C. Mariana Hernández Apolinar

Suplente

Biól. José Rubén Pérez Ishiwara

Consejo Departamental de Biología

FACULTAD DE CIENCIAS

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez



UNIDAD DE ENSEÑANZA  
DE BIOLOGÍA

Era un árbol grande como mi niñez,  
entre sus ramas se desparramaba el sol  
y caía hecho sombra en mi abuelo.  
Era un árbol grande pero triste,  
de sus hojas se desprendió la noche  
.....y algo de nuestras vidas  
¿A quién mirará mi abuela  
cuando no ve a nadie?  
¿En quién pensará cuando piensa en ti?  
Esta sombra tuya, ahora de polvo, nos ensucia.

**A los que ya se fueron**

Catalina, "El Minuto"  
Lupe y Ernesto

**A los que aún estamos**

Maiki y Yo

**A Irene y Natalia**

Que son los ojos con los que percibo el mundo.

## **Agradecimientos**

Quiero agradecer a la Dra. Ana Mendoza por su apoyo incondicional en la realización de esta tesis, sobre todo por su paciencia (superior a la de Gandhi) para tratar con un alumno en ocasiones abúlico.

A la M. en C. Irene Pisanty quien me dio la oportunidad de formar parte del grupo de trabajo del laboratorio especializado de ecología, al cual me incorporé para participar en el proyecto de "Ecología de poblaciones de tres especies indicadoras y su efecto en la sucesión en el Ajusco medio".

A los otros sinodales Dra. Tere Valverde, M. en C. Mariana Hernández Apolinar y Biól. Rubén Pérez Ishiwara cuyos acertados comentarios mejoraron enormemente esta tesis.

A los ajusqueros por su compañerismo y ayuda que alivian la chamba en el campo: Andrea, Arturo, Carlos, Consuelo, Eduardo, Esther, Leonardo, Luz del Carmen, Magda, Victor y Pedro

A Margarita Ocampo quien realizó el mapa de ubicación del Parque Ecológico de la Ciudad de México

A Cecilia Alfonso y Rocío Esteban compañeras del laboratorio de ecología de poblaciones vegetales del Instituto de Ecología de la UNAM y que en la parte final de este trabajo me ayudaron a resolver muchos problemas logísticos.

A Tere Pulido, del jardín botánico de la UNAM, por su asesoría en el manejo del programa Montecarlo y la obtención de los intervalos de confianza de  $\lambda$

A Lalo (capitán Memo), Fernando (dobi), Carlos (chiqui), Carlos (Yísus), Juan (lobo). No, no es el casting de una película de Ettore Scola, son mis cuates de la carrera con quienes compartí muchas alegrías y quines me impulsaron a terminar esta tesis. Obviamente, Andrea y Vero cofrades de la misma historia.

A Irene Sánchez: lluvia oportuna, agua mansa, oleaje hipnótico, compañera, amiga, maestra y cómplice quien ayudó a resolver innumerables problemas de esta tesis, pero sobre todo, gracias por tu sonrisa.

## Resumen

Los hábitats naturales de la cuenca de México han sido gravemente afectados por los procesos de urbanización. Sin embargo, al suroeste de esta cuenca aún existen áreas naturales importantes cuya conservación es relevante para la ciudad de México. Tal es el caso de la Sierra del Ajusco, donde aún se presenta una riqueza considerable de flora y fauna. Tomando en cuenta lo anterior, en el año de 1989 se desalojaron los asentamientos irregulares del predio conocido como Lomas del Seminario y se creó un área de conservación ecológica nombrada Parque Ecológico de la Ciudad de México. Después del desalojo uno de los objetivos fue realizar estudios que permitieran conocer las condiciones ecológicas de la zona para posteriormente tomar acciones que ayudaran a su restablecimiento. En estos estudios se reconocieron algunas especies vegetales que por su abundancia y densidad podrían ser importantes para la regeneración.

El presente trabajo se realizó dentro del proyecto "Ecología de poblaciones de tres especies indicadoras (*Sedum oxypetalum*, *Buddleia cordata* y *Salvia* sp.) y su efecto en la sucesión en Lomas del Seminario en el Ajusco medio, D.F." En particular este estudio abordó la dinámica poblacional del tepozán (*Buddleia cordata*), que es la especie arbórea dominante en el matorral perturbado de esta zona,

Para conocer los aspectos demográficos importantes del tepozán, al inicio del estudio, se realizó un censo poblacional que estimó la frecuencia de los diferentes estados del ciclo de vida de esta especie y al terminó de un año se volvió a censar a la población para determinar el destino que habían seguido los individuos de cada etapa del ciclo de vida. Posteriormente se aplicaron modelos matriciales de proyección poblacional para obtener los parámetros demográficos más importantes de cada etapa del ciclo de vida, tasa de supervivencia, tasa de crecimiento, tasa de fecundidad y tasa finita de incremento de la población. Los resultados indican que bajo las condiciones vigentes del matorral perturbado, la población de *Buddleia cordata* se encuentra en crecimiento, las fases adultas del ciclo de vida son las que más contribuyen al crecimiento poblacional y la supervivencia es el parámetro demográfico que concentra los mayores valores.

## ÍNDICE

<b>I. INTRODUCCIÓN</b> .....	1
I.1. Problemática ecológica de la Cuenca de México.....	1
I.2. Sucesión ecológica.....	3
I.3. Restauración ecológica en sitios perturbados.....	4
I.4. El estudio de las poblaciones.....	6
<b>II. HIPÓTESIS y OBJETIVOS</b> .....	9
Objetivos.....	10
<b>III. MATERIALES Y MÉTODO</b> .....	11
III.1. Descripción de la zona de estudio.....	11
Localización geográfica.....	11
Geología y fisiografía.....	11
Clima.....	13
Vegetación.....	13
III.2. Descripción de la especie en estudio <i>Buddleia cordata</i> Kunth .....	14
III.3. Elección del sitio y determinación de las unidades de muestreo...18	
III.4. Registro y medición de los individuos.....	18
III.5. Determinación del tamaño de muestra.....	21
III.6. Modelos matriciales.....	22
III.7. Construcción de la matriz de proyección poblacional.....	28
III.7.a. Clasificación de los individuos.....	28
III.7.b. Supervivencia y crecimiento.....	29
III.7.c. Fecundidad.....	32
III.8. Intervalos de confianza de ( $\lambda$ ).....	35
III.9. Simulaciones matriciales.....	35
<b>IV. RESULTADOS</b> .....	39
IV.1. Estructura poblacional.....	39
IV.2. Supervivencia.....	39
IV.3. Crecimiento.....	42
IV.4. Patrón de reproducción.....	42
IV.5. Modelo matricial de proyección poblacional.....	44
IV.6. Tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ).....	44
IV.7. Análisis de elasticidad.....	45
<b>V. DISCUSIÓN</b> .....	49
V.1. Estructura poblacional.....	49
V. 2. Supervivencia y mortalidad.....	50
V. 3. Germinación de semillas y establecimiento de plántulas.....	51
V.4. Sucesión y demografía.....	53
V.5. Tasa finita de incremento poblacional.....	53



V.6. Análisis de elasticidad.....	57
V.7. Análisis de las simulaciones.....	57
V.8. Importancia del tepozán en la regeneración del PECM.....	58
<b>VI. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>61</b>

## I. INTRODUCCIÓN

### I.1. Problemática ecológica de la Cuenca de México

Debido a su extensión y ubicación geográfica, la cuenca de México reúne una serie de características que se expresan en una gran variedad de ambientes, gradientes altitudinales y tipos de climas. Esto da lugar a una amplia diversidad de condiciones ecológicas, las cuales han favorecido el establecimiento de una gran variedad de comunidades vegetales (Rzedowski y Rzedowski 1985). Por otro lado, esta cuenca, es también una región muy densamente habitada, pues alberga una gran cantidad de comunidades humanas, entre ellas, uno de los complejos urbanos más grandes del mundo: la ciudad de México y municipios conurbanos.

La expansión de la ciudad de México y los fenómenos colaterales a este proceso aceleran marcadamente la destrucción y la modificación de los hábitats naturales de las plantas; por lo tanto, la gran riqueza florística de la cuenca está constantemente amenazada. No obstante que la mancha urbana ha crecido principalmente hacia el sur en las últimas décadas (Scheingart 1987), el suroeste del D.F. aún conserva áreas naturales importantes en las delegaciones Álvaro Obregón, Magdalena Contreras y Tlalpan. Un ejemplo muy particular en la delegación Tlalpan lo constituye la sierra del Ajusco, que es una porción de la cordillera neo-volcánica que representa el límite sur de la cuenca de México. Sin embargo, la sierra del Ajusco también ha sido afectada por los procesos de urbanización que, en las últimas tres décadas, han invadido el pie de monte de los cerros.

Los problemas de tenencia de la tierra en el pie de monte de esta zona fomentó que las tierras ejidales fueran cediendo terreno a las obras públicas, lo cual posteriormente permitió la

introducción de asentamientos humanos (Schteingart 1987). Uno de los sitios seriamente afectados por asentamientos urbanos irregulares en la década de los 80's fue el predio conocido como Lomas del Seminario, ubicado en la parte media de la serranía del Ajusco. Este terreno es muy importante, ya que en él convergen dos formaciones geológicas: la de las Cruces y la del Xitle. La sierra de las Cruces presenta un suelo bien desarrollado, mientras que la formación del Xitle presenta un sustrato rocoso, basáltico, producto de la erupción del volcán Xitle hace 2500 años aproximadamente (Enciso de la Vega 1979). El derrame del Xitle tiene una superficie irregular, donde son frecuentes los desniveles bruscos y abundan las cavidades y las grietas, lo que contribuye a que sea un lugar privilegiado para el desarrollo de una flora muy rica (Rzedowski 1954).

Es importante recalcar que en el predio de Lomas del Seminario existe una gran variedad florística y faunística que es relevante para toda la cuenca, ya que en un área relativamente pequeña se encuentra un número considerable de especies vegetales y animales (Soberón *et al.* 1991). Asimismo, la zona es sumamente permeable debido a su sustrato basáltico y/o andesítico (Cortés *et al.* en: Soberón *et al.* 1991); simultáneamente cuenta con una de las precipitaciones más altas de la cuenca de México. La confluencia de ambos factores determina que la zona forme parte del área principal de recarga del sistema de acuíferos para la ciudad de México. Dada la gran importancia de esta zona, tanto para la cuenca como para la ciudad de México por su efecto sobre los sistemas hidrológico y ecológico, en el año de 1989 las autoridades del DDF desalojaron el predio de Lomas del Seminario y por decreto presidencial fueron expropiadas 727 ha para crear un área de conservación denominada Parque Ecológico de la Ciudad de México (Soberón *et al.* 1991), mismo que en adelante será referido como PECM.

Posterior a la expropiación, se propuso hacer un estudio de diagnóstico que permitiera entender las condiciones ecológicas de la zona. En él se reconoció una comunidad vegetal sumamente perturbada, a la cual se denominó matorral perturbado (Soberón *et al.* 1991). En esta comunidad vegetal, la perturbación consistió en la remoción del sustrato, ya que de éste se extrajeron rocas para la construcción de viviendas; como consecuencia, la cubierta vegetal fue eliminada y los nuevos espacios ocupados por asentamientos irregulares. Tomando en cuenta que a partir de 1989 fueron desalojados los asentamientos irregulares, esta zona lleva 14 años en proceso de regeneración natural. Dado que la perturbación es muy reciente, este matorral ofrece la oportunidad de estudiar y entender los procesos naturales del restablecimiento de la vegetación.

En el proyecto de Restauración ecológica del Ajusco medio se consideró que para llevar a cabo acciones encaminadas a la restauración, era necesario conocer con detalle las características ecológicas básicas de las especies involucradas en las diferentes etapas sucesionales. Por lo tanto, en los diferentes tipos de vegetación que hay en el PECM, se identificaron especies que, por su densidad y abundancia, pudieran ser importantes para el restablecimiento de la vegetación.

### **I.2. Sucesión Ecológica**

Cuando ocurre un disturbio en una comunidad vegetal, ya sea provocado por causas naturales o artificiales, se abren nuevos espacios que son susceptibles de ser ocupados por especies que no estaban presentes antes. Asimismo, estas especies colonizadoras serán remplazadas por otras más persistentes después de un tiempo; este cambio en la estructura y composición de la comunidad a

través del tiempo se conoce como sucesión ecológica. Debido a que la sucesión implica un cambio en la composición de especies, muchos autores la han considerado como un proceso a nivel comunidad (Drury y Nisbet 1973, Connell y Slatyer 1977, Noble y Slatyer 1980). Sin embargo, la estructura de las poblaciones vegetales cambia a través del tiempo debido a una variación en las tasas de supervivencia y mortalidad, así como las tasas de establecimiento de plántulas y crecimiento de individuos, por lo que la sucesión también se puede abordar con un enfoque poblacional (Peet y Christensen 1980).

Por otra parte, se piensa que las especies que tienen capacidad para colonizar sitios recientemente perturbados deben poseer ciertos atributos como: semillas pequeñas que se dispersen a largas distancias, crecimiento rápido, bajo requerimiento de nutrientes, y resistencia a una alta incidencia de radiación solar a nivel del suelo (Odum 1969). De manera general, se piensa que las plantas anuales con ciclo de vida corto y un solo periodo reproductivo reúnen los atributos arriba mencionados. Sin embargo, algunas especies leñosas o perennes pueden establecerse en etapas tempranas de la sucesión. Esto sucede en hábitats de muy diversos tipos, tales como: bosques tropicales (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1995), praderas (Falinska 1995) y bosques templados (Canham y Marks 1985; Runkle 1985; Busing 1995).

### **I.3. Restauración ecológica en sitios perturbados**

Se puede entender que la sucesión ecológica opera como un “proceso reparador” posterior a un disturbio natural (Luken 1990). Sin embargo, dicho proceso debe pasar por diferentes etapas que

pueden durar mucho tiempo dependiendo del tipo y la intensidad del disturbio. Cuando una perturbación es limitada, como sucede frecuentemente después de un disturbio natural no catastrófico, se da un proceso conocido como regeneración, que emula a la sucesión a pequeña escala. De la misma manera, cuando el disturbio es provocado por actividades humanas y el nivel de deterioro es muy profundo, el restablecimiento del ecosistema puede darse muy lentamente, por lo que es necesario efectuar acciones que aceleren los procesos que se llevarían a cabo de manera natural. Considerando lo anterior, la restauración ecológica se puede entender como el conjunto de acciones cuyo objetivo final es reconstruir un ecosistema que ha sufrido una perturbación importante, generalmente derivada de actividades humanas (Bonfil *et al.* 1997).

Mucha de la literatura generada en torno al tema de la restauración considera que ésta se debe entender a nivel de ecosistema (Bradshaw 1987, Parker y Pickett 1997); incluso la Sociedad para la Restauración Ecológica (SER por sus siglas en inglés) la define como un proceso de renovación y mantenimiento del ecosistema. Sin embargo, el impacto humano sobre la naturaleza ocurre en una amplia gama de escalas espaciales y temporales, por lo cual, en ocasiones es imposible o innecesario considerar como objetivo final el restablecimiento del ecosistema original. Por lo anterior, se deben definir cuáles son las metas apropiadas para cada caso particular y considerar, de manera realista, los límites a donde se puede llegar con las acciones de restauración. Dentro de los diferentes enfoques con los que se puede abordar la restauración ecológica, los más frecuentemente usados son: la restauración de la comunidad en términos de la composición de especies, la restauración del paisaje y la restauración de los servicios del ecosistema (Ehrenfeld 2000).

### **I.4. El estudio de las poblaciones**

El estudio de la dinámica de poblaciones debe considerar los factores físicos y bióticos que causan los cambios en su abundancia a través del espacio y el tiempo (Watkinson 1997). El propósito de este tipo de estudios es responder preguntas acerca de los cambios numéricos que se dan en las poblaciones de una especie entre distintos lugares y en diferentes momentos en el tiempo (Harper 1977).

El tamaño de una población, es decir, el número de individuos que presenta, puede variar en el tiempo por los cambios en cuatro factores: el número de nacimientos (B), el de muertes (D), la inmigración (I) y la emigración (E), de tal forma que el tamaño a futuro de una población ( $N_{t+1}$ ) depende de ellos y del número de individuos actual ( $N_t$ ), de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$N_{t+1}=N_t+B-D+I-E \quad (1.1)$$

En algunos casos, por ejemplo algunas poblaciones de plantas, es muy difícil estimar la tasa de inmigración y emigración, lo que trae como consecuencia que el cálculo del tamaño futuro dependa solamente de los números de nacimientos y muertes. Esto simplifica la ecuación y permite enfocarse con detalle al crecimiento de la población local (Gotelli 1995). Las unidades de tiempo en las que medimos los cambios numéricos de una población dependerán del organismo bajo estudio. Para poblaciones de rápido crecimiento, como bacterias y protozoarios, podrían convenientemente ser medidas en minutos, mientras que para especies de vida larga, como la tortuga marina, debería ser medidas en años o décadas (Gotelli 1995).

Suponiendo un período de un año, en una población de una especie arbórea con un número de individuos ( $N$ ), la relación  $N_{t+1}/N_t$  es la tasa anual de incremento, la cual puede definir si la población permanece estable, crece o decrece. Sin embargo, este modelo considera únicamente los cambios que de manera global se dan en una población, omitiendo las diferencias entre los individuos que las componen. Estas diferencias, que pueden tomarse en cuenta a través de modelos poblacionales estructurados (i.e. por edades o por tamaños), consiguen ser importantes para la conservación y un manejo adecuado.

En una población en la que conviven muchas generaciones al mismo tiempo, los individuos se distribuyen en distintas etapas que constituyen las diversas fases del ciclo de vida. A su vez, estas fases pueden estar descritas en función de la edad (días, meses, años), o de los estados de desarrollo (semilla, plántula, infantil, juvenil, adulto). Tradicionalmente, los ecólogos han considerado que los individuos de poblaciones animales deben ser clasificados de acuerdo con su edad; mientras que la dificultad de obtener datos de fecundidad y supervivencia a edad específica en poblaciones vegetales los ha persuadido para clasificarlas en categorías de estado o de tamaños (Watkinson 1997). Las plantas tienen una gran plasticidad en sus tasas de crecimiento y desarrollo, de tal manera que individuos de la misma edad en distintos ambientes locales pueden encontrarse en etapas diferentes del ciclo de vida o pueden ser de tamaños contrastantes (Silvertown y Lovett-Doust 1993). Por lo anterior, las plantas quedan mejor descritas en clases de estado o de tamaño, ya sean hierbas (Werner y Caswell 1977), arbustos (Cipollini *et al.* 1994; Martínez-Romero 1997) o árboles (Hartshorn 1975; Enright y Ogden 1979).



Generalmente, los individuos de cada estado de desarrollo (o edad) tienen un comportamiento demográfico distinto; la fecundidad, la supervivencia, la esperanza de vida, etc. varían de un estado de desarrollo a otro, por lo tanto, las tasas de supervivencia, crecimiento y fecundidad son diferentes en cada etapa. De manera general, los individuos de estados de desarrollo tempranos tienden a tener tasas de mortalidad más altas que los de estados más avanzados. Para el caso de algunos árboles, las etapas tempranas, también conocidas como plántulas o juveniles, pueden permanecer con un crecimiento suprimido de los individuos, mientras que los individuos de etapas más avanzadas puede tener un crecimiento constante (Silvertown y Lovett-Doust 1993). Por otra parte, los individuos adultos, a diferencia de los infantiles y juveniles, son capaces de producir progenie y aportar nuevos individuos a la población.

Algunos de los métodos para registrar y analizar los eventos demográficos de una población y reconocer las diferencias entre los individuos de diferentes etapas de desarrollo se basan en modelos matriciales de proyección poblacional. Estos modelos han sido de gran utilidad gracias a que presentan una gran versatilidad para modelar el comportamiento demográfico de poblaciones con ciclos de vida complejos, como es el caso de muchas especies vegetales.

El presente estudio pretende describir la demografía del tepozán (*Buddleia cordata*) cuyas poblaciones son el elemento arbóreo dominante en un sitio recientemente perturbado que se encuentra en una fase temprana de sucesión en el PECM. Para ello se analizarán los principales atributos demográficos a través de modelos matriciales.

## II. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

El matorral perturbado del PECM se encuentra actualmente en una etapa temprana de sucesión. En este tipo de vegetación es evidente la dominancia del tepozán; de hecho, diversos estudios reconocen que *Buddleia cordata* es una especie asociada a comunidades perturbadas (Standley 1926; Norman 1979; Vargas 1985).

Este estudio plantea la hipótesis de que las condiciones prevalecientes en el matorral perturbado propician el desarrollo de las poblaciones de *B. cordata*, por lo tanto, esperaríamos que actualmente dichas poblaciones estén creciendo. Debido a que *B. cordata* es una especie arbórea con un ciclo de vida relativamente largo, su dominancia en el matorral perturbado se extenderá por algunos años, por lo tanto, suponemos que las poblaciones de tepozán desempeñarán un papel importante durante los próximos años en el proceso sucesional del matorral perturbado.

**OBJETIVOS**

-Determinar los principales parámetros demográficos (crecimiento, supervivencia y reproducción) del tepozán, *Buddleia cordata*, en el Ajusco medio.

-Obtener, mediante modelos matriciales, la tasa finita de incremento poblacional.

-Determinar, mediante análisis de elasticidad, y de los diferentes parámetros demográficos, la importancia que tienen los diferentes estados de desarrollo sobre la tasa finita de incremento poblacional

-Con base en los resultados del análisis matricial, determinar la importancia de la población de *Buddleia cordata* en el proceso sucesional de la zona.

### III. MATERIALES Y MÉTODO

#### III.1. Descripción de la zona de estudio

##### Localización Geográfica

Al suroeste de la cuenca de México, al sur del D.F., se localiza la serranía del Ajusco, con sus puntos más elevados en el cerro del Marqués y cerro Pico del Águila con alturas de 3960 y 3880 m s.n.m. respectivamente (INEGI, 1990). En la parte media de esta serranía, entre las cotas 2400-2800 m s.n.m. y entre las coordenadas 19°14' y 19°18' latitud norte y los 99°15' y 99°10' longitud oeste se localiza el PECM, delimitado dentro de un área de 727 ha (Figura 1).

##### Geología y Fisiografía

La Sierra del Ajusco, zona en la que se ubica el PECM, pertenece a la provincia fisiográfica del eje volcánico transversal. En ella se pueden observar dos formaciones: la primera corresponde a la formación Chichinautzin del Pleistoceno-Holoceno, la cual, por la actividad volcánica del Xitle, Xicotle y Cuazontle se cubrió de tobas volcánicas en una amplia porción (Enciso de la Vega 1979); la segunda unidad geológica pertenece a la formación de la Sierra de las Cruces, del Plioceno (Schmitter 1953). En el PECM parte de la formación del Xitle se sobrepuso a la de las Cruces.

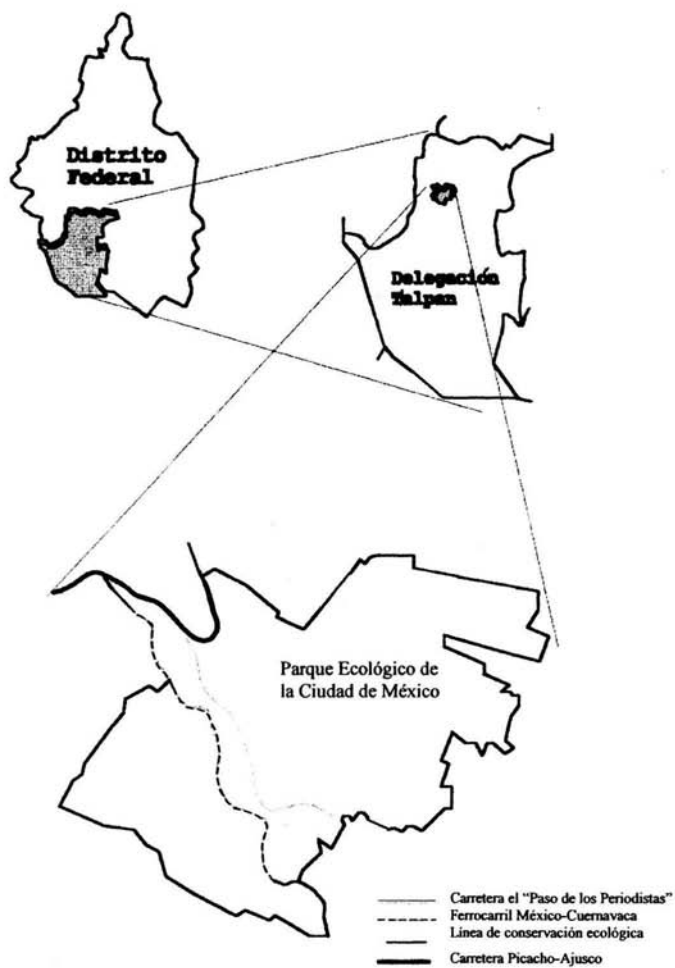


Figura 1. Ubicación del Parque Ecológico de la Ciudad de México.

## Clima

El clima de la zona donde se encuentra el PECM es del tipo Cb(w), templado con lluvias en verano; los datos obtenidos de la estación meteorológica Ajusco, que es la más cercana a la zona de estudio, muestran una temperatura media anual de 11.4°C, siendo enero el mes más frío y mayo el más caluroso; la precipitación anual promedio es de 1129.5 mm, siendo agosto el mes más húmedo y diciembre el más seco.

Un estudio realizado en una amplia zona del suroeste del D.F. propone que la precipitación del área tiene una marcada relación con la altitud (Álvarez 1992). Se observa que las partes altas de la sierra del Chichinautzin presentan un mayor índice de precipitación, recibiendo precipitaciones superiores a los 1,200 mm anuales.

## Vegetación

En el PECM se pueden reconocer, de manera general, dos tipos principales de vegetación, según las observaciones de Soberón *et al.* (1991):

1) Bosque de encino, el cual se divide en dos zonas según el grado de desarrollo del suelo:

-El bosque denso se presenta sobre suelos bien desarrollados; es un bosque de encino compacto que ocupa una superficie discontinua de 10 ha, en donde la especie dominante es *Quercus rugosa*. La densidad de árboles en esta zona es de 800 árboles ha<sup>-1</sup>.

-El bosque abierto se establece en las partes con suelos volcánicos superficiales con cierto grado de

desarrollo. Aquí se conforma la zona de transición entre el bosque denso y los matorrales. La densidad es de 150 árboles ha<sup>-1</sup>.

2) Matorral xerófilo, que se divide en dos zonas según la asociación con la especie dominante:

-Matorral de *Sedum*, que es un matorral muy denso, incluso en la época de secas. La especie dominante es *Sedum oxypetalum*; la distribución de esta unidad de vegetación dentro del PECM se restringe a algunas pendientes. Otras especies presentes en esta zona son *Senecio praecox* ("palo loco"), algunos magueyes (*Agave* sp.) y varias especies de compuestas.

-Matorral perturbado, se caracteriza por ser una vegetación baja, poco densa, sin grupos compactos de encinos, en donde los elementos más altos son *Buddleia cordata* y *Dodonaea viscosa*, con algún encino ocasional. Su aspecto cambia según la época del año; durante los meses de lluvias es una zona cubierta predominantemente por las flores de plantas ruderales de la familia de las compuestas, pertenecientes a los géneros *Tagetes* y *Eupatorium* entre otros (Soberón *et al.* 1991). La especie bajo estudio, *B. cordata*, encuentra su mayor abundancia en el matorral perturbado. Esta unidad de vegetación es la más extensa del PECM.

### III.2 Descripción de la especie en estudio *Buddleia cordata* Kunth.

*Buddleia* es el único género de la familia Loganiaceae que se encuentra en la cuenca de México, donde se reconocen cinco especies, tres de las cuales son arbustivas y dos arbóreas. *B. cordata*, conocida comúnmente como "tepozán" (Figura 2), es una especie arbórea que alcanza una altura de hasta 20 m (Vargas 1985). Sus hojas son lanceoladas con margen serrado y ápice agudo; el envés

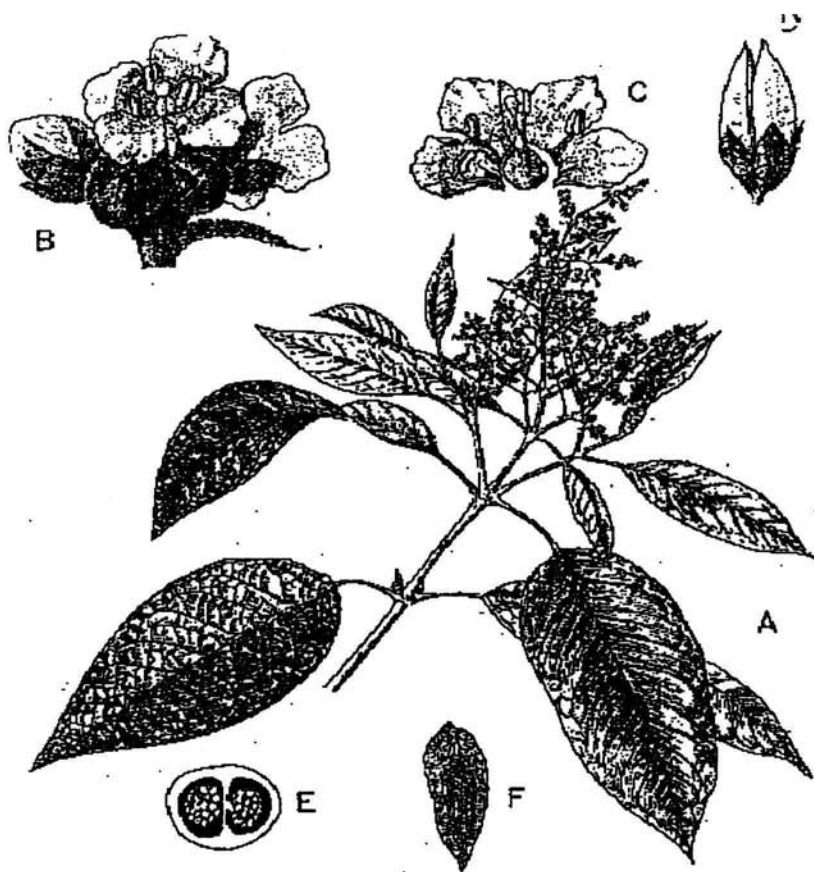


Figura 2. *Buddleia cordata* Kunth. A. Rama con inflorescencias; B. Aspecto de un grupo de botones y dos flores; C. Flor abierta; D. Fruto maduro; E. Corte de ovario; F. Semilla (tomado de Rzedowski y Rzedowski 1985).



destaca por su venación prominente y presenta apariencia blanquecina causada por las pubescencias. Son organismos dioicos con estructuras sexuales arregladas en inflorescencias compuestas. Las panículas son terminales de tipo racemoso, en donde los ramitos van decreciendo de la base al ápice. Las flores son actinomorfas con cuatro pétalos, las masculinas contienen cuatro estambres cortos y las femeninas tienen ovario bilocular y bicarpelar con muchos óvulos pequeños. Los frutos son ovoides-elipsoides con dehiscencia septicida loculicida (Vargas 1985). Cada fruto contiene en promedio 48 semillas, número que varía según la longitud del fruto; las semillas son aladas, miden de 1 a 1.5 mm de largo por 0.2 a 0.4 mm de ancho y se dispersan por el viento. En el Ajusco el periodo de floración abarca de agosto a octubre y la fructificación de octubre a enero.

*Buddleia cordata* se distribuye en gran parte del país (Figura 3). Es muy abundante en las tierras altas de México central y prospera en salientes rocosas y barrancas de bosque de pino-encino. Es un elemento dominante en elevaciones de 1500 a 3000 m s.n.m. en los valles y pendientes montañosas, generalmente ocupa sustratos rocosos carentes de suelo (Norman 1979). En la cuenca de México se distribuye ampliamente en matorrales, pastizales y bosques, pero preferentemente es parte de la vegetación secundaria y ocupa lugares intensamente perturbados (Vargas 1985).



Figura 3. Distribución de *Buddleia cordata* en la República Mexicana (tomado de Norman 1979).

### **III.3. Elección del sitio y determinación de las unidades de muestreo**

De las cuatro unidades de vegetación reconocidas por Soberón *et al.* 1991) en el PECM, el tepozán es abundante solamente en el matorral perturbado, por lo tanto, fue el único tipo de vegetación considerado en este estudio. En el matorral perturbado se eligió un sitio donde todas las categorías de tamaño estuvieran bien representadas, desde individuos pequeños (de 1-10 cm) hasta individuos adultos que alcanzan una altura de hasta 7 m.

Una vez elegido el sitio, se trazó un transecto de 10 m de ancho por 260 m de largo, el cual se segmentó cada 10 m, de manera que cada unidad muestral quedó representada por cuadros de 10 × 10 m. Dado que la densidad de individuos de diferentes tamaños variaba considerablemente dentro del transecto, se decidió elegir diferentes unidades de muestreo de acuerdo con el tamaño de los individuos. Así, se establecieron tres áreas de muestreo: 1) cuadros de 5 × 2.5 m separados entre sí cada cinco metros, donde se marcaron a todos los individuos menores de un metro; 2) cuadros de 5 × 5 m ubicados en la esquina inferior derecha de cada unidad muestral a lo largo del transecto, donde se marcaron individuos de 1 a 2 m; 3) cuadros de 10 × 10 m en donde se marcaron a todos los individuos mayores de dos metros (Figura 4).

### **III.4. Registro y medición de los individuos**

Durante los meses de diciembre de 1992 y enero de 1993, en todos los cuadros de 5 × 2.5 m se marcaron a individuos menores de un metro con cintas de plástico atadas alrededor del tallo de la planta. Los individuos mayores de un metro se marcaron con cinta plástica atada en una rama donde

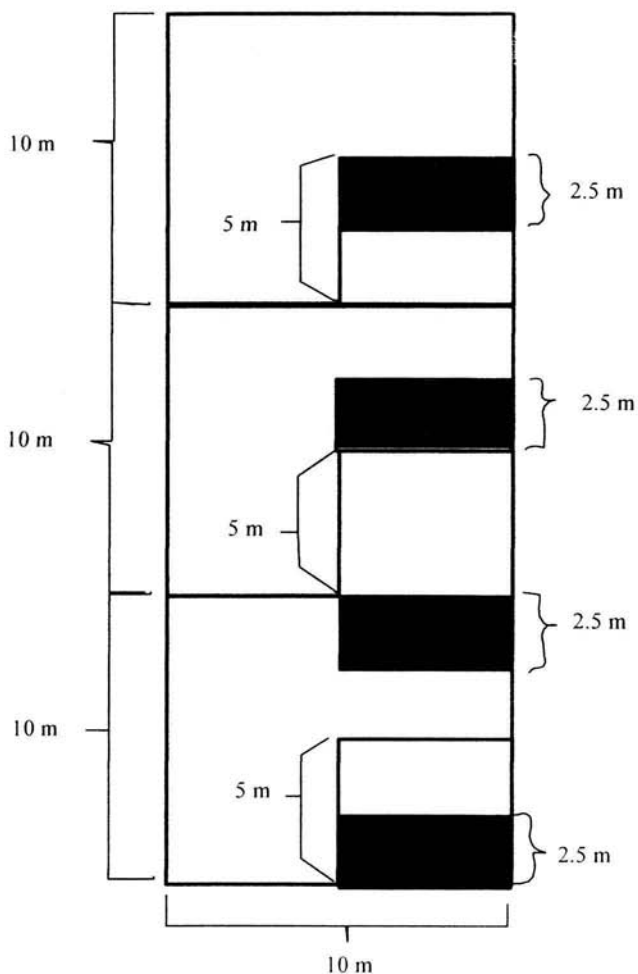


Figura 4. Unidades de muestreo utilizadas para censar a los individuos de *Buddleia cordata* en el PECM. Los individuos de 2 a 7 m de altura se censaron en los cuadros de  $10 \times 10$  m; los individuos de 1 a 2 m de altura en los cuadros de  $5 \times 5$  m y los individuos de hasta 1 m de altura en los cuadros de  $2.5 \times 5$  m.

fuera fácil identificarla posteriormente. Todos los individuos se registraron con un número secuencial, haciendo un total de 657 individuos menores que 1 m y 108 individuos mayores de 1 m ( $n = 765$ ). Para cada planta las variables que se estimaron fueron las siguientes:

- Altura, medida desde la superficie del suelo hasta el meristemo más alto.
- Cobertura, midiendo el diámetro más grande de la copa ( $D_1$ ) y el mayor diámetro perpendicular a él ( $D_2$ ).

Con ambos datos se calculó la cobertura de cada planta:  $cobertura = \left( \frac{D_1}{2} * \frac{D_2}{2} \right) \pi$

- $\hat{Área basal} = \pi * r^2$
- Número de inflorescencias

Debido a que dentro del transecto los individuos de menos de un metro de altura presentaron una gran abundancia, se eligió una muestra representativa equivalente a todas las categorías adultas. Mediante una tabla de números al azar se eligieron 150 de estos individuos, a los que se les registró la supervivencia y la altura cada mes.

Para los individuos mayores de un metro se registró la supervivencia, la altura y el área basal de un año al siguiente. Durante los meses de septiembre y octubre de 1993 (época de floración) se determinó el sexo de las plantas y se contó el número de panículas (inflorescencias) producidas por cada individuo. Dentro del transecto se determinó, para cada uno de los individuos reproductivos, el número total de inflorescencias. Para esto se emplearon dos métodos: 1) cuando fue posible, se contó directamente el número total de inflorescencias; 2) en los individuos en los cuales no se podía

contar directamente el número total de inflorescencias, se efectuó una estimación en la cual se contó el número de inflorescencias en un cuarto de la copa y posteriormente éste se multiplicó por cuatro.

El reclutamiento de plántulas se obtuvo contando directamente las plántulas que emergieron dentro del transecto después de la época de producción de semillas; el reclutamiento se cuantificó sólo durante los meses de noviembre y diciembre de 1993, que son los meses posteriores a la temporada de lluvias.

### **III.5 Determinación del tamaño de muestra**

Para definir cuántas unidades muestrales eran suficientes para tener una muestra representativa de la población, se utilizó el método de promedios acumulados. Éste se basa en el grado de fluctuación de la media acumulada de la variable, en este caso, número de individuos (Mueller-Dombois y Elleberg, 1974). En este método se van adicionando unidades de muestreo hasta que ya no se afecte significativamente la media acumulada de la variable que se está considerando. Esto ocurre cuando la variación entre el valor de la media del último cuadro y la media del cuadro previo no es mayor al 5%. En este trabajo se decidió tomar como variable el número de individuos mayores que 1 m; los individuos menores que un metro no se consideraron ya que el número era mucho mayor que el de los individuos de otras alturas. El muestreo se suspendió en el cuadro 26, ya que la variación entre los últimos 5 cuadros no fue significativamente mayor que el 5% (Figura 5).

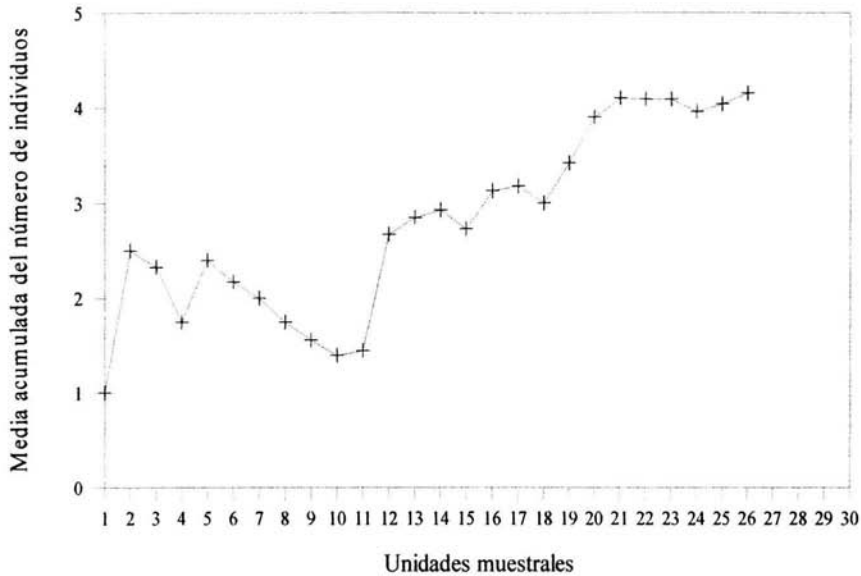


Figura 5. Media acumulada del número de individuos de *Buddleia cordata* por unidad muestral (cuadro) en el PECM.

### III.6. Modelos Matriciales

El análisis de datos para el presente estudio se realizó tomando como base los modelos matriciales de proyección poblacional; estos modelos reconocen diferencias entre los individuos de una población y estiman los principales parámetros demográficos (supervivencia, crecimiento y fecundidad) de una población.

Los modelos matriciales fueron introducidos en ecología por Leslie en 1945 (van Groenendael *et al.* 1988; Caswell 1989). La matriz de Leslie está estructurada en categorías de edad, por lo tanto, los individuos agrupados en una categoría dada, en un lapso de tiempo cumplen

simultáneamente la misma edad. De esta forma, no hay individuos que permanezcan en la misma categoría de una unidad de tiempo a la siguiente. En consecuencia, los individuos de una categoría sólo pueden seguir dos rutas posibles, transitar a la siguiente categoría de edad o morir y, en caso de que los individuos sean reproductivos, aportar descendientes a la primera categoría de edad. Este modelo se aplicó a una población imaginaria de la rata café *Ratus norvegicus* (Leslie 1945). Desde entonces, esta clasificación, basada en clases de edad, se representa a través de una estructura matricial específica en donde los elementos del primer renglón corresponden a la fecundidad en cada categoría de edad ( $F_i$ ) y los de la subdiagonal representan las probabilidades de transición ( $G_i$ ); todos los otros elementos de la matriz son ceros (van Groenendael *et al.* 1988):

$$A = \begin{vmatrix} 0 & F_{12} & F_{13} & F_{14} \\ G_{21} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & G_{32} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & G_{43} & 0 \end{vmatrix}$$

Sin embargo, en muchas especies de plantas, a menudo es difícil estimar la edad exacta de los organismos (Enright y Ogden 1979), de hecho, algunas poblaciones pueden describirse de manera más adecuada a través de la distribución de los individuos en categorías de estado que en categorías de edad (Hartshorn 1975; Werner y Caswell 1977; Enright y Ogden 1979). En estos casos es necesario aplicar un modelo matricial más complejo donde se presentan transiciones entre diversas categorías de estado.

Lefkovitch (1965) propuso un modelo matricial para ser utilizado tomando en cuenta



categorías de estado. En este modelo, que se basó en las etapas del ciclo de vida (huevo, larva, pupa y adulto) del escarabajo *Lasioderma sirricone*, un organismo puede permanecer en la misma categoría durante el intervalo de tiempo  $t$  a  $t+1$ . La matriz se construye ubicando las fecundidades en el primer renglón ( $F_i$ ), las probabilidades de permanencia en la misma categoría en la diagonal principal ( $S_i$ ) y las probabilidades de transición a la siguiente categoría en la subdiagonal ( $G_i$ ):

$$B = \begin{pmatrix} S_{11} & F_{12} & F_{13} & F_{14} \\ G_{21} & S_{22} & 0 & 0 \\ 0 & G_{32} & S_{33} & 0 \\ 0 & 0 & G_{43} & S_{44} \end{pmatrix}$$

Las entradas de la matriz de proyección poblacional contienen toda la información necesaria para proyectar los cambios numéricos de la población a futuro. Estas entradas resumen la manera en la cual la supervivencia, el crecimiento y la reproducción específicas de cada categoría cambian la composición de la población de un tiempo al siguiente (Silvertown y Lovett-Doust 1993). En notación matricial esto puede ser expresado por la siguiente ecuación:

$$\mathbf{n}_{(t+1)} = \mathbf{A}\mathbf{n}_{(t)} \quad (3.1)$$

en donde  $\mathbf{A}$  es una matriz cuadrada no negativa, con  $m$  renglones y  $m$  columnas ( $m \times m$ ) y  $\mathbf{n}$  es un vector de dimensiones  $m \times 1$  cuyos elementos representan el número de individuos en cada categoría al tiempo  $t$  y al tiempo  $t+1$  (van Groenendael *et al.* 1988).

La estructura de una población se puede describir en términos del número de individuos en cada clase de estado en un tiempo dado,  $\mathbf{n}_{(t)}$ . La matriz  $\mathbf{A}$ , describe las probabilidades de transición de los individuos entre las diferentes categorías de estado; cada entrada  $a_{ij}$  de la matriz, representa la probabilidad de que un individuo promedio de la categoría  $j$  contribuya a la categoría  $i$  al cabo de un año ( $t$  a  $t+1$ ). Al multiplicarse la matriz  $\mathbf{A}$  por un vector  $\mathbf{n}_{(t)}$  dará lugar a un vector resultante,  $\mathbf{n}_{(t+1)}$ , que describe la estructura de la población después de un intervalo de tiempo (Silvertown y Lovett-Doust 1993). A su vez, este vector resultante puede multiplicarse por la matriz  $\mathbf{A}$ , obteniéndose un nuevo vector; si este procedimiento de iteración se efectúa muchas veces, después de cierto número de iteraciones la composición proporcional de dicho vector ya no se modifica, se mantiene constante y se alcanza una estructura estable con respecto a la proyección de individuos en las diferentes categorías de la población (Caswell 1989; Stearns 1992). Una vez alcanzada esta estructura estable, la población crece a una tasa constante denotada por  $\lambda$ . Este valor, es una constante positiva que se conoce como eigenvalor dominante de la matriz y describe la tasa finita de incremento poblacional, pues nos ilustra la velocidad a la que una población estaría creciendo si se mantuvieran constantes sus tasas vitales. Una  $\lambda > 1$  implica que la población está creciendo,  $\lambda < 1$  significa que la población decrece y  $\lambda = 1$  representa una población que permanece numéricamente constante (van Groenendael *et al.* 1988). En términos prácticos la ecuación  $\mathbf{A}\mathbf{n}_{(t)}$ , una vez alcanzada la estructura estable, es equivalente a  $\lambda\mathbf{n}_{(t)}$ .

Asociados a esta  $\lambda$  existen un eigenvector derecho ( $\mathbf{w}$ ), el cual representa la estructura estable de estados y un eigenvector izquierdo ( $\mathbf{v}$ ), el cual representa los valores reproductivos de cada categoría; estos eigenvectores pueden definirse como sigue:

$$\mathbf{A} \cdot \mathbf{w} = \lambda \cdot \mathbf{w} \quad (3.2)$$

$$\mathbf{v}' \cdot \mathbf{A} = \lambda \cdot \mathbf{v}' \quad (3.3)$$

Los parámetros hasta ahora definidos ( $\lambda$ ,  $\mathbf{w}$ ,  $\mathbf{v}$ ) son propiedades matemáticas de la matriz, cada uno con un significado biológico; se les conoce como las propiedades límite de la matriz y nos permiten conocer, en primera instancia, las características demográficas más importantes de una población (van Groenendael *et al.* 1988). Sin embargo, no ofrecen mucho detalle de lo que sucede en cada una de las categorías. Dado que  $\lambda$  es una función de todas las entradas  $a_{ij}$  de la matriz, es necesario un análisis que explore la importancia de cada una de las entradas de la matriz, las cuales corresponden a los valores de supervivencia, crecimiento y fecundidad. En otras palabras, lo que nos interesa conocer es qué tan sensible es  $\lambda$  a pequeños cambios en las entradas de la matriz,  $a_{ij}$ . Esto puede medirse a través de lo que se conoce como sensibilidad. En la matriz de sensibilidad, cada entrada de la matriz  $s_{ij}$ , se define como sigue:

$$s_{ij} = \delta\lambda / \delta a_{ij} \quad (3.4)$$

Otra forma de obtener las entradas de la matriz de sensibilidad es a través de los elementos de los eigenvectores izquierdo y derecho:

$$s_{ij} = \mathbf{v}_i \mathbf{w}_j / \langle \mathbf{v}, \mathbf{w} \rangle \quad (3.5)$$

donde  $\langle \mathbf{v}, \mathbf{w} \rangle$  denota el producto escalar entre ambos vectores.

Los valores de la matriz de sensibilidades miden el efecto que tienen sobre  $\lambda$ , pequeños cambios por una cantidad fija en las entradas de la matriz ( $a_{ij}$ ). Sin embargo, las entradas  $a_{ij}$  se estiman en diferentes escalas; los valores de supervivencia y crecimiento representan probabilidades y están dados como proporciones de la cantidad original de individuos en cada categoría que siguieron diferentes destinos, mientras que las entradas de fecundidad pueden tener valores de números enteros y fraccionarios (Caswell 1989). Las limitaciones en la interpretación de las sensibilidades dada por esta causa, llevaron a la formulación de una medida analítica de sensibilidad proporcional que se conoce como elasticidad (de Kroon *et al.* 1986). La elasticidad es una medida de la contribución relativa que cada elemento de la matriz hace a  $\lambda$  y las entradas de la matriz de elasticidades para cada elemento ( $e_{ij}$ ) se definen como:

$$e_{ij} = (a_{ij}/\lambda) (s_{ij}) \quad (3.6)$$

donde  $a_{ij}$  es cada uno de los elementos de la matriz de transiciones y  $s_{ij}$  el valor correspondiente de sensibilidad. De esta manera, por cada valor  $a_{ij}$  de la matriz de transición hay un valor correspondiente  $e_{ij}$  en la matriz de elasticidades.

El análisis de elasticidad tiene una ventaja desde el punto de vista interpretativo que radica en que la sumatoria de todas las entradas de esta matriz es la unidad  $\Sigma(e_{ij})=1$  (de Kroon *et al.* 1986).

Ahora bien, los valores  $a_{ij}$  de la matriz de transición resumen los principales parámetros demográficos: la permanencia en la misma categoría (S), la fecundidad (F), el crecimiento (G) y el retroceso a categorías anteriores (D), que también quedan representados con sus valores correspondientes  $e_{ij}$  en la matriz de elasticidad. De esta manera, podemos sumar todos los valores

correspondientes de cada parámetro demográfico y conocer su contribución proporcional a  $\lambda$  y, por ende, su importancia relativa para el crecimiento de la población. Lo anterior permite dilucidar algunos aspectos de la historia de vida de la población en cuestión; al mismo tiempo permite hacer comparaciones entre poblaciones de la misma especie, entre especies con historias de vida similares e incluso entre especies con historia de vida muy diferentes (Silvertown *et al.* 1993).

### **III.7. Construcción de la matriz de proyección poblacional.**

El principal método de análisis de datos en esta tesis se basa en matrices de proyección poblacional de tipo Lefkovitch. Para construir la matriz de transiciones correspondiente a la población de tepozán en el PECM, primero se reconocieron las diferencias entre los individuos de la población y se clasificaron en diferentes categorías de estado. Una vez definidas las categorías, se determinó para cada categoría cuántos individuos permanecieron en la misma categoría y cuántos crecieron hasta transitar a la siguiente categoría en el lapso de un año. Por último, se calculó la fecundidad en cada una de las categorías adultas. A continuación se describe con detalle cuáles fueron las etapas para construir la matriz.

#### **III.7. a. Clasificación de los individuos**

Cuando se subdivide una población en categorías de estado se pueden reconocer dos fuentes de error: 1) la subdivisión de la población en muchas categorías puede conducir a errores

relacionados con pequeños tamaños de muestra dentro de cada clase y 2) por el contrario, cuando se subdivide una población en pocas categorías, el intervalo entre categorías puede ser muy grande y cada categoría incluir individuos cuyos comportamientos demográficos pueden ser distintos (Valverde 1995). La mejor selección debe ser la que determine un número de categorías que minimicen ambos errores. Moloney (1986) propuso un algoritmo para seleccionar el número apropiado de categorías de estado con base en la distribución y el tamaño de muestra. Sin embargo, este algoritmo no considera cómo los estados del ciclo de vida pueden contribuir a  $\lambda$  (Enright *et al.* 1995) por lo que una clasificación de Moloney puede ser estadísticamente correcta, pero no reflejar lo que biológicamente pasa en cada uno de los estados del ciclo de vida de una población. La selección de categorías basada en un buen conocimiento de la biología de la especie puede ser una buena decisión para trabajar los modelos demográficos (Larson 1992; Valverde 1995). En este trabajo se decidió hacer una clasificación subjetiva, pero que representara lo que sucede de manera real en la población. La población se clasificó en intervalos de 1 m de altura, dando lugar a cuatro categorías y una última categoría que comprendió a individuos mayores de 4 m. De esta manera se reconocieron seis categorías: semillas, juveniles (0.01-1m), y cuatro categorías de adultos (1-2m), (2-3m), (3-4m) y (>4m). Cabe mencionar que la de juveniles (J) incluye a individuos de escasos centímetros hasta individuos de 1m.

### III.7.b. Supervivencia y crecimiento

Al inicio del estudio, tiempo ( $t$ ), se determinó el número de individuos en cada categoría; posteriormente se siguió el destino de cada individuo al cabo de una año, tiempo ( $t+1$ ), y se registró

para cada categoría, cuántos individuos sobrevivieron permaneciendo en la misma categoría y cuántos presentaron un incremento en altura suficiente para transitar a la siguiente categoría. Con los datos obtenidos, se construyó una tabla de frecuencias ubicando los valores de permanencia en la diagonal principal y los de crecimiento en la subdiagonal. De esta manera, tomando como ejemplo la categoría A1, al término de un año, 31 individuos permanecieron en la misma categoría y 8 crecieron hasta alcanzar la siguiente categoría (Cuadro 1).

Cuadro 1. Cuadro de frecuencias que indica las diversas transiciones demográficas de los individuos establecidos de *B. cordata* en el matorral perturbado del PECM.

Destino en t+1	Estado inicial (t)					
	S	J	A1	A2	A3	A4
S	116909					
J	135	4				
A1		2	31			
A2			8	32		
A3				8	16	
A4					5	8
Muertes	27,718,493	682	0	0	0	0
Total (n)	27,835,537	688	39	40	21	8

De manera adicional, únicamente para los individuos de la categoría J, la cual comprende individuos de hasta 1 m de altura, se tomaron datos mensuales de supervivencia; en estos individuos, el criterio para considerar si una planta estaba viva consistió en la presencia de hojas; por lo tanto, se consideró muerta una planta cuando se registraba ausencia de hojas (no hubo rebrotes en ninguno de los casos registrados), o bien, cuando el tallo de la planta se encontraba postrado.

La permanencia en la categoría de semillas de un año a otro supone la existencia de un banco de semillas, es decir, que una proporción de las semillas producidas queda latente en el suelo al menos un año. Las semillas de *B. cordata* pueden permanecer viables por periodos más prolongados de un año si se les almacena en frascos (Orozco-Segovia com. pers.). En un estudio realizado en el PECM se almacenaron semillas de *B. cordata* por un periodo de 2 años y posteriormente se les puso a germinar en un vivero, obteniéndose un 80 % de germinación (Mendoza-Hernández 2002). Obviamente, la latencia de las semillas almacenadas en condiciones artificiales puede ser muy diferente a la que se dé en condiciones naturales. Sin embargo, un estudio realizado en la Reserva del Pedregal de San Ángel, la cual se asienta sobre el mismo sustrato volcánico que el PECM y se encuentra a pocos kilómetros de este último, determinó que *B. cordata* es una especie que forma parte del banco de semillas persistente (Martínez-Orea 2001); dicho estudio estimó que el 0.42 % de las semillas que se producen en una temporada reproductiva puede permanecer latente al cabo de un año. Considerando lo anterior, este estudio trabajó con el supuesto de que el banco de semillas en el PECM era similar al de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. De esta manera se obtuvo el valor de permanencia en la categoría de semillas.

Cabe destacar que durante el lapso de tiempo que duró este estudio, en la categoría A4, la cual representa a individuos adultos mayores de 4 m, no se registró mortalidad; en consecuencia, la probabilidad de sobrevivir en esta categoría ( $S_{66}$ ) fue 1.0; esto representa problemas para el modelo, pues en teoría supondría que los individuos de esta categoría son “eternos”. Lo que sucede en la realidad es que el periodo de vida de estos árboles supera por mucho el periodo de registro de este estudio demográfico. Para solucionar este problema, se decidió asignar arbitrariamente el valor de 0.95 a la supervivencia de los árboles de esta categoría.



### **III.7. c Fecundidad**

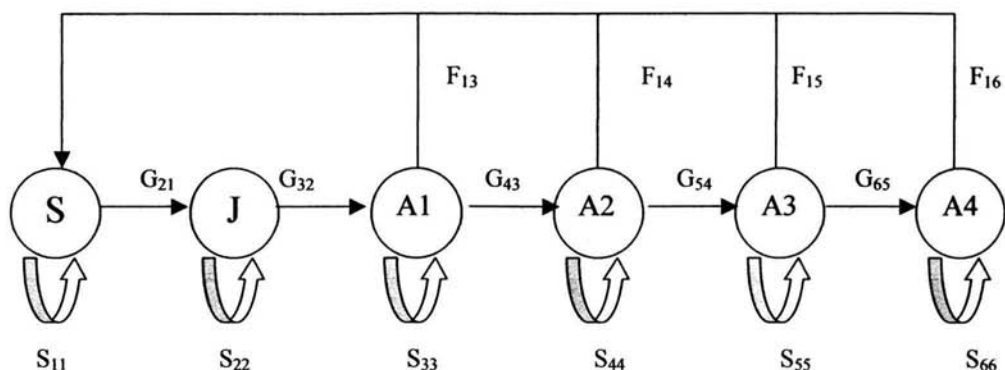
La fecundidad se estimó en términos del número de semillas que, en promedio, produjo un individuo de cada una de las categorías adultas. Para determinar el promedio de la producción de semillas por categoría, fuera de los cuadros de muestreo, se seleccionaron 80 individuos femeninos de todas las categorías de altura y en cada uno se cosechó una panícula, cuya longitud se midió y se determinó el número de frutos que tenía. Con estos datos se hizo un análisis de regresión para establecer la relación entre el número de frutos producidos y la longitud de la panícula. Dado que el coeficiente de correlación resultó no significativo ( $p > 0.05$ ), se decidió tomar el promedio del número de frutos por categoría, tal como se hizo en otro estudio demográfico que presentó la misma situación (Durán 1992).

Una vez obtenido el número promedio de frutos por panícula, éste se multiplicó por el número de panículas producidas por los individuos registrados en cada categoría; el resultado obtenido se multiplicó por el número promedio de semillas producidas por fruto. Éste se obtuvo a partir de 50 frutos que se colectaron de distintas plantas fuera de los cuadros de muestreo. Por último, el número total de semillas producidas por los individuos de cada categoría se dividió entre el total de plantas femeninas en cada una de las categorías de adultos (Cuadro 2).

Cuadro 2. Desglose de las operaciones realizadas para obtener los valores correspondientes a la fecundidad en las cuatro categorías de adultos.

	Adultos (3)	Adultos (4)	Adultos (5)	Adultos (6)
(a) No. promedio de frutos por panícula	770	1,041	1,130	1,577
(b) Número total de panículas por categoría	64	617	1,019	1,324
(c) Número de frutos por panícula $a * b$	49,280	642,297	115,1470	208,7948
(d) Número promedio de semillas por fruto	48	48	48	48
(e) Número de semillas por fruto $c * d$	2,365,440	30,830,256	55,270,560	100,221,504
(f) Número de plantas femeninas	13	21	9	5
(g) Fecundidad promedio por categoría $\frac{(e)}{(f)}$	181,957	1,468,107	6,141,173	20,044,300

Estos valores de fecundidad se pueden ubicar en el primer renglón de la matriz de proyección (Figura 6), ya que las categorías adultas contribuyen con la producción de semillas a la primera categoría. Con estos datos se completan los principales parámetros demográficos (permanencia, crecimiento y fecundidad) y se cubre el ciclo de vida de la población del tepozán. El ciclo de vida de *B. cordata*, se puede ilustrar mediante un diagrama que ilustre la correspondencia entre las distintas etapas del ciclo y sus respectivas contribuciones (Figura 6)



	S	J	A1	A2	A3	A4
S	S <sub>11</sub>	0	F <sub>13</sub>	F <sub>14</sub>	F <sub>15</sub>	F <sub>16</sub>
J	G <sub>21</sub>	S <sub>22</sub>	0	0	0	0
A1	0	G <sub>32</sub>	S <sub>33</sub>	0	0	0
A2	0	0	G <sub>43</sub>	S <sub>44</sub>	0	0
A3	0	0	0	G <sub>54</sub>	S <sub>55</sub>	0
A4	0	0	0	0	G <sub>65</sub>	S <sub>66</sub>

Figura 6. Diagrama del ciclo de vida y su correspondencia con las diferentes entradas matriz de transición de la población de *Buddleia cordata* en el Ajusco medio. En el diagrama, los círculos representan las diferentes categorías de tamaño S (semillas) J (juveniles), A1 (Adultos 1), A2 (Adultos 2), A3 (Adultos 3) y A4 (Adultos 4); las flechas indican las posibles contribuciones entre categorías.  $G_{ij}$  = probabilidad de transición de la categoría j a la categoría i;  $S_{ij}$  = probabilidad de permanencia en la misma categoría;  $F_{ij}$  = contribución reproductiva de la categoría i.

### **III.8. Intervalos de confianza de ( $\lambda$ )**

La estimación de la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) está sujeta a incertidumbre debido a los errores que se cometen al calcular las tasas de supervivencia, crecimiento y fecundidad. Las correlaciones entre pares de transiciones son negativas debido a que si la probabilidad de permanecer en cierta categoría es sobreestimada, la probabilidad de transitar a otra categoría inevitablemente será subestimada. Dado que  $\lambda$  de las entradas  $a_{ij}$  de la matriz **A**, se reconoce incertidumbre asociada con el cálculo de la misma. Para tener mayor certeza del valor calculado existen métodos de remuestreo para obtener los intervalos de confianza de  $\lambda$ ; uno de ellos es el método Monte Carlo (Álvarez-Buylla y Slatkin 1993).

En este estudio los intervalos de confianza para  $\lambda$  se calcularon con el programa Modelos Monte Carlo desarrollado por M. Martínez-Ramos y L. Hoffman en el 2002, este programa considera que las probabilidades de transición muestran una distribución binomial y las probabilidades de fecundidad una distribución tipo poisson. Asimismo, requiere del cálculo de la desviación estándar de los valores de fecundidad.

### **III.9. Simulaciones matriciales**

Debido a que el año en que se realizó este estudio no se tuvo la oportunidad de registrar los cambios que suceden en las etapas tempranas del ciclo de vida, debido a que la mortalidad en éstas

fue inusualmente alta, se decidió realizar simulaciones numéricas para evaluar cuál es el aporte que pueden tener en la demografía del tepozán.

Se sabe que *B. cordata* es una especie secundaria que forma un banco persistente de semillas capaces de germinar después de un año de su producción, pero no se ha evaluado con precisión cuánto tiempo pueden permanecer las semillas en el suelo; tampoco se ha diferenciado cuántas de las semillas que germinan en un momento dado provienen del banco de semillas o de la producción reciente que se incorpora al suelo por lluvia de semillas. Por lo anterior, se conoce muy poco sobre el desempeño real del banco de semillas y la importancia de éste para la dinámica poblacional de *B. cordata*. Se sabe que para muchas especies colonizadoras de ambientes perturbados el banco de semillas puede ser muy importante (Martínez-Orea 2001). Incluso para especies arbóreas pioneras, el banco de semillas puede constituir un elemento muy importante para la tasa de incremento de la población y tener valores muy altos de elasticidad (Álvarez-Buylla 1994). Para evaluar cómo podría afectar el banco de semillas la dinámica poblacional de *B. cordata*, deliberadamente se asignó un valor muy alto (0.25) a la entrada correspondiente y se volvió a proyectar la matriz para determinar cómo cambiaban los valores de elasticidad y la  $\lambda$ , esto supone que el 25% de las semillas queda latente en el banco; a esta simulación se le designó como MS1 para distinguirla de la matriz principal.

El año en que se realizó este trabajo la mortalidad en las primeras etapas del ciclo de vida fue muy grande, lo cual dificultó la apreciación de lo que sucede en cada etapa (plántulas, infantiles brinzales y juveniles), ya que se consideró que todas estas fases del ciclo de vida se comportaban demográficamente igual y se les agrupó en una sola categoría (categoría J, menores que un metro). Lo anterior, sería equivalente a decir que una plántula recientemente reclutada, de 1 cm de altura,

tiene la misma probabilidad de sobrevivir que una planta juvenil de 95 cm. Con el propósito de explorar cómo sería la dinámica poblacional de las fases de plántulas, infantiles y brinzales, en caso de que se hubiera tenido oportunidad de registrar la supervivencia, mortalidad y crecimiento en estas etapas, se realizó otra proyección matricial, a la cual se designó como MS2. Para simular esta situación, se trabajó con los datos obtenidos en el primer censo de 1993, pero en lugar de agruparlos en una sola categoría, como en la matriz principal de este estudio, se les reagrupó en cuatro categorías; las tres primeras se clasificaron en intervalos de 10 centímetros cada una, mientras que la cuarta abarcó individuos de 31 a 100 centímetros; de esta manera, los individuos que se agruparon en la categoría J de la matriz principal, se reagrupan en las categorías de plántulas (PI), infantiles (I), brinzales (B) y juveniles (J). Después, se trabajó con el supuesto de que del total de individuos en cada categoría, PI (n=323), I (n=226), B (n=70) y J (n=36) una proporción del 10% permaneció en la misma categoría de un año al siguiente, 10% creció hasta alcanzar la siguiente categoría y el 80% restante se murió. La categoría S (semillas) y las cuatro categorías de adultos quedaron clasificadas de la misma manera que se hizo para construir la matriz principal (Cuadro 3).

MATERIALES Y MÉTODO

Cuadro 3. Cuadro de frecuencias que representa los destinos de los individuos de la población de *Buddleia cordata*, considerando varias etapas tempranas del ciclo de vida.

Destino en t + 1	Estado inicial (t)								
	S	PI	I	B	J	A1	A2	A3	A4
S	116,909								
PI	135	32							
I		32	22						
B			22	7					
J				7	3				
A1					3	31			
A2						8	32		
A3							8	16	
A4								5	8
Muertes	27,718,493	259	182	56	30	0	0	0	0
Total	27,835,537	323	226	70	36	39	40	21	8

Por último, se hizo otra simulación con esta misma matriz pero modificando la entrada correspondiente a la permanencia en la categoría de semillas considerando que un alto porcentaje (25%) permanece en el banco de semillas, a esta matriz se le llamó MS3.

## IV. RESULTADOS

### IV.1. Estructura poblacional

Al inicio del estudio la estructura de la población presentó una distribución tipo “j” invertida, donde se puede apreciar que la categoría J, que corresponde a plántulas, infantiles y juveniles tiene una frecuencia muy alta en comparación con las otras categorías. El 86% de la población se concentra en esta categoría (Figura 7). Si para obtener una visión más fina, dividimos la categoría 2 en cuatro sub-categorías con intervalos de 10 cm las tres primeras y la cuarta con un intervalo de 70 cm, tal como se describió en la sección anterior, se puede notar que la categoría de 0.01 a 10 cm concentró el 40% de la muestra poblacional (Figura 8).

### IV. 2. Supervivencia

Se observó una supervivencia diferencial asociada con las categorías de tamaño. La gran mayoría de los individuos en la categoría J, que comprende a los individuos de hasta un metro de altura, murieron en el transcurso del estudio, mientras que los individuos en las categorías más grandes no presentaron mortalidad. Esto muestra que las primeras etapas del ciclo de vida representan una etapa crítica de alta mortalidad; una vez que los individuos alcanzan un metro de altura, la mortalidad disminuye considerablemente. En este estudio la supervivencia de los individuos menores que un metro fue alta durante los primeros seis meses del estudio y a partir de junio presentó un decremento abrupto (Figura 9).



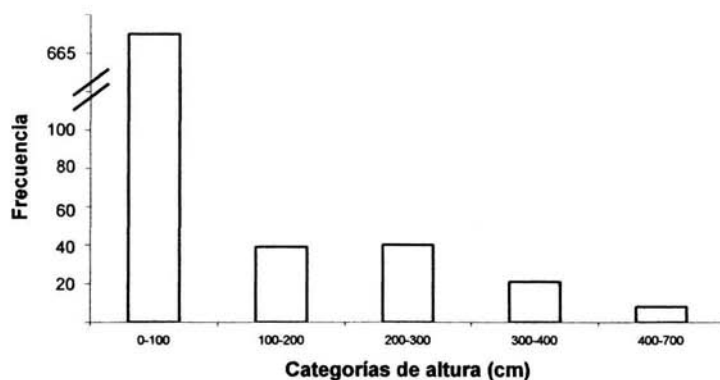


Figura 7. Distribución del número de individuos de *Buddleia cordata* en diferentes categorías de tamaño en el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM).

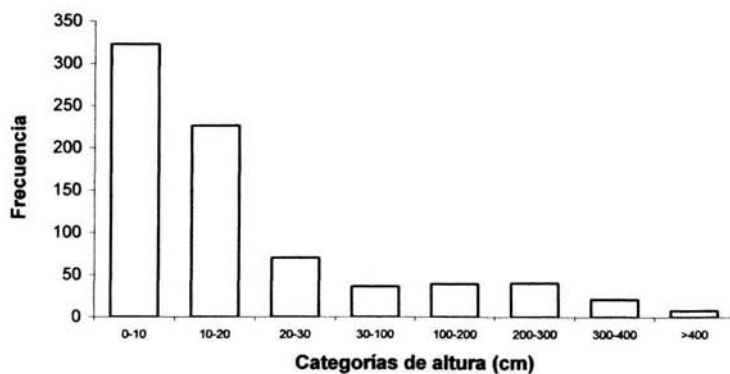


Figura 8. Distribución del número de individuos de *Buddleia cordata* considerando varias categorías de etapas tempranas.

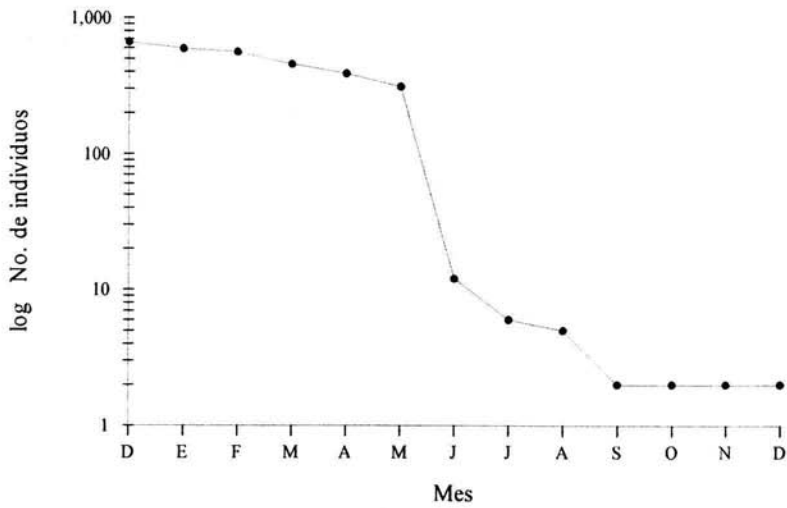


Figura 9. Supervivencia de los individuos de *Buddleia cordata* menores de 1m de altura en el PECM durante 1993.

#### IV. 3. Crecimiento

Se observó que, en general, el crecimiento promedio de los individuos fue mayor conforme la categoría de tamaño fue más grande. En general, ninguna de las categorías tuvo un crecimiento promedio mayor a un metro en un año (Cuadro 4).

Cuadro 4. Crecimiento promedio de los individuos de *Buddleia cordata* en el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM).

Categoría	Altura Promedio Inicial	Altura Promedio final	N	Crecimiento Promedio (cm)	e.e.
J	34.40	36.60	6	3.67	
A1	157.18	171.00	39	14.33	4.26
A2	248.55	263.37	40	21.37	5.07
A3	352.00	372.66	21	27.81	7.50
A4	518.75	361.87	8	43.12	12.57

#### IV. 4. Patrón de reproducción

La producción de panículas fue mayor conforme aumentó el tamaño de los adultos, lo cual sugiere que la altura de los individuos influye en su vigor reproductivo. Se observó que en todas las categorías, con excepción de la categoría 5, el número de plantas femeninas fue mayor que el de plantas masculinas (Cuadro 5).

RESULTADOS

Cuadro 5. Inflorescencias producidas por individuos femeninos y masculinos de *Buddleia cordata* en el PECM.

Categoría	No. total de individuos femeninos	No. total de individuos masculinos	Individuos de sexo Indeterminado	No. total de inflorescencias femeninas	No. total de inflorescencias masculinos
J			6		
A1	13	10	16	64	46
A2	21	11	8	617	527
A3	9	11	1	1019	2765
A4	5	3	0	1324	807

El número promedio de semillas por fruto, que se calculó a partir de los 50 frutos colectados fuera del transecto, fue de  $48.2 \pm 14.46$ . Dado que la producción de panículas se incrementó con el tamaño de los individuos, la producción estimada de semillas producidas por un individuo fue mayor hacia las categorías de mayor altura.

Los análisis de regresión mostraron que el número de panículas se relaciona mejor con el área basal de los árboles ( $r= 0.845$ ;  $p < 0.001$ ) que con su cobertura ( $r= 0.751$ ;  $p < 0.001$ ) o con su altura ( $r=0.649$ ;  $p < 0.001$ ).

#### IV. 5. Modelo matricial de proyección poblacional

Con base en los cambios de frecuencias descritos en el cuadro 2 y adicionando los valores de fecundidad descritos en el cuadro 1, ambos en la sección de método, se construyó la matriz de transición (Cuadro 6).

Cuadro 6. Matriz de transición para la población de *Buddleia cordata* en el matorral perturbado del PECM.

		Categorías en el tiempo t					
Destino en t+1	S	J	A1	A2	A3	A4	
S	0.0042	0	181,957	1,468,107	6,141,173	20,044,300	
J	4.8E-06	0.006	0	0	0	0	
A1	0	0.003	0.795	0	0	0	
A2	0	0	0.205	0.800	0	0	
A3	0	0	0	0.200	0.762	0	
A4	0	0	0	0	0.238	0.950	

En la matriz de transición se aprecia que los valores de permanencia y crecimiento para las categorías S y J fueron muy bajos. En todas las categorías adultas los valores de permanencia fueron más altos que los de transición; las categorías A1, A2 mostraron proporciones muy similares de permanencia y transición.

#### IV.6. Tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ )

El valor de  $\lambda$  para la población de *B. cordata* en el matorral perturbado del PECM fue de 1.071, los intervalos de confianza al 95 % ( $\pm 0.002$ ) indican que el valor de  $\lambda$  es significativamente diferente

de la unidad, lo cual significa que la población está creciendo.

El valor de  $\lambda$  obtenido de la simulación que considera el mismo número de categorías que la matriz principal, pero que supone que una alta proporción de semillas permanece en el banco (MS1), también corresponde a un aumento de la población. Por otro lado, las simulaciones, en las que se incluyen varias etapas tempranas del ciclo de vida (MS2 y MS3) mostraron valores de  $\lambda$  por debajo de la unidad (Cuadro 7).

Cuadro 7. Tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) y sus límites de confianza estimados para la población de *Buddleia cordata* en el PECM en 1993; a) matriz principal, b) simulación MS1, c) simulación MS2 y d) simulación MS 3.

Matriz	$\lambda$	Límites de confianza
a) Principal	1.071	$\pm 0.0026$
b) MS1	1.084	$\pm 0.0027$
c) MS2	0.982	$\pm 0.0018$
d) MS3	0.986	$\pm 0.0018$

#### IV. 7. Análisis de Elasticidad

Los valores de elasticidad correspondientes a la permanencia (S) en las categorías A1, A2 y A3 de la matriz principal fueron muy similares, por lo que la aportación de cada una de estas categorías tuvo aproximadamente la misma importancia para el crecimiento de la población

## RESULTADOS

(cuadro 8). La permanencia en la categoría A4 fue más alto que el de cualquier otra entrada, ya que el valor de elasticidad en esta casilla fue de 29%. Los valores correspondientes al crecimiento de las categorías S, J, A1 y A2 fueron muy similares, los valores de fecundidad fueron muy pequeños y se incrementaron al aumentar la categoría de tamaño. Considerando todos los valores de elasticidad y asignándolos a su parámetro correspondiente, se puede apreciar que la contribución proporcional de la supervivencia ( $S= 0.7193$ ) es la más importante seguida por el crecimiento ( $G= 0.2317$ ) y la fecundidad ( $F= 0.0491$ ), por lo tanto,  $\lambda$  es más sensible a cambios en las permanencias que en cualquier otro parámetro. El crecimiento es el parámetro que le sigue en importancia y al final la fecundidad con valores muy bajos (Cuadro 8).

Cuadro 8. Matriz de elasticidad de la matriz principal; en negritas se presentan los valores de permanencia y subrayados los más grandes

	S	J	A1	A2	A3	A4
S	<b>0.0002</b>	0.0000	0.0004	0.0024	0.0077	0.0385
J	0.0491	<b>0.0003</b>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
A1	0.0000	0.0491	<b><u>0.1398</u></b>	0.0000	0.0000	0.0000
A2	0.0000	0.0000	0.0487	<b><u>0.1421</u></b>	0.0000	0.0000
A3	0.0000	0.0000	0.0000	0.0462	<b><u>0.1419</u></b>	0.0000
A4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0385	<b><u>0.2951</u></b>

Para la matriz de simulación MS1, la cual considera que la permanencia en la categoría de semillas es muy alta, se obtuvieron valores de elasticidad muy similares a los de la matriz principal; el valor más alto de elasticidad se presenta en la entrada correspondiente a la permanencia en la categoría A4; la supervivencia es el parámetro más importante, seguido por el crecimiento y la fecundidad (Cuadro 9a). La matriz de simulación MS2, que considera varias etapas tempranas de desarrollo pero conserva los mismos valores en las categorías de semillas y

## RESULTADOS

---

adultos presentó el mismo patrón que la matriz principal y la MS1, ya que el valor de elasticidad más alto correspondió a la última categoría de adultos y los valores de supervivencia fueron los más altos, seguidos por los de crecimiento y fecundidad (Cuadro 9b). Por último, la matriz de simulación MS3 que consideró varias etapas tempranas de desarrollo y un banco de semillas con valor alto, mostró una amplia similitud con las matrices anteriores; los valores de elasticidad más altos se concentran en la entradas correspondientes a las permanencias y el valor más alto fue el correspondiente a la última categoría de adultos (Cuadro 9c).



## RESULTADOS

Cuadro 9. Matrices de elasticidad correspondientes a las diferentes simulaciones, a) MS1, b) MS2 y c) MS3. en negritas se presentan los valores de permanencia y los más grandes están subrayados.

a)	S	J	A1	A2	A3	A4
S	<b>0.0154</b>	0.0000	0.0005	0.0029	0.0088	0.0393
J	0.0515	<b>0.0003</b>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
A1	0.0000	0.0491	<b>0.1396</b>	0.0000	0.0000	0.0000
A2	0.0000	0.0000	0.0510	<b>0.1415</b>	0.0000	0.0000
A3	0.0000	0.0000	0.0000	0.0481	<b>0.1400</b>	0.0000
A4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0393	<b>0.2703</b>

b)	S	PI	I	B	J	A1	A2	A3	A4
S	<b>0.0001</b>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0001	0.0005	0.0148
PI	0.0154	<b>0.0017</b>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
I	0.0000	0.0154	<b>0.0017</b>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
B	0.0000	0.0000	0.0154	<b>0.0018</b>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
J	0.0000	0.0000	0.0000	0.0154	<b>0.0014</b>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
A1	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0154	<b>0.0693</b>	0.0000	0.0000	0.0000
A2	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0154	<b>0.0717</b>	0.0000	0.0000
A3	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0153	<b>0.0766</b>	0.0000
A4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0148	<b>0.6377</b>

c)	S	PI	I	B	J	A1	A2	A3	A4
S	<b>0.0060</b>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0001	0.0007	0.0166
PI	0.0175	<b>0.0020</b>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
I	0.0000	0.0175	<b>0.0019</b>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
B	0.0000	0.0000	0.0175	<b>0.0020</b>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
J	0.0000	0.0000	0.0000	0.0175	<b>0.0016</b>	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
A1	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0175	<b>0.0765</b>	0.0000	0.0000	0.0000
A2	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0175	<b>0.0791</b>	0.0000	0.0000
A3	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0173	<b>0.0842</b>	0.0000
A4	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0166	<b>0.5905</b>

## V. DISCUSIÓN

### V.1. Estructura poblacional

La estructura poblacional al inicio del estudio presentó una distribución tipo I (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1995), también conocida como “j” invertida, observándose una alta frecuencia de individuos en las etapas tempranas y una baja frecuencia de individuos hacia las etapas más avanzadas (Figura 8). Una distribución de este tipo denota una regeneración activa de la población ya que se puede suponer que la alta frecuencia de plantas de etapas tempranas es consecuencia de eventos recientes de reclutamiento que incorporan nuevos individuos a la población. Asimismo, una alta frecuencia de individuos pequeños manifiesta que los micrositios favorables para la germinación y desarrollo de las fases tempranas son abundantes (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1995).

La estructura poblacional puede ilustrar cómo se están desarrollando los individuos de una población en un momento específico, pero no contempla los cambios que se pueden presentar en el tiempo, de tal manera, que la estructura puede variar de un año al siguiente. Para el caso de la población de tepozán en el PECM, al principio se presentó una estructura de tipo I, pero debido a la alta mortalidad de individuos de etapas tempranas, al final del estudio se observó una estructura de tipo II, la cual se caracteriza por una mayor frecuencia de individuos de etapas avanzadas que de etapas tempranas. Se ha visto que algunos árboles pioneros de ambientes tropicales cambian de una estructura tipo I en sitios recién perturbados, a una de tipo II en sitios sucesionales con el dosel cerrado (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1995).

Si consideramos que *Buddleia cordata* es una especie secundaria que crece en sitios perturbados, es posible que un cambio en el tipo de estructura indique una modificación en las

condiciones, tal que, actualmente estemos presenciando un estado más avanzado de regeneración en el matorral perturbado; aunque hay que tomar con reserva este supuesto ya que solamente se cuenta con datos de un año y sería necesario tener un registro a más largo plazo para confirmar esta aseveración. Por otra parte, un cambio en la estructura poblacional también puede estar relacionado con otros factores que varían de un año al siguiente, como por ejemplo, una variación climática que afecte la supervivencia de las etapas tempranas.

## V.2. Supervivencia y mortalidad

La supervivencia de los individuos en las diferentes categorías de altura en la población de *B. cordata* muestra un comportamiento que evidencia una etapa crítica; las etapas tempranas (plantas menores de un metro de altura) exhibieron, al término de un año, una mortalidad mayor al 98%, mientras que en las etapas adultas no se registró mortalidad. En primera instancia, esto sugiere que existe una altura umbral que, una vez superado, se manifiesta en un aumento considerable de la supervivencia. Este patrón de supervivencia es similar al de otras especies de vida larga en las cuales la mortalidad se concentra en las etapas tempranas y posteriormente se mantiene constante en las etapas adultas (Álvarez-Buylla 1994; Cipollini *et al.* 1994; Durán 1992; Mendoza 1994).

Algunos estudios sugieren que una causa importante de mortalidad en las etapas tempranas de desarrollo del tepozán es la desecación (González-Zertuche *et al.* 2002; Mendoza-Hernández 2002, Arnaz com. pers.). El año en que se realizó este estudio fue muy seco ya que se registró una precipitación de 690 mm, que fue muy inferior al promedio de 945 mm. Un estudio realizado exclusivamente con los estados iniciales de desarrollo del tepozán en el

PECM. el mismo año que se realizó este estudio, reportó que los mayores índices de mortalidad en estas etapas se concentran en los meses secos, enero a marzo (Mendoza-Hernández 2002). En mi estudio registré una mortalidad constante de diciembre a mayo, mostrando un incremento considerable al inicio de la época de lluvias (Figura 9). Por otro lado, un patrón general que se observó en los individuos de estas categorías fue que las hojas se secaron antes de morir las plantas, lo cual sugeriría que murieron como consecuencia de un periodo prolongado de sequía. Por lo anterior, los resultados de este estudio apoyan la idea de que la falta de agua parece ser una limitante ambiental importante para la supervivencia de los individuos de etapas tempranas. Si consideramos los factores biológicos, se debe mencionar que durante el estudio no se observó que las plantas de etapas tempranas sufrieran algún tipo de herbivoría, por lo cual, queda descartada esta posibilidad como la causa de muerte al menos en el año en que se llevó a cabo esta investigación.

### **V.3. Germinación de semillas y establecimiento de plántulas**

Al inicio del estudio, en el primer censo, que se efectuó en diciembre de 1992, se observó una densidad muy alta de plántulas (plantas de hasta 10 cm de alto). De hecho, la densidad de individuos de etapas tempranas de desarrollo era tan alta que hubiera sido imposible marcarlas a todas; en consecuencia, se decidió utilizar un tamaño de muestra más pequeño que permitiera dar un seguimiento adecuado a los individuos de estas etapas, tal como se describió en la sección de Materiales y Método. Lo anterior sugiere que las condiciones edáficas y climáticas prevalecientes en 1992 fueron favorables para la reproducción, germinación de semillas y posterior establecimiento de plántulas. Sin embargo, al siguiente evento de establecimiento de

plántulas, en octubre y noviembre de 1993, solamente emergieron 135 plántulas en todo el transecto donde se llevó a cabo este trabajo. La misma situación observó Mendoza-Hernández (2002), donde al inicio del trabajo, también en 1992, se marcaron 1,500 plantas de etapas tempranas (incluidas plántulas) en un área de 15 m<sup>2</sup> y al año siguiente solamente se registró la emergencia de 30 plántulas en esa misma área. Un cambio tan radical de un año al siguiente apunta a que la variación en algún factor físico o biológico puede afectar drásticamente la germinación de semillas y el posterior establecimiento de plántulas.

Las semillas de *B. cordata* se producen en grandes cantidades año tras año, son fotoblásticas y pueden presentar altos porcentajes de germinación inmediatamente después de la dispersión, aún estando expuestas a cantidades bajas de luz; también presentan un amplio intervalo de tolerancia a la temperatura, pareciera que sus requerimientos para germinar son muy flexibles, sin embargo, la sequía y la oscuridad pueden evitar su germinación (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1990).

Asimismo, algunos trabajos realizados en ambientes controlados han reportado que la humedad puede ser un factor determinante en el porcentaje de germinación de semillas de tepozán; estos estudios han registrado que el riego frecuente puede promover mayores porcentajes de germinación (Martínez-Orea 2001; Mendoza-Hernández 2002). Como ya se mencionó, el año en que se realizó este estudio fue muy seco, por lo cual, la escasez de agua pudo ser un factor determinante para la germinación de semillas y el posterior establecimiento de plántulas.

#### **V.4. Sucesión y demografía**

Existe una clara relación entre los eventos demográficos de las poblaciones y los eventos sucesionales. Muchas especies requieren de disturbios para establecerse y desarrollarse a la vez que avanza con el proceso sucesional (Horvitz y Schemske 1986; Menges 1990; Álvarez-Buylla 1994; Cipollini *et al.* 1994; Valverde 1995). En muchos casos los disturbios son necesarios para el establecimiento de algunas especies secundarias. La presencia y proliferación de *B. cordata* en el matorral perturbado del PECM probablemente se deba al efecto de un disturbio artificial provocado por los asentamientos irregulares. Aunque es innegable la capacidad de esta especie para colonizar este tipo de hábitat, algunos estudios revelan que tiene ciertas dificultades para establecerse por tiempo prolongado. Por ejemplo, se observó establecimiento de plántulas de *B. cordata* en las faldas del volcán Parícutín poco después de haber cesado la actividad volcánica en esta zona (Beamon en Norman 1979; Cano-Santana y Meave 1996); pero no se observó dos años después (Cano-Santana y Meave 1996). El establecimiento de plántulas de muchas especies de plantas leñosas está limitado a un breve periodo después del disturbio (*ca.* 1-5 años), particularmente cuando el restablecimiento de biomasa es rápido (Canham y Marks 1985).

#### **V.5. Tasa finita de incremento poblacional**

La tasa finita de incremento poblacional de  $1.074 \pm 0.0072$  de *B. cordata* en el Ajusco medio denota un ligero crecimiento de la población ya que difiere estadísticamente de la esperado para una población en equilibrio numérico ( $\lambda = 1$ ). Considerando que, al momento de realizarse este estudio habían transcurrido cuatro años a partir del desalojo de los

asentamientos irregulares, se puede inferir que la perturbación era muy reciente. Por lo tanto, era de esperarse que siendo *B. cordata* una especie secundaria, su población estuviera creciendo en el matorral perturbado del PECM.

La tasa finita de incremento poblacional que se obtuvo para la población de *B. cordata*, es uno de los valores más altos reportados para estudios demográficos realizados con árboles (Silvertown *et al.* 1993; Bonfil 1998), incluso si se le compara con la de otras especies arbóreas pioneras o que crecen en sitios perturbados (Enrigh 1982; Álvarez-Buylla 1994; Segura 1995). De manera general, los valores de  $\lambda$  obtenidos en estudios demográficos con árboles, sin importar si crecen en sitios perturbados o maduros, reportan valores de  $\lambda$  que denotan poblaciones en equilibrio. Lo anterior podría sugerir que las poblaciones de especies arbóreas secundarias alcanzan rápidamente un equilibrio numérico y la fase de crecimiento poblacional se da en un breve periodo inmediatamente después de la perturbación. No obstante, se debe considerar que en algunos casos el valor de  $\lambda$  puede estar influenciado por el momento en que se llevó a cabo el estudio, por ejemplo, para el eucalipto (*Eucalyptus resinifera*) que es una especie arbórea que invade sitios perturbados en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel se reportó una tasa finita de incremento poblacional en equilibrio ( $\lambda = 1.010$ ), pero el estudio se realizó 32 años después de que el eucalipto empezara su proceso de invasión (Segura 1995).

Haciendo una revisión general de estudios demográficos, se puede apreciar que en especies leñosas o de vida larga que se desarrollan en sitios perturbados, los valores de  $\lambda$  que revelan poblaciones en crecimiento muy por encima de 1 están relacionados con especies arbustivas (Silvertown *et al.* 1993; Cipollini *et al.*; 1994; Martínez-Romero 1997).

En el PECM, además del presente trabajo con el tepezán se han efectuado estudios demográficos de especies vegetales con diferentes formas de crecimiento, las cuales, por su abundancia, se consideraron importantes para el restablecimiento de la comunidad. Estas especies incluyen una herbácea perenne, *Salvia mexicana* (Martínez-Ballesté 1995), un arbusto *Sedum oxypetalum* (Martínez-Romero 1997) y el árbol de encino *Quercus rugosa* (Bonfil 1998). Debido a que estas investigaciones se efectuaron aproximadamente al mismo tiempo que la presente, la comparación de sus lambdas puede ilustrar cómo se desarrollan especies con diferentes formas de vida en el mismo ambiente. Por otra parte, en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, la cual se asienta sobre el mismo sustrato volcánico (derrame del Xitle) que el PECM pero en diferentes cotas altitudinales, se han realizado estudios demográficos en zonas perturbadas con la herbácea perenne *Echeveria gibbiflora* (Larson 1992), el eucalipto, *Eucalyptus resinifera* (Segura 1995) y la cactácea *Mammillaria magnimamma* (Valverde *et al.* 2004). Dadas las grandes similitudes edafológicas y florísticas entre el PECM y la Reserva del Pedregal, resulta interesante comparar la  $\lambda$  obtenida en este estudio, con la de otras especies que crecen en ambientes similares y también en sitios perturbados (Cuadro 10).



DISCUSIÓN

Cuadro 10. Valores estimados de  $\lambda$  para diversas especies del PECM y algunas especies leñosas en estados sucesionales tempranos.

Especie	$\lambda$	Forma de crecimiento	Fuente
+ <i>Echeveria gibbiflora</i>	1.343 * 1.118 *	Hp	Larson 1992
+ <i>Eucalyptus resinifera</i>	1.010 (.965-1.055)	Ar	Segura 1995
+ <i>Quercus rugosa</i>	1.0035	Ar	Bonfil 1998
+ <i>Mammillaria magnimamma</i>	0.967 * (0.872-1.061) 0.945*	Hs	Valverde <i>et al.</i> 2004
+ <i>Salvia mexicana</i>	0.585 *	Hp	Martínez-Ballesté 1994
+ <i>Sedum oxypetalum</i>	1.21 * (1.13-1.29) 1.18 * 1.08-1.28	Ab	Martínez-Romero 1997
+ <i>Buddleia cordata</i>	1.074 (1.055-1.103)	Ar	Este estudio
<i>Araucaria hunsteinii</i>	1.065 *	Ar	Enright 1982
<i>Cecropia obtusifolia</i>	1.018 (0.9928-1.0346)	Ar	Álvarez-Buylla 1994
<i>Lindera benzoi</i>	1.155 * (1.127-1.184)	Ab	Cipollini <i>et al.</i> 1994

Hábito (Ar) Arbóreo, (Ab) Arbustivo, (Hp) Herbácea perenne y (Hs) Herbácea suculenta  
 + Especies del Ajusco medio (PECM) y Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Algunos estudios se efectuaron simultáneamente en lugares conservados y perturbados. El símbolo \* indica las lambdas que se obtuvieron para los sitios perturbados; entre paréntesis se muestran los intervalos de confianza de lambda.

De las cuatro especies del PECM citadas en el Cuadro 10, se pueden reconocer dos grupos con evidentes diferencias ecológicas. Por un lado, están *S. mexicana* y *Q. rugosa*, que son dos especies cuyo desarrollo está estrechamente relacionado con el borde del bosque, ambas presentan lambdas con poblaciones en equilibrio en este tipo de vegetación; cabe destacar que la población de *S. mexicana* que se estudió en el matorral perturbado presentó una  $\lambda$  muy baja

(Cuadro 10) y tiende a desaparecer; por su parte, las plántulas de encino no se pudieron establecer en el matorral perturbado. Por otro lado, están *B. cordata* y *S. oxypetalum* que son especies de sitios perturbados y que presentan poblaciones en crecimiento en el matorral perturbado. Para el caso de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, la única especie que mostró una  $\lambda > 1$  en sitios perturbados fue *Echeveria gibbiflora*.

#### V.6. Análisis de elasticidad

La tasa finita de crecimiento de *B. cordata* es más sensible a cambios en la supervivencia (S) que a cambios en las transiciones de crecimiento (G) y fecundidad (F). Estos resultados son consistentes con los obtenidos para otras especies arbóreas y arbustivas (Silvertown *et al.* 1993). Asimismo, la permanencia en las categorías adultas, particularmente en la categoría A4, concentra los valores más altos de elasticidad. Este resultado también es consistente con el obtenido para otras especies arbóreas o arbustivas que se desarrollan en sitios recientemente perturbados (Enrigh 1982; Álvarez-Buylla 1994; Cipollini *et al.* 1994). Es posible que los individuos adultos de tepozán puedan permanecer el tiempo suficiente hasta que se produzca una nueva perturbación que permita el establecimiento de plántulas y de etapas tempranas.

#### V.7. Análisis de las simulaciones

La matriz de simulación MS1, la cual se construyó con los mismos valores que los de la matriz principal, pero se modificó la entrada correspondiente al banco de semillas, presentó una  $\lambda = 1.088 \pm 0.0071$ , mayor que la de la matriz principal. Los valores de elasticidad también fueron muy semejantes, solamente aumentó ligeramente el valor correspondiente al banco de semillas y

desciende ligeramente el de la última categoría de adultos. También los valores de elasticidad proporcionales de supervivencia, crecimiento y fecundidad fueron muy semejantes, lo cual implica que aunque se sobrestime el banco de semillas con un valor tan alto como el 25%, no tiene mayor repercusión en la población.

Las simulaciones que se realizaron considerando varias categorías de etapas tempranas MS2 y MS3, mostraron valores de  $\lambda$  equivalentes a poblaciones en equilibrio ( $\lambda = 1$ ). Las matrices de elasticidad de ambas simulaciones muestran que la contribución proporcional de la supervivencia es considerablemente mayor que su contraparte en la matriz principal. Asimismo, el valor de elasticidad correspondiente al crecimiento es considerablemente más bajo en ambas matrices que en la matriz principal. Estos resultados confirman el postulado de que el número de categorías en que se divide a la población influye sobre la importancia relativa de los parámetros demográficos. De manera general, al aumentar el número de categorías aumenta la importancia del crecimiento (G) y disminuye la supervivencia (S). De manera contraria, si esa misma población se divide en menor número de categorías, aumenta la importancia de la supervivencia y disminuye la del crecimiento (Enright *et al.* 1995).

#### **V.8. Importancia del tepozán en la regeneración del PECM**

Bajo los supuestos de que *B. cordata* es una especie secundaria que coloniza sitios recientemente perturbados en el altiplano mexicano (Beamon en Norman 1979; Vargas 1985; Cano-Santana y Meave 1996) y de que es una especie arbórea con un periodo de vida relativamente largo, si lo comparamos con herbáceas perennes que también se establecen en sitios perturbados, esperaríamos que su presencia en este tipo de vegetación produjera

DISCUSIÓN

---

condiciones para el establecimiento de otras especies. Sin embargo, en un estudio efectuado en el PECM para evaluar el efecto de la cobertura de *B. cordata* y *Sedum oxypetalum*, bajo las cuales se llevaron a cabo disturbios artificiales de distinta intensidad, los resultados indican que *B. cordata* no limita el establecimiento de nuevas especies, pero tampoco produce condiciones favorables (Ruíz-Amaro 1996). No obstante, debe resaltarse que los resultados de dicho estudio pueden ser parciales ya que solamente registró datos de un año y no se estimó el efecto a más largo plazo. Aún bajo el supuesto de que efectivamente el tepozán no aumente la riqueza de especies ni promueva la colonización de especies perennes, se deben considerar otros atributos con los que esta especie puede contribuir a la regeneración de la vegetación original.

Hace 50 años, en el derrame de lava donde actualmente se asienta el matorral perturbado del PECM, existía una asociación vegetal conocida como Quercetum rugosae fruticosum (Rzedowski 1954), en la cual el componente arbóreo dominante era el encino *Quercus rugosae* con individuos aislados y de poca altura. En este sentido, si se desea recuperar parte de la vegetación original y dirigir los esfuerzos a regenerar un bosque de encino con individuos aislados, el tepozán puede ser un elemento importante ya que un estudio realizado en el PECM ha mostrado que las plántulas de encino, reintroducidas para acelerar el restablecimiento de la vegetación original, aumentan su supervivencia si se cultivan debajo de individuos adultos de tepozán (Cabrera *et al.* 1998). No obstante, es importante resaltar que la regeneración dirigida hacia un bosque de encino se daría de forma muy lenta, incluso si se realizaran prácticas de manejo que permitieran aumentar la supervivencia de plántulas (Bonfil 1998).

Al momento de realizarse este estudio, se registró que la población de *B. cordata* estaba creciendo. Sin embargo, las fases iniciales del ciclo de vida (plántulas e infantiles)

enfrentaban serios problemas para establecerse; incluso dos años después, el establecimiento de plántulas fue muy reducido, su mortalidad fue del 100% a los pocos meses (Mendoza-Hernández 2002). De continuar las características demográficas del tepozán observadas en este estudio (bajo establecimiento y alta mortalidad de plántulas), es muy probable que la población tienda a un equilibrio numérico y a un menor establecimiento de plántulas.

En dado caso, todo parece indicar que de manera natural, la población de *B. cordata* puede mantenerse en equilibrio con individuos adultos y un bajo establecimiento de plántulas hasta que se ocasione otra perturbación y se presenten las condiciones climáticas que favorezcan el establecimiento de plántulas e individuos de etapas tempranas. Ahora bien, suponiendo que la población de tepozán tuviera un decremento por el escaso establecimiento de etapas tempranas y nos interesara mantener sus poblaciones por ser un elemento arbóreo que favorece la regeneración, se debe considerar la reintroducción de plantas con un tamaño que garantice una mayor oportunidad de supervivencia, su ubicación en sitios con suelos bien desarrollados como el borde del bosque y un régimen de riego frecuente (cada 3 días) en la época de secas, de acuerdo con Mendoza-Hernández (2002).

Por último, la presencia del tepozán en el matorral perturbado del PECM es importante por sus atributos como especie nodriza para la regeneración y también porque es el elemento arbóreo dominante en este tipo de vegetación, por lo cual, su aporte de hojarasca puede ser importante para la formación de suelo. Además puede alojar algunos de herbívoros y polinizadores.

## VI. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Álvarez E. M. 1992. Condiciones de temperatura y precipitación en el SW del Distrito Federal. Tesis de Licenciatura, Colegio de geografía, Facultad de Filosofía y Letras. UNAM.

Álvarez-Buylla, E. y M. Slatkin. 1993. Finding confidence limits on population growth rates: Monte Carlo test of a simple analytic method *Oikos* 68: 273-282

Álvarez-Buylla, E. 1994. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forests: matrix model and applications to tree species. *The American Naturalist* 143: 155-191.

Begon, M. y M. Mortimer. 1986. Population ecology, a unified study of animals and plants. Blackwell Scientific Publication. Oxford.

Bonfil, C., I. Pisanty, A. Mendoza y J. Soberón. 1997. Investigación y restauración ecológica: el caso del Ajusco Medio. *Ciencia y Desarrollo* 135: 15-23.

Bonfil, C. 1998. Dinámica poblacional y regeneración de *Quercus rugosa*: implicaciones para la restauración de bosque de encinos. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, UNAM. México, D.F.

Bradshaw, A.D. 1987. The reclamation of derelict land and ecology of ecosystems. En: Jordan, C. III, E. Gilpin y J. D. Aber (eds.). **Restoration ecology: a synthetic approach to ecological research**. Cambridge University Press, Cambridge pp. 51-74.

Busing, R.T. 1995. Disturbance and the population dynamics of *Liriodendron tulipifera*: simulations with a spatial model of forest succession. *Journal of Ecology* 83: 45-53.

Cabrera, L., P. Mendoza, V. Peña, C. Bonfil y J. Soberón. 1998. Evaluación de una plantación de encinos (*Quercus rugosa* Nee) en el Ajusco medio, Distrito Federal. *Agrociencia* 32: 149-156.

Canham, C.D. y P.L. Marks. 1985. The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. En: S.T.A. Pickett y P.S. White (eds.). **The ecology of natural disturbance and patch dynamics**. Academic Press, New York. pp. 197-216.

Cano-Santana, Z. y J. Meave. 1996. Sucesión en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias* 41: 58-68.

Caswell, H. 1989. **Matrix population models: construction, analysis, and interpretation**. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

- Cipollini, M.L., D.A. Wallace-Sent y D. Whigam. 1994. A model of patch dynamics, seed dispersal, and sex ratio in the dioecious shrub *Lindera benzoin* Lauraceae. *Journal of Ecology* 82: 621-633.
- Connell, J.H. y R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111:1119-1144.
- Drury, W. H. y Nisbet I. C. T. 1973. Sucesión. *Journal of the Arnold Arboretum*. 54: 331-368.
- Durán, R. 1992. Variabilidad intraespecífica y dinámica poblacional de *Pseudophoenix sargentii*. Tesis de Doctorado. Centro de Ecología, UNAM. México, D.F.
- Ehrenfeld, J.G. 2000. Defining the limits of restoration: the need for realistic goals. *Restoration Ecology* 8: 2-9.
- Enciso de la Vega, S. 1979. Las lavas del Pedregal de San Ángel. *Ciencia y Desarrollo* 25: 89-93.
- Enright, N. y J. Ogden. 1979. Applications of transition matrix model in forest dynamics: *Araucaria* in Papua New Guinea and *Nothofagus* in New Zeland. *Australian Journal of Ecology* 4: 3-23.
- Enright, N. 1982. The ecology of *Araucaria* species in New Guinea. III. Population dynamics of sample stands. *Australian Journal of Ecology* 7: 227-237.
- Enright, N., M. Franco y J. Silvertown. 1995. Comparing plant life histories using elasticity analysis: the importance of life span and the number of life-cycle stages. *Oecologia* 104: 79-84.
- Falinska, K. 1995. Genet desintegration in *Filipendula ulmaria*: consequences for population dynamics and vegetation succession. *Journal of Ecology* 83: 9-21.
- González-Zertuche, L., A. Orozco-Segovia, C. Baskin y J.M. Baskin. 2002. Effects of priming on germination of *Buddleja cordata* ssp. *cordata* (Loganiaceae) seeds and possible ecological significance. *Seed Science and Technology* 30: 535-548.
- van Groenendael, J., H. de Kroon y H. Caswell. 1988. Projection matrices in population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 3(10): 264-269.
- Gotelli, N.J. 1995. **Primer of ecology**. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Harper, J.L. 1977. **Population biology of plants**. Academic Press, Nueva York.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

Hartshorn, G. S. 1975. A matrix model of tree population dynamics. En: Golley F.B y E. Medina (eds.). **Tropical Ecological Systems**. Springer-Verlag, New York.

Horvitz, C. C. y D. W. Schemske. 1986. Spatiotemporal variation in demographic transitions of tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological monographs* 65(2): 155-192.

de Kroon, H., A. Plaisier, J. van Groenendael y H. Caswell. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67(5): 1427-1431.

Larson, J. 1992. Estudio demográfico de *Echeveria gibbiflora* DC. (Crassulaceae) en el Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.

Lefkovich, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped for stages. *Biometrics* 21:1-18.

Leslie, P. H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33(III):183-212.

Luken, O.J. 1990. **Directing ecological succession**. Chapman and Hall, Londres.

Martínez-Ballesté, A. 1995. Aspectos poblacionales de *Salvia mexicana* L. en condiciones contrastantes en el Ajusco, México D.F. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.

Martínez-Orea, Y. 2001. Efecto del fuego sobre el banco de semillas de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.

Martínez-Ramos, M. y E. Álvarez-Buylla. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56:121-153.

Martínez-Romero, E. 1997. Estudio demográfico de *Sedum oxypetalum* (Crassulaceae) en Lomas del Seminario, Ajusco, D.F. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.

Mendoza, A. 1994. Demografía e integración clonal en *Reinhardtia gracilis*, una palma tropical. Tesis de Doctorado. Centro de Ecología, UNAM. México, D.F.

Mendoza-Hernández, P.E. 2002. Supervivencia y crecimiento de los estados iniciales de *Buddleia cordata* (TEPOZÁN) en ambientes contrastantes del Ajusco medio, D.F. México. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.



## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

- Menges, E.S. 1990. Population viability analysis for an endangered plant. *Conservation Biology* 4: 52-62.
- Moloney, K.A. 1986. A generalized algorithm for determining category size. *Oecologia* 69:176-180.
- Noble R. y R. O. Slatyer. 1980. The use of attributes to predict sucesional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43: 5-21.
- Norman, E.M. 1979. The genus *Buddleia* in North America. *Gentes Herbarum* 10: 1-116.
- Odum, E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270
- Parker, V.T. y S.T.A. Pickett. 1997. Restoration as an ecosystem process: implications of the modern ecological paradigm. En: Urbanska, K.M., N.R. Webb y P.E. Edwards (eds.). **Restoration ecology and sustainable development**. Cambridge University Press. Pp. 17-32.
- Peet, R.K. y N. Christensen. 1980. Succession: a population process. *Vegetatio* 43: 131-140.
- Ruiz-Amaro, L. del C. 1996. Microsucesión bajo dos especies (*Sedum oxypetalum* y *Buddleia cordata*) indicadoras de distintos estados serales en el Ajusco medio, México D.F. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Runkle, J.R. 1985. Disturbance regimens in temperate forest. En: Pickett, S.T.A y P.S. White (eds.). **The ecology of natural disturbance and patch dynamics**. Academic Press. New York. pp. 17-34.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel (Distrito Federal, México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 8: 29-129.
- Rzedowski, J. y G. Rzedowski. 1985. **Flora fanerogámica del Valle de México**. Vol II. Instituto de Ecología, México, D.F.
- Schmitter, E. 1953. Investigaciones petrológicas en las lavas del pedregal de San Ángel. Memorias del III Congreso Científico Mexicano. pp. 218-237.
- Schteingart, M. 1987. Expansión urbana, conflictos sociales y deterioro ambiental en la Ciudad de México. El caso del Ajusco. En: **Revista Estudios Demográficos y Urbanos**. El Colegio de México. México, D.F. No. 3 vol. 2.
- Segura, S. 1995. Estudio poblacional de *Eucalyptus resinifera* Smit: (Myrtaceae) en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, C.U., México D.F. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

Silvertown, J. y J. Lovett-Doust. 1993. **Introduction to plant population biology**. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty, 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.

Soberón, J., R. de la Maza, A. Hernández, C. Bonfil y S. Careaga. 1991. **Reporte técnico final del primer año del proyecto "Restauración Ecológica de Lomas del Seminario"**. Centro de Ecología, UNAM. Coordinación General de Reordenación Urbana y Protección Ecológica, DDF. México, D.F.

Standley, P. C. 1926. **Trees and shrubs of Mexico**. Contr. U.S Nat. Herb. 23: 1-1721.

Stearns, S.C. 1992. **The evolution of life histories**. Oxford University Press, Oxford.

Valverde, M.T. 1995. Metapopulation dynamics of *Primula vulgaris*. PhD. Thesis. The Open University, Gran Bretaña.

Valverde, M.T., S. Quijas, M. López-Villavicencio y S. Castillo. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology* 170: 167-184.

Vargas, A. 1985. Loganiaceae. En: Rzedowski, J. y G. Rzedowski (eds.). **Flora fanerogámica del Valle de México**. pp. 212- 215. Tomo II. Instituto de Ecología, México, D.F.

Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1990. Ecological significance of light controlled seed germination in two contrasting tropical habitats. *Oecologia* 83:171-175.

Watkinson, A.R. 1997. Plant populations dynamics. En: Crawley, M.J. (ed.). **Plant ecology**. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 359-400.

Werner P. A. y H. Caswell. 1977. Population growth rates and age versus stage distribution models for teasel *Dipsacus sylvestris*. *Ecology* 58: 1103-1111.