



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**ESTUDIO METAPOBLACIONAL DE TILLANDSIA RECURVATA L. EN EL
VALLE DE TEHUACÁN, PUEBLA**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BERNAL BASAVILBAZO, ROCIO

ASESOR: VALVERDE VALDÉS, MARÍA TERESA

MÉXICO, D. F.

2006



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Resumen

Presentación

Capitulo 1 Antecedentes Generales

Capitulo 2 Sitio y especie de estudio

Capitulo 3 Habitat preferente of the apiphyte tillandsia in a semi-desert environment
Central México

Capitulo 4 Variación espacio temporal de la demografía de *Tillandsia recurvata*

Capitulo 5 Demografía de *Prosopis laevigata*, principal hospedero de *Tillandsia recurvata*

Capítulo 6 Dispersión de semillas de *Tillandsia recurvata* y su relevancia en un contexto
metapoblacional

Capitulo 7. Dinámica metapoblacional de *Tillandsia recurvata* demografía local integrada
con la dinámica del paisaje

Capitulo 8 Discusión general

Referencias

Apendices

Resumen

En esta tesis se aborda el estudio de la dinámica de una metapoblación de la epífita *Tillandsia recurvata*. Se asume que cada árbol colonizado funciona como una población local. Las semillas (que se dispersan por viento) pueden colonizar nuevos árboles y las poblaciones pueden desaparecer como producto de la muerte del árbol hospedero, manteniéndose la especie en un balance entre la colonización y extinción de poblaciones locales.

El estudio se llevó a cabo en la región de Zapotitlán Salinas, en el Valle de Tehuacán, estado de Puebla. Se trata de un matorral xerófilo en el que se marcó una parcela de 1 ha para mapear y analizar a todos los hospederos potenciales de *T. recurvata*. A partir de este análisis, se vio que esta epífita se establece con una frecuencia mayor de la esperada sobre árboles de *Prosopis laevigata* (73% de los árboles están ocupados), *Acacia bilimekii* (65%) y *Cercidium praecox* (66%). El tamaño de los árboles, además de su identidad específica, se asoció de manera significativa con el número de epífitas que soportaba cada hospedero. La distancia entre hospederos (promedio = 2 m) no tuvo un efecto sobre su probabilidad de estar o no colonizados por la epífita.

Se estudió la dinámica de nueve poblaciones de *T. recurvata* establecidas sobre árboles de *Prosopis laevigata* de diferentes tamaños y con distintas densidades poblacionales, a partir de lo cual se estimaron valores de λ de entre 0.77 y 1.24. Se observó un bajo reclutamiento lo que, en términos generales, representó disminuciones en el tamaño de las poblaciones locales. No se encontraron evidencias de que la tasa de crecimiento poblacional estuviera relacionada con la densidad (no. de plantas/m³) de las poblaciones locales, aunque sí se encontró una cierta relación entre los valores de λ y el número de individuos de cada población local. Por su parte, la población de *P. laevigata* (principal hospedero de *T. recurvata*) aparentemente se encuentra cercana al equilibrio numérico (λ entre 1.017 y 1.024); presenta un reclutamiento escaso y baja mortalidad de adultos. De hecho, no se observó la muerte de ningún individuo adulto y probablemente la propagación vegetativa sea un proceso importante en la persistencia de la población, por lo que puede considerarse que la población de árboles (que son los parches que ocupa la epífita) es muy persistente.

Los resultados de los experimentos de dispersión realizados sugieren que una alta proporción de las semillas de *T. recurvata* abandonan el forofito sobre el que se encuentra la planta madre (ca. 70%), pero sólo una proporción muy baja alcanza otros árboles (ca. 2%). De éstas, la mayoría se localizaron en árboles a menos de 7 m de distancia del árbol de origen. Aproximadamente un 30% de las semillas producidas se queda en la población de origen, por lo que potencialmente puede contribuir a su crecimiento.

La dinámica de la metapoblación de *T. recurvata* se modeló a través de dos modelos matriciales: uno que proyectó el cambio en el número de poblaciones y otro que proyectó el cambio en el número de individuos de *T. recurvata* en la metapoblación. Para ambos modelos, se utilizó la demografía de su principal hospedero (*Prosopis laevigata*) como base para describir la dinámica de la metapoblación. El modelo metapoblacional que proyecta los cambios en la proporción de parches ocupados en la metapoblación permitió evaluar la relevancia de la tasa de colonización y de la dinámica de aparición y desaparición de parches en el paisaje. En la mayoría de los escenarios probados se vio que la proporción de parches ocupados al equilibrio sería bastante alta, casi siempre cercana al 100%. Esto refleja en gran medida lo que se observa en la metapoblación de *T. recurvata*, pues una proporción muy alta de los árboles de *P. laevigata* se encuentran colonizados. La variable que más dramáticamente afectó a la proporción de parches ocupados fue la tasa de colonización: al reducir esta variable por debajo de cierto umbral, el número de parches ocupados decrece notablemente. De acuerdo con el segundo modelo, las variables de las cuales depende más claramente el crecimiento de la población global de *T. recurvata* son su fecundidad y la probabilidad de colonización. Los modelos diseñados son innovadores en ecología de poblaciones y pueden ser de mucha utilidad para comprender la dinámica global de especies que ocupan un hábitat naturalmente fragmentado, como es el caso de *T. recurvata*.

Abstract

In this thesis we address the metapopulation dynamics of the epiphyte *Tillandsia recurvata*. We assume that each tree functions as a local population. Seeds (which disperse by wind) colonise new trees, and local populations go extinct as host trees die. The metapopulation persists due to a balance between the colonization and extinction of local populations.

This study was carried out in the region of Zapotitlan Salinas, in the Valley of Tehuacán (Mexican state of Puebla). The vegetation is a xerofitic shrubland in which we studied a 1 ha plot drawing a map of all the potential host trees for *T. recurvata*. From this analysis we observed that *T. recurvata* establishes with a higher frequency than expected by chance on trees of *Prosopis laevigata* (73% of trees were colonized), *Acacia bilimekii* (65%) and *Cercidium praecox* (66%). The size and species identity of host trees were significantly associated with the number of epiphytes established on them. The distance between host trees (average = 2 m) did not affect the probability of a tree of being colonized.

We studied the dynamics of nine populations of *T. recurvata* established on trees of *Prosopis laevigata* of different sizes and different *T. recurvata* population density. Population growth rate (λ) varied between 0.77 and 1.24. In general, the recruitment of *T. recurvata* was low, which resulted in a decrease in the size of local populations. We did not find evidence that population growth rate was associated to population density (i.e. plants/m³); but we found a relationship between λ and the number of individuals per local population. The population of *P. laevigata* (the main host tree of *T. recurvata*) is close to numerical equilibrium (λ between 1.017 and 1.024); this population shows low recruitment and low mortality of adults. In fact, we did not observe the death of any adult, and probably clonal growth is an important process that enhances the persistence of this population. We may consider that this tree population (which corresponds to the suitable patches for *T. recurvata*) is very persistent.

The results of a dispersal experiment carried out as part of this study suggest that a high proportion of the seeds produced leave the population of origin (ca. 70%), but only a few reach other trees (ca. 2%). The seeds that dispersed out of the local population were found on trees at a maximum distance of 7 m from the original population. Approximately 30% of the seeds remained in its original population, potentially contributing to its growth.

The metapopulation dynamics of *T. recurvata* was modeled with the aid of two matrix models: one of them projected the change in the number of populations and the other one projected the change in the number of *T. recurvata* individuals in the metapopulation. Both models were based on the demography of *P. laevigata*, which represents the dynamics of the colonizable patches. The metapopulation model that projected the changes in the proportion of occupied patches in the metapopulation, allowed us to assess the importance of colonization rate and patch dynamics in the landscape. For most of the scenarios tested, we observed that the proportion of occupied patches at equilibrium was high (close to 100%). This reflects to a great extent the actual state of the metapopulation of *T. recurvata*, since a high proportion of *P. laevigata* trees are indeed occupied. The variable that most dramatically affected the proportion of occupied patches was the colonization rate: when its value was reduced below a certain threshold value, the proportion of occupied patches decreased notably. The results of the second model suggest that the rate of growth of the global *T. recurvata* population depends on the fecundity of *T. recurvata* individuals and the colonization probability. The models designed in this thesis are innovative in population ecology and may be useful in the understanding of the global dynamics of species that inhabit naturally fragmented habitats, such as *T. recurvata*.

Presentación

En la presente investigación, se analizó el comportamiento demográfico y la dinámica espacio-temporal de la planta epífita *Tillandsia recurvata* L. (Bromeliaceae) desde el punto de vista metapoblacional, concibiendo a cada árbol colonizado como una población local que puede presentar desde 30 hasta más de 500 individuos en su copa. Las diversas poblaciones locales forman una metapoblación en la cual ocurren eventos de colonización, debido a que existen parches vacíos (*i.e.* árboles no ocupados) que pueden ser colonizados por las semillas de *T. recurvata* dispersadas por medio del viento, y de extinción, que tienen lugar cuando muere el árbol forofito (*i.e.* árbol hospedero, *sensu* Benzing 1990), o bien, cuando las epífitas establecidas en las poblaciones locales mueren, dejando a los forofitos vacíos, de tal forma que el sistema se mantiene gracias a un balance entre los eventos de colonización y de extinción, una de las características fundamentales de las metapoblaciones (Levins 1969; Hanski 1999).

Existen pocas evidencias empíricas de la existencia de metapoblaciones en las plantas, pues algunas características de estos organismos, como son la presencia del banco de semillas, la latencia, la expansión clonal y las complicaciones que existen para estudiar la dispersión de semillas, entre otras, dificultan su estudio en ese contexto. Sin embargo, el sistema de *T. recurvata* y sus forofitos es una excelente oportunidad para abordar el estudio de la dinámica metapoblacional de una especie de planta, pues su distribución en parches y la existencia de una dinámica de colonización-extinción no dejan dudas de que el enfoque metapoblacional tiene mucho que ofrecer en este caso. Asimismo, algunas de las características particulares que presenta esta especie, como la ausencia de un banco de semillas y de propagación clonal, facilitan su análisis desde esta perspectiva.

Esta tesis consta de ocho capítulos. Inicia con un panorama general de la teoría metapoblacional y de la biología de las plantas epífitas. Esto da lugar a la introducción de la tesis. Después, se presenta un breve capítulo que describe a la especie y el sitio de estudio.

Para analizar la dinámica metapoblacional de *T. recurvata*, primero se determinaron cuáles son los árboles que constituyen sus parches ocupables o colonizables. Para esto, se estudió la frecuencia de plantas de *T. recurvata* establecidas en todas las especies arbóreas y arbustivas de una hectárea en la región de estudio, Zapotitlán Salinas, Puebla. Este estudio, que conforma el tercer capítulo de la tesis, está publicado en la revista *Canadian Journal of Botany* (2005 - Vol. 83: 1238-1247).

Después de identificar cuáles son los forofitos ocupados por *T. recurvata*, se realizó un seguimiento por dos años, de nueve de las poblaciones de *T. recurvata* establecidas sobre árboles de diferentes tamaños (en términos de su volumen) de su principal hospedero: *Prosopis laevigata*, con la finalidad de describir su demografía, a través de matrices de proyección poblacional. Para ello, se

escogieron tres árboles pequeños, tres árboles medianos y tres árboles grandes; de cada una de estas categorías de tamaño se eligió una población con tamaño poblacional bajo, una con tamaño medio y una con tamaño alto. El comportamiento demográfico observado se describe en el capítulo cuatro de esta tesis.

En el quinto capítulo se presenta un análisis de la dinámica poblacional de *P. laevigata*. Puesto que la dinámica metapoblacional de *T. recurvata* se encuentra acoplada a la aparición y desaparición de parches ocupables, es decir, a la dinámica poblacional de los forofitos, fue necesario conocer y describir su demografía, para así utilizar esta información en el análisis de la dinámica metapoblacional de *T. recurvata*. Con tal fin, se realizó un estudio demográfico de *P. laevigata* y se construyeron matrices de proyección poblacional para dos períodos anuales.

Ya que la persistencia de *T. recurvata* a nivel regional es resultado de la dispersión de semillas, en el sexto capítulo se presentan los resultados de diversos experimentos de dispersión. Con estos experimentos se buscó conocer la proporción de semillas que alcanza diferentes distancias respecto de un árbol focal, permitiendo estimar la probabilidad de colonización de la epífita.

En el séptimo capítulo se integró la información de los capítulos 4, 5 y 6 para construir dos modelos metapoblacionales, uno que proyecta el cambio en el número de poblaciones de *T. recurvata* y otro que proyecta el cambio en el número de individuos de *T. recurvata* en la metapoblación. Para el diseño de ambos modelos se utilizó como base la matriz de proyección poblacional de *P. laevigata* obtenida en el capítulo 5.

Finalmente, en el octavo capítulo de esta tesis se presenta la discusión general de los capítulos anteriores.

Capítulo I. Antecedentes Generales

I.1 La Teoría Metapoblacional

a) La importancia de la estructura espacial en las poblaciones naturales

Durante muchos años la investigación ecológica intentó explicar el comportamiento demográfico de las poblaciones a través del tiempo, sin considerar el aspecto espacial. Ejemplos de ello son los modelos de crecimiento poblacional exponencial y logístico, las tablas de vida y las matrices de proyección poblacional (Vandermeer y Goldberg 2003). En los años 60s y 70s, MacArthur y Wilson (1967) notaron la importancia del componente espacial en la dinámica de las comunidades que habitan en islas y continentes y que se encuentran conectadas por medio de la migración, estableciendo así las bases de la teoría de la Biogeografía de Islas, la cual trata de explicar la riqueza de especies de áreas naturales de diferentes tamaños y con diferentes niveles de aislamiento (Begon *et al.* 1996; Hanski y Gilpin 1997; Vandermeer y Goldberg 2003). Este modelo dominó el pensamiento de muchos biólogos de la conservación durante más de una década y dio lugar, entre otras cosas, a un conjunto de “reglas” que se utilizan para el diseño de reservas con las cuales se busca maximizar la riqueza de especies. Asimismo, al final de la década de los 60s surge la teoría metapoblacional, la cual reconoce la existencia de una estructura espacial entre las poblaciones de una misma especie (Levins 1969). Sin embargo, el surgimiento de esta teoría pasó casi desapercibido en su momento y no fue sino hasta más de una década después que resurgió en el contexto de la biología de la conservación.

La teoría metapoblacional moderna se originó a partir de las ideas del entomólogo Richard Levins (1969), casi al mismo tiempo que la teoría de Biogeografía de Islas. El enfoque metapoblacional ya había sido sugerido anteriormente en el texto clásico de Andrewartha y Birch (1954), quienes después de trabajar con algunas especies de insectos, enfatizaron que la estructura espacial de las especies a menudo involucra conjuntos de poblaciones locales conectadas por migración y reconocieron la existencia de la extinción natural de las poblaciones y la recolonización de los espacios desocupados. Posteriormente, Levins retomó estas concepciones que son elementos clave de la teoría metapoblacional y propuso el primer modelo metapoblacional (Levins 1969, 1970; Hanski 1998, 1999; Valverde 1999). Pese a su importancia, las ideas de Levins no fueron retomadas sino hasta casi 20 años después de su publicación, que fue cuando se comenzaron a realizar estudios formales sobre metapoblaciones (Hanski 1999).

El concepto metapoblacional clásico plantea que una metapoblación es un conjunto de poblaciones locales de la misma especie que se encuentran conectadas por el movimiento de individuos entre ellas. Este movimiento de individuos a través de la dispersión es también el proceso que permite la formación de

nuevas poblaciones locales. A su vez, las poblaciones ya existentes tienden a desaparecer por diversas causas, lo que se conoce como extinción local. Es precisamente el balance entre los eventos de colonización y de extinción lo que permite la persistencia de la metapoblación en una escala regional (Levins 1969, 1970; Hanski 1999).

La perspectiva metapoblacional es novedosa en ecología de poblaciones, pues incorpora la escala regional en la que se reconoce el contacto entre poblaciones locales (Gotelli 1995), rompiendo con la idea tradicional de las poblaciones como entidades cerradas. Por esto, en la teoría metapoblacional la variable espacial adquiere una gran importancia; las dinámicas espaciales no habían sido consideradas anteriormente de manera explícita en el contexto del estudio de las poblaciones.

Muchas especies forman metapoblaciones en la naturaleza; sin embargo, la mayoría de los estudios que han abordado el análisis de la dinámica metapoblacional se han realizado en animales. Entre ellos destacan los trabajos realizados con algunas especies de mariposas (Hanski *et al.* 1994a, 1994b, 1994c; Hanski 1999; Biedermann 2000; Menéndez y Thomas 2000; Gutiérrez *et al.* 2001; Cronin 2003; etc.) y de ranas (Sjögren 1991). Asimismo, la dinámica metapoblacional es también evidente en algunos mamíferos pequeños (Crone *et al.* 2001; Walker *et al.* 2003), aves (Altwegg, *et al.* 2000), reptiles (Hokit y Branch 2003), peces (Isaak *et al.* 2003) y en los sistemas parásito-hospedero e insecto-planta (Dobson 2003). Algunas especies de plantas, como *Cynoglossum virginianum* y *Lindera benzoin* (Cipollini *et al.* 1993, 1994), *Silene dioica* (Giles y Goudet 1997a) y *Primula vulgaris* (Valverde y Silvertown 1997a), entre otros, también han sido estudiadas bajo un enfoque metapoblacional.

Debido a que el ser humano ha causado la fragmentación artificial e incontrolada del hábitat natural de muchas especies, ha surgido el interés por conocer los procesos que se llevan a cabo en este tipo de paisajes fragmentados, de modo que el estudio de las metapoblaciones ha ganado terreno en la última década, a pesar de las dificultades que existen para la estimación de ciertos parámetros, como la dispersión y la función potencial de los bancos de semillas, que pueden ser importantes al evitar o retrasar el proceso de extinción de las poblaciones locales en las metapoblaciones de plantas (Husband y Barret 1996).

La dinámica metapoblacional depende en gran medida de la dinámica de cada población local, es decir, de su tamaño poblacional, de la fecundidad y de la sobrevivencia en cada uno de ellos (Hanski 1999). Asimismo, la existencia de una estructura espacial a escala regional (*i.e.* la distribución de las poblaciones a manera de parches en el paisaje) determina la variación de dichos factores en el espacio. A esta escala regional, existen diversos factores que también afectan la dinámica metapoblacional, tales como la configuración geográfica de los parches (*i.e.* su tamaño, su forma y la distancia entre ellos), el éxito de la dispersión de los individuos (*i.e.* la inmigración y la emigración entre parches) y la correlación espacial entre los parches (*i.e.* la sincronía de las poblaciones locales debida a las fluctuaciones

ambientales o a la dispersión de individuos, los cuales provocan que su comportamiento demográfico o la probabilidad de extinción sea similar – Akcakaya 2000; Nathan y Muller-Landau 2000).

Para que una metapoblación pueda mantenerse a largo plazo, es necesario que la dinámica de las poblaciones locales sea independiente, es decir, que las poblaciones locales no estén sincronizadas. Tal independencia reduce la probabilidad de que ocurran extinciones locales al mismo tiempo (i.e. correlacionadas) lo que, en un caso extremo, podría llevar a la extinción masiva de la metapoblación entera. En las metapoblaciones, las fluctuaciones en los parámetros demográficos frecuentemente son causadas por la variación de los factores climáticos a nivel regional, tales como la lluvia y la temperatura, lo cual tiene el efecto de sincronizar la dinámica de las poblaciones locales, sobre todo si éstas se encuentran muy cercanas entre ellas (Akcakaya 2000). Por esta razón, la sincronía de las poblaciones locales frecuentemente es una función de la distancia entre ellas, es decir, si dos poblaciones se encuentran muy cercanas en el espacio, pueden llegar a experimentar condiciones ambientales similares y consecuentemente una similitud en sus tasas vitales (Akcakaya 2000). Es por esto que en los modelos metapoblacionales la correlación entre las diversas dinámicas poblacionales locales puede modelarse en función de la distancia o la distribución espacial real de los parches habitables, aspecto que puede incorporarse de manera implícita o explícita en los modelos metapoblacionales (Tabla I.1 – Hanski 1999).

b) La extinción y la clasificación de las metapoblaciones

En función del papel de la dispersión y la extinción en la dinámica regional de sistemas espacialmente estructurados, se ha planteado la existencia de cuatro tipos de metapoblaciones (Harrison 1991): 1) las metapoblaciones tipo *isla-continente*, en las que existe una población que puede concebirse como el “continente”, inmune a la extinción y que funciona como fuente de individuos que pueden migrar hacia las “islas”, que son parches más pequeños y están sujetos a extinción local (como el caso de algunos roedores, Crone *et al.* 2001; y de aves, Gilpin y Diamond, 1976); 2) las poblaciones de *tipo mosaico*, en las que la extinción de poblaciones locales es poco frecuente debido a la alta tasa de migración (por ejemplo, los insectos que se especializan en frutos caídos o en troncos en descomposición – Harrison, 1991; Vandermeer y Goldberg 2003); 3) las metapoblaciones no equilibradas, en las que la recolonización es poco probable cuando se extingue una población local en algún parche aislado, debido a una capacidad de dispersión limitada (como los mamíferos que habitan la punta de algunas montañas; Brown, 1971); y 4) las metapoblaciones *clásicas* (*sensu* Levins 1970; e.g. las ranas que forman poblaciones en charcas temporales – Sjögren, 1991) en las que existe un balance real entre colonizaciones y extinciones (Fig. I.1).

Tabla I.1 Algunas conclusiones derivadas de la observación de metapoblaciones en la naturaleza y de la construcción de modelos matemáticos que describen su comportamiento.

Variable	Efecto
Espacial Tamaño del parche: pequeño	Las poblaciones establecidas en parches pequeños tienen una mayor probabilidad de extinción debido a que son más susceptibles ante eventos estocásticos demográficos y ambientales (Hanski 1991; 1999; Harrison <i>et al.</i> 1998; Ricklefs y Miller 1999; Crone <i>et al.</i> 2001).
	Los parches pequeños tienen menor probabilidad de colonización porque no interceptan gran cantidad de migrantes o no cuentan con los recursos suficientes para soportar una población local (Hanski 1999; Crone <i>et al.</i> 2001).
	En algunas especies la elevada migración, debida a la falta de recursos, desde los parches pequeños induce altas tasas de colonización a los parches vecinos y garantiza la persistencia de la metapoblación (Crone <i>et al.</i> 2001).
Espacial Tamaño del parche: grande	Los parches grandes tienen una menor probabilidad de extinción, ya que albergan poblaciones grandes. Tienen una mayor heterogeneidad ambiental, lo que produce muchos espacios adecuados disponibles para ocupar. Debido a que albergan números grandes de individuos, producen emigrantes, lo que promueve la persistencia metapoblacional a nivel regional (Harrison 1991; Hanski 1999).
Espacial Distancia entre parches	Las poblaciones que se encuentran aisladas reciben pocos inmigrantes y presentan baja diversidad genética (Cruzan 2001; Menéndez y Thomas 2000).
	Los parches aislados tienen menor probabilidad de ser colonizados y los parches pequeños y aislados tienden a estar vacíos (Hanski 1999).
Espacial Densidad de los parches	La metapoblación se extinguirá de manera determinística al aumentar la pérdida de hábitat y la fragmentación (Hanski 1999; Bascompte y Solé 1996).
	Algunas metapoblaciones requieren gran cantidad de parches para su persistencia regional (Ericson <i>et al.</i> 1999; Fagan 1999).
Espacial Calidad de los parches	Los parches con poca disponibilidad de recursos no mantienen poblaciones locales (Crone <i>et al.</i> 2001).
	Los individuos de un parche con alta disponibilidad de recursos no tienden a migrar (Ims y Yoccoz 1997; French y Travis 2001).
	Deferencias en la calidad del hábitat puede causar la asincronía en el comportamiento de las poblaciones locales (Ims 1987; Weiss <i>et al.</i> 1993; Hanski <i>et al.</i> 1995a,b; Sutcliffe <i>et al.</i> 1996).
Demográfica Denso dependencia	La denso-dependencia se considera como un evento necesario para la persistencia de la metapoblación, debido a que se ha observado que en las poblaciones naturales y en la proyección de modelos la persistencia metapoblacional decrece conforme disminuye la denso-dependencia en las poblaciones locales (Woiwood y Hanski 1992; Hanski <i>et al.</i> 1996; Hanski 1999).
	La migración denso-dependiente tiene efectos positivos en las tasas de colonización (Saether <i>et al.</i> 1999).

Variable	Efecto
Demográfica y genética Dinámica local	Si las poblaciones están sincronizadas a escala regional, existe un mayor riesgo de extinción de todas ellas cuando tiene lugar un evento estocástico (Hanski, 1999).
	La dinámica potencialmente caótica produce la asincronía de las poblaciones locales, lo que las hace independientes y, por lo tanto, el riesgo de extinción es diferente en cada una de ellas (Allen <i>et al.</i> 1993; Ruxton 1996).
Espacial y demográfica Dispersión	La dispersión hacia poblaciones pequeñas evita su extinción (efecto de rescate) (Brown y Kodrick-Brown 1977; Singer y Erlich 1979; Hanski 1999). Cuando las poblaciones locales tienen una mayor tasa de crecimiento, habrá más migrantes y la metapoblación crecerá a una tasa más acelerada (Valverde y Silvertown 1997)
	La migración hacia poblaciones aisladas disminuye con la distancia, por lo tanto, los parches aislados tienen mayor riesgo de extinguirse (Hanski 1999).
	La dispersión puede ser direccional y, por lo tanto, algunos parches recibirán más inmigrantes que otros (Altwegg, <i>et al.</i> 2000). Además, el comportamiento de la dispersión (al azar o dirigida) es importante para disminuir el riesgo de muerte durante la dispersión y aumentar la tasa de colonización (Conrad <i>et al.</i> 2003)
	Si se asume la mortalidad durante la dispersión entonces la dispersión puede tener un efecto estabilizador en la dinámica local (Ims y Yoccoz 1997; Ruxton <i>et al.</i> 1997).
	La dispersión puede disminuir el comportamiento caótico de las poblaciones locales (Hanski 1999).
	Las poblaciones con tasa intrínseca de crecimiento menor que las tasas de emigración tienen un alto riesgo de extinción, mientras que las que tienen una tasa intrínseca de crecimiento positiva son proveedoras de emigrantes (Pulliam, 1988; Hanski 1999).
	La emigración y la inmigración afectan las densidades locales, por lo tanto, la disposición espacial de las poblaciones es crítica para la persistencia metapoblacional (Hanski 1999).
	La disminución de los recursos en las poblaciones locales induce altas tasas de migración (Crone <i>et al.</i> 2001).
Genética	Las altas tasas de migración homogenizan las frecuencias alélicas entre poblaciones locales (Cruzan 2001).

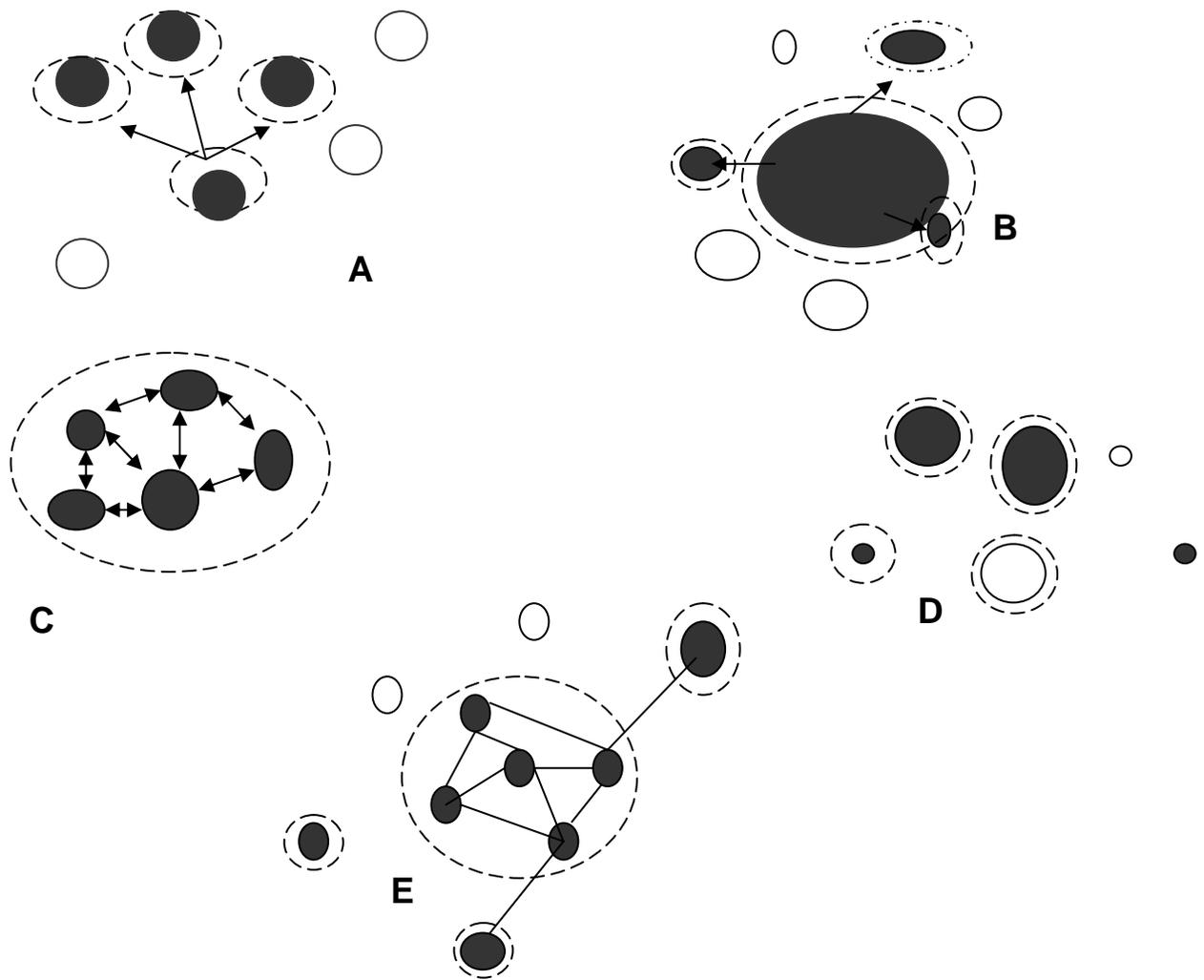


Figura I.1. Diferentes clases de metapoblaciones. Los círculos llenos representan parches habitables ocupados y los vacíos parches vacantes. Las líneas discontinuas representan los límites de las poblaciones y las flechas indican la migración. **A**, metapoblación clásica o de Levins. **B**, metapoblación tipo isla-continente. **C**, población a manera de mosaico. **D**, metapoblación no equilibrada. **E**, un caso intermedio que combina los casos **B** y **C** (Tomado de Harrison 1991).

I.2 Los modelos metapoblacionales

a) El modelo clásico de Levins

Levins (1969, 1970) propone que una metapoblación puede describirse en términos de la proporción de parches ocupados (p) y de parches vacíos ($1-p$) en un momento dado. La proporción de parches ocupados cambia del tiempo t al tiempo $t+1$ según la siguiente ecuación:

$$p_{t+1} = p_t + mp_t(1-p_t) - ep_t \quad (1)$$

En la ecuación 1, p_{t+1} y p_t son la proporción de parches ocupados en los tiempos $t+1$ y t respectivamente; $1 - p_t$ se refiere a la proporción de parches vacíos; m es la tasa de colonización, es decir, la tasa a la cual los parches vacíos son ocupados; y e es la tasa de extinción de los parches ocupados. Integrando esta ecuación se obtiene:

$$dp/dt = mp(1-p) - ep \quad (2)$$

En la ecuación 2 la frecuencia con la que los parches disponibles son colonizados ($mp(1-p)$) se incrementa al aumentar la tasa de colonización, o bien cuando se eleva la proporción de parches vacíos propensos de ser colonizados, y cuando aumenta la proporción de parches ocupados capaces de proveer colonizadores; por otro lado, este término se hace cero si la tasa de colonización (m) es cero o si todos los sitios de la metapoblación están ocupados, es decir, si $p = 1$.

Asimismo, la frecuencia con la que se extinguen las poblaciones locales (ep) se incrementa si aumentan los parches propensos a la extinción y ésta se hace cero cuando la probabilidad de extinción (e) es cero o cuando ningún parche de la metapoblación está ocupado ($p = 0$) (Begon *et al.* 1996; Valverde 1999).

De la ecuación 2 se puede obtener la proporción de parches ocupados necesaria para llegar al equilibrio (p^*), es decir, el valor de p bajo el cual la metapoblación se mantendría estable ($dp/dt = 0$) (Hanski 1999; Valverde 1999):

$$p^* = 1 - e/m, \quad \text{o bien} \quad p^* = (m-e)/m \quad (3)$$

Lo anterior pone en evidencia que, para que una metapoblación pueda existir ($p^* > 0$), la tasa de colonización debe ser mayor que la tasa de extinción ($m > e$).

El modelo metapoblacional de Levins se basa en los siguientes supuestos:

- 1) Las poblaciones locales tienden a extinguirse; por lo tanto, la permanencia de una especie a nivel regional dependerá de la posibilidad de colonizar nuevos parches para formar nuevas poblaciones locales.

- 2) Los hábitats colonizables se presentan en el paisaje a manera de parches discretos y equivalentes (Hanski 1999; Vandermeer y Golberg 2003), lo cual significa que no hay una diferencia importante en su tamaño y calidad.
- 3) La distribución espacial de los parches colonizables no afecta las probabilidades de colonización y extinción (Hanski 1999), de forma que todas las poblaciones locales tienen la misma probabilidad de extinguirse y todos los parches vacantes tienen la misma probabilidad de ser colonizados (Vandermeer y Goldberg 2003).
- 3) Las tasas de colonización y extinción no cambian a través del tiempo y la probabilidad de extinción de las diferentes poblaciones locales es independiente (Hanski 1999; Vandermeer y Goldberg 2003), i.e. no se presentan extinciones correlacionadas.
- 4) La migración es lo bastante significativa como para afectar la dinámica local e influir en las probabilidades de colonización y de extinción local (Hanski 1999); todas las poblaciones locales son, al menos temporalmente, productoras de migrantes (Vandermeer y Goldberg 2003). La migración es igual de probable hacia todas y cada una de las poblaciones locales (Hanski 1999).

Se ha considerado que el modelo de Levins se aplica de manera precisa a pocas especies; sin embargo, se pueden relajar la mayoría de los supuestos anteriores sin modificar substancialmente el concepto metapoblacional, con lo cual se obtiene un mayor entendimiento de la dinámica metapoblacional en general (Hanski 1999). Es interesante que este modelo sea idéntico al que ha sido desarrollado en epidemiología para describir la dinámica de infección por diversos tipos de parásitos (Hanski 1999; Valverde 1999; Vandermeer y Goldberg 2003).

El enfoque de Levins permite estudiar la persistencia de las metapoblaciones a través del balance entre colonizaciones y extinciones de las poblaciones locales. La ventaja de este modelo es su simplicidad matemática y conceptual y una de sus desventajas es que aborda varias cuestiones de manera implícita, por ejemplo, la estructura espacial, e ignora el efecto de muchos aspectos que se sabe que son importantes, como el tamaño y nivel de aislamiento de los parches colonizables (Hanski 1999).

Algunas de las modificaciones que se han realizado a este modelo han sido la incorporación del “efecto de rescate” (es decir, el rescate de las poblaciones locales pequeñas gracias a la entrada de individuos migrantes, lo cual retrasa o evita la extinción local – Brown y Kodrick-Brown 1977); el efecto de las preferencias hacia ciertos tipos de parche (por ejemplo, la preferencia hacia ciertos forofitos en el caso de las plantas epífitas o, en el caso de mariposas, hacia ciertas especies de plantas – Etienne 2000), y el efecto Alleé, que en este caso se refiere al bajo éxito reproductivo (e.g. debido a la baja probabilidad de encuentro entre individuos con la posibilidad de formar parejas) o a la reducida supervivencia en

poblaciones pequeñas o con densidades muy bajas (Amarasekare 1998). Por otra parte, se han hecho modificaciones para incorporar el efecto de la estocasticidad en los modelos metapoblacionales, incluyendo variaciones aleatorias en el número de individuos y en las tasas de colonización y de extinción. Otros modelos metapoblacionales han incorporado el efecto de cambios ambientales direccionales, como el caso de la sucesión secundaria (Valverde y Silvertown 1997a) y la degradación del hábitat (Bascombe y Solé 1996) y algunos más incluso han explorado el efecto de los retrasos en el tiempo (Etienne y Nagelkerke 2002 – ver Tabla I.1).

b) La variable espacial en los modelos metapoblacionales

Lo novedoso del enfoque metapoblacional es la inclusión de la variable espacial. Sin embargo, se han desarrollado distintas maneras de incorporar esta variable al análisis de la dinámica numérica de las especies. En este sentido, se distinguen tres enfoques: los modelos espacialmente implícitos, los espacialmente explícitos y los espacialmente realistas (Hanski y Simberloff 1997).

(i) Modelos espacialmente implícitos (como el modelo de Levins y el de dos poblaciones de Hanski 1999). Modelan un conjunto de poblaciones conectadas a través de procesos de migración, tomando en cuenta los cambios en el número de las poblaciones, pero ignorando la dinámica interna de cada una, así como su localización espacial y las implicaciones que ésta tiene en los eventos de extinción y de colonización. El modelo de dos poblaciones (Hanski 1999), un derivado del modelo de Levins, demuestra cómo la migración puede afectar significativamente la dinámica local de dos poblaciones que no tienen un riesgo estocástico de extinción, suponiendo que el tiempo es una variable continua. Este modelo representa el caso más simple de una metapoblación que puede ser analizado matemáticamente (Freedman y Waltman 1977; Holt 1985; Hanski 1999).

(ii) Modelos espacialmente explícitos. En éstos se toman en cuenta variables como el tamaño, la ubicación de los parches, la dinámica interna de cada uno, la probabilidad de extinción y la tasa de migración. Relacionados con este enfoque se encuentran los modelos de *lattice* o redes, los autómatas celulares, los de partículas interactivas y los modelos de redes acopladas (“Coupled map lattice” – Harada e Iwasa 1994; Hanski 1999). En los modelos de tipo *lattice* se representa la red de parches sobre un enrejado de celdas cuyo estado es ocupado o vacante, o bien pueden tener un estado continuo (Hanski 1999). El principal objetivo de estos modelos es el de estudiar cuestiones generales de la dinámica de las metapoblaciones y de la ecología espacial (Tilman y Kareiva 1997). Los modelos de autómatas celulares se derivan de los fundamentos y el planteamiento de los modelos de *lattice*, es decir, la red de parches está representada en un enrejado de celdas y el estado de ocupación de cada celda (vacío y ocupado) está determinado por reglas de transición deterministas (o reglas estocásticas) que rigen los cambios en el estado de ocupación; dichas celdas se colonizan en función de la frecuencia de las celdas vecinas

ocupadas. Estos modelos han sido útiles en el estudio de la evolución de los núcleos de infección en los modelos epidemiológicos (Fuentes y Kuperman 1999); de depredadores y presas (He *et al.* 2002) y el estudio teórico de la dinámica metapoblacional (Keymer *et al.* 1998), y tienen la ventaja de que pueden ser simulados en un programa de computación, ya que se conoce el tamaño de las celdas y el espacio entre ellas. Su desventaja es que generalmente representan un paisaje poco realista y que la dinámica metapoblacional no se puede describir exclusivamente por la fracción de celdas ocupadas (Hanski y Simberloff 1997).

(iii) Modelos espacialmente realistas. En éstos el hábitat consiste de una red de parches discretos y diferentes, como en el caso del modelo de función de incidencia, que además permite un análisis matemático riguroso. Hanski y Ovaskainen (2003) argumentan que este tipo de enfoque puede ser análogo en alguna medida a los modelos demográficos matriciales para poblaciones estructuradas por edad o por tamaño, puesto que los parches pueden ser clasificados en tipos o categorías. El modelo de función de incidencia (MFI) fue desarrollado por Hanski (1994a, 1994c) en su estudio de la dinámica metapoblacional de la mariposa *Melipotis cinxia*. Este modelo ha sido utilizado en el estudio de la dinámica metapoblacional de insectos, ranas, mamíferos pequeños y aves (Hanski 1999; 2001). El modelo está inspirado en la idea original de Diamond (1975) de que la probabilidad de ocupación de un parche se incrementa al aumentar su área. El MFI es un modelo estocástico que pretende simular de manera realista la dinámica de la especie en estudio; se deriva de una cadena lineal de Markov de primer orden, dando como resultado la probabilidad de ocurrencia de un parche con incidencia j como resultado de la colonización (C_i) y la extinción (E_i) (Biedermann 2000), considerando a la vez el arreglo espacial de los parches (*i.e.* la distancia entre ellos, Hanski 1999). El MFI predice los efectos que tiene, por ejemplo, la reducción en el número o el tamaño de los parches y permite simular la dinámica de la metapoblación con un mínimo de datos empíricos, por ejemplo, la tasa de migración (resultado de los experimentos de captura-recaptura o de dispersión de semillas); el área de cada parche (la cual puede ser estimada por medio de fotografía aérea o por la medición directa del parche) y el estado de ocupación de los parches (presencia/ausencia de la especie en diferentes muestreos – Biedermann 2000). Así, los resultados obtenidos al aplicar este modelo ofrecen una visión realista acerca de los requerimientos específicos de tamaño y ubicación de los parches para la persistencia de una metapoblación en particular, lo cual es de gran utilidad para la conservación (Biedermann 2000).

Otro enfoque útil para la descripción de la dinámica metapoblacional de las especies, aunque analizada en término del número total de individuos (y no del número de poblaciones), es la aplicación de matrices de proyección poblacional que incorporan de manera simultánea información sobre la dinámica de las poblaciones locales y sobre los cambios en el paisaje. Por ejemplo, para modelar la dinámica

metapoblacional de algunas especies que viven en el contexto de los mosaicos sucesionales de diferentes tipos de bosques, se han estimado, entre otros, el comportamiento demográfico de la especie en parches de diferentes tipos, las transiciones entre tipos de parches, su aparición y extinción, y la migración de individuos entre ellos (Horvitz y Schemske 1986; Cipollini *et al.* 1993; Valverde y Silvertown 1997b). Estos datos se han combinado para dar como resultado matrices complejas que incorporan la dinámica de parches que se encuentran clasificados en clases y la demografía específica de cada tipo de parche (Álvarez-Buylla y García-Barrios 1993; Álvarez-Buylla 1994).

I.3 La dispersión y la selección de hábitat en un contexto metapoblacional

El aspecto más sobresaliente de la dinámica metapoblacional es la dispersión o movimiento de individuos entre los parches que conforman a la metapoblación. Gracias a este proceso es posible la colonización de nuevos parches y el retraso de la extinción de las poblaciones locales, además de que influye directamente en el tamaño poblacional y la estructura genética de las poblaciones locales. Por lo tanto, es el proceso fundamental que permite la persistencia a escala regional de las metapoblaciones (Levins 1969; Hanski 1991; Hanski 1994a, 1994b, 1994c, 1998; Olivieri *et al.* 1995; Ims y Yoccoz 1997).

En sí, el proceso de dispersión implica que un individuo abandone el parche natal, se desplace fuera de él e ingrese a un nuevo parche. Si el individuo se establece exitosamente en un parche desocupado, se puede formar una población local (Ims y Yoccoz 1997). Por otra parte, la dispersión de individuos puede evitar la extinción de poblaciones locales (*i.e.* funciona como un “rescate”; Brown y Kodrik-Brown 1977; Hanski *et al.* 1995a; Hanski 1999); sin embargo, lo anterior es posible siempre y cuando las poblaciones locales se encuentren dentro del intervalo de distancias de dispersión accesibles (Harrison 1991; Hanski 1999) y siempre que la producción de migrantes sea la suficiente para alcanzar otras poblaciones locales.

La distancia de dispersión en animales y plantas depende del grado y habilidad de movimiento de los individuos. La distancia que un individuo puede viajar determina el nivel de la interconexión entre las poblaciones locales y la colonización de nuevos espacios (Hanski 1994a, 1999; Huges *et al.* 1994; Hanski *et al.* 1995a; Gutiérrez *et al.* 1999; Gutiérrez *et al.* 2001). Asimismo, la permanencia de la metapoblación dependerá de la distancia de dispersión en relación con la distancia entre parches (Hanski 1999).

En el caso de las plantas, la distancia que logra viajar una diáspora es resultado de la morfología, la altura de liberación y la heterogeneidad ambiental (Augspurger y Franson 1987; Greene y Johnson 1989). Por ejemplo, las especies anemócoras de hábito epífita pueden verse favorecidas por su ubicación en sitios altos del dosel, ampliando de esta forma sus sombras de semillas y logrando aprovechar las

ráfagas de viento capaces de trasladar sus semillas a forofitos lejanos (Augsburger y Franson 1987). Aunque los eventos de dispersión a distancias largas no son muy comunes en la naturaleza y son difíciles de cuantificar en condiciones naturales (Bullock y Clark 2000), hay autores que sostienen que la anemocoria es capaz de promover una mayor frecuencia de este tipo de eventos en comparación con otras formas de dispersión (Willson 1993).

La dispersión es un proceso heterogéneo (Husband y Barret 1996; Hanski *et al.* 2000; Drezner *et al.* 2001) y azaroso (Ims y Yoccoz 1997). La sombra de dispersión de semillas en las plantas (*i.e.* la distribución espacial de las diásporas dispersadas por una sola planta) muestra comúnmente patrones leptocúrticos, es decir, que la mayor parte de las diásporas son dispersadas muy cerca de la planta madre y sólo algunas viajan distancias largas (Chambers y MacMahon 1994; Venable y Brown 1993; Wilson 1993), aunque la forma de la curva de dispersión puede variar dependiendo, por ejemplo, de la altura de liberación de las semillas (Greene y Johnson 1989). Si el número de emigrantes producido en las poblaciones locales es bajo, se espera que en toda la metapoblación haya un número bajo de inmigrantes y una pobre conectividad entre poblaciones; y si las poblaciones son susceptibles a factores estocásticos demográficos y ambientales, el riesgo de extinción de las poblaciones locales y, por lo tanto, de la metapoblación, podría aumentar.

La persistencia a largo plazo de una metapoblación depende de la existencia de tasas de dispersión suficientemente elevadas como para permitir eventos de colonización, de modo que se compensen las extinciones de poblaciones locales (Hanski 1999). Así, a tasa de dispersión debe ser suficientemente alta para permitir la persistencia de la metapoblación. No obstante, la dispersión debe ser también lo suficientemente baja como para evitar que se presente un flujo continuo de semillas entre parches, en el que los eventos de colonización-extinción serían poco frecuentes y llevarían a la sincronía de las poblaciones locales, de tal manera que funcionarían como una sola unidad demográfica (Harrison 1991); en este último caso, ya no se estaría hablando propiamente de una metapoblación clásica, sino de una población a manera de mosaico (*sensu* Harrison 1991 – ver Figura I.1c)

La importancia de la dispersión varía con el tipo de metapoblación. De esta forma, la dispersión es imprescindible en las metapoblaciones tipo isla-continente (Pulliam 1988). Como ya vimos, en las metapoblaciones no equilibradas la dispersión es insuficiente para permitir la recolonización de parches vacíos. Por otro lado, la dispersión es un proceso común y poco importante para la dinámica de las poblaciones de tipo mosaico. En las metapoblaciones clásicas la dispersión es el proceso del que depende la colonización y determina un balance entre ésta y la extinción local. Por otra parte, para que ocurra la colonización exitosa de los parches disponibles, no es suficiente con la dispersión, pues características intrínsecas del parche tales como son su tamaño, calidad ambiental y nivel de aislamiento, son

fundamentales para determinar el éxito del establecimiento de una población local (Bazzaz 1991; Chambers y MacMahon 1994; Schupp 1995; Husband y Barrett 1996; Rey y Alcantara 2000).

En el contexto metapoblacional los parámetros importantes de la migración o dispersión son la tasa de emigración *per capita*, los patrones de movimiento migratorio y la mortalidad durante la migración. En conjunto, estos factores determinan el flujo de individuos entre las poblaciones locales (Hanski *et al.* 2000). Sin embargo, estos parámetros rara vez son incluidos en la modelación de la dinámica de metapoblaciones debido a la dificultad para estimarlos (Turchin *et al.* 1991; Begon, *et al.* 1996; Ims y Yoccoz 1997).

En el caso de las plantas, la dispersión puede evaluarse y analizarse de manera directa a través del seguimiento de semillas (Augspurger y Franson 1987; García-Franco y Rico-Gray 1988; Turchin 1998; Bullock y Clarke 2000; Mondragón 2001), lo que permite modelar el proceso de dispersión bajo diferentes escenarios (Augspurger y Franson 1987; Greene y Johnson 1989; 1996; 1997). La dispersión puede analizarse también de manera indirecta, por medio del estudio de la lluvia de semillas o del establecimiento de plántulas (Bullock y Clarke 2000) o mediante la determinación del flujo génico a través de técnicas tales como el marcaje radioactivo (Vander Wall 1994), micro-esferas fluorescentes (Levey y Sargent 2000), análisis de isótopos estables (Hobson 1999; Hobson *et al.* 1999; Webster 2002) y marcadores moleculares (Slatkin 1995; Ouborg *et al.* 1999; Sork *et al.* 1999; Whitlock y McCauley 1999; Cain *et al.* 2000; Provan *et al.* 2001).

Generalmente la dispersión de individuos es desencadenada por diversos factores. Por ejemplo, en los animales se da como producto de la competencia intra-específica, la búsqueda de parejas, la depredación (Altwegg *et al.* 2000, South y Kenward 2001), la necesidad de hábitat o de alimento específicos (Hanski 1994b; Negovetic y Jokela 2000) y los cambios en la calidad del hábitat (Crone *et al.* 2001). En las plantas, la dispersión puede resultar ventajosa al disminuir el riesgo de ser atacadas por depredadores que habitualmente se concentran cerca de la planta madre, o puede permitirle a las plántulas obtener mayores recursos (luz, agua, nutrientes), o al evitar la competencia intra-específica con las plantas maternas y otras plántulas de la misma cohorte (Dirzo y Domínguez 1986; Venable y Brown 1993). Los individuos muestran una mayor supervivencia cuando se encuentran en el hábitat óptimo para el establecimiento, lo que se ha interpretado como una forma de “selección de hábitat” (Bazzaz 1991).

La selección de hábitat es importante en el contexto metapoblacional debido a que afecta la proporción de parches ocupados en la metapoblación. Asimismo, es el resultado de un ajuste evolutivo de las especies a los factores ambientales, por ejemplo al ambiente físico, a la cantidad de depredadores o competidores en los parches, a la presencia de polinizadores o dispersores, etc. (Schupp 1995). Así, un

parche puede ser más o menos favorable en ciertos años y localidades, lo cual puede implicar cambios en la metapoblación entera (Schupp 1995).

Según Bazzaz (1991) los mecanismos de selección de hábitat en las plantas pueden estar basados en alguna de las siguientes características: 1) amplia dispersión de un gran número de propágulos; 2) dispersión dirigida de semillas hacia los sitios más favorables; 3) control de la latencia y la germinación; 4) evolución de la latencia secundaria en plantas en hábitats impredecibles; 5) germinación de las semillas bajo ciertas condiciones favorables; 6) sincronización de la fructificación con el arribo de los agentes dispersores; y 7) la propagación clonal o la fragmentación vegetativa.

I.4 Estudios de dinámica metapoblacional en plantas

En las plantas existen una serie de particularidades que, según Husband y Barret (1996), han dificultado la aplicación de la teoría metapoblacional. Entre ellas está la dificultad de delimitar las poblaciones locales, la existencia de bancos de semillas, la incidencia de la propagación vegetativa y las complicaciones que existen para el estudio de los procesos que permiten el mantenimiento de las metapoblaciones (*i.e.* dispersión de semillas, establecimiento o colonización de nuevos parches y extinción de los parches ocupados; Husband y Barret 1996; Hanski 1999).

Pese a las limitaciones mencionadas, se ha logrado estudiar la dinámica metapoblacional de diversas plantas herbáceas de zonas templadas, como *Primula vulagris*, *Silene dioica* y *Aster kantoensis*, entre otras (Giles y Goudet 1997a,b; Valverde y Silvertown 1997a; Ingrvasson y Giles 1999; Shimada e Ishihama 2000). Asimismo, entre muchos de los trabajos realizados para analizar la dinámica metapoblacional, se han desarrollado modelos que analizan las consecuencias de la dispersión (Perry y González-Andujar 1993) y otros que consideran la estocasticidad ambiental (Hanski 1991). Sin embargo, a pesar de que el patrón de distribución espacial de las plantas epífitas invita en muchas ocasiones a concebirlas como metapoblaciones (por el hecho de que los árboles hospederos pueden ser concebidos como los parches colonizables capaces de alojar a una población local propensa a extinguirse) pocas veces se ha abordado su estudio desde un enfoque metapoblacional (para excepciones, ver; Snall *et al.* 2005; Snaell *et al.* 2003; Snaell *et al.* 2005). Con un enfoque similar, Overton (1994) sugirió que el estudio de la dinámica del muérdago (*Phytilantus sonorae*, una planta parásita) podría ser evaluada exitosamente al aplicar un enfoque metapoblacional, dada la naturaleza aparchonada de su hábitat y la importancia del proceso de dispersión de semillas en la persistencia de esa metapoblación.

I. 5 Las plantas epífitas

Las plantas epífitas son aquellas que viven sobre otras plantas sin tomar nutrimentos directamente de su hospedero (Benzing 1990). Estas plantas representan un componente importante en la diversidad y riqueza de los bosques tropicales perennifolios y en los bosques mesófilos, aunque su diversidad también es elevada en los bosques tropicales secos (Gentry y Dodson 1987; Hietz y Hietz-Seifert 1994). Las epífitas vasculares son componentes significativos de los bosques tropicales, tanto por el número de especies como por la biomasa que acumulan (Gentry y Dodson 1987, Benzing 1990, Nieder *et al.* 2001). Las especies epífitas pueden llegar a contribuir hasta con el 25% del total de especies de plantas vasculares muestreadas en un bosque tropical húmedo y representar hasta la mitad de los individuos muestreados (Wolf 1994). Entre los bosques húmedos tropicales, los situados en el neotrópico son los más ricos en especies epífitas (Richards 1986, Gentry & Dodson 1987, Galeano *et al.* 1998). Se sabe que hay muchas más especies de epífitas vasculares en el neotrópico que en cualquier otro lugar del planeta (Gentry y Dodson 1987). Aproximadamente un 10% de las especies de las plantas vasculares conocidas son epífitas (*i.e.* 23,466 especies, repartidas en 84 familias; Kress 1986, 1989; Benzing 1990; Ingrouille 1992). Estas plantas tienen una amplia representación en las familias Orchidaceae (13,951 especies), Araceae (1,349 especies) y Bromeliaceae (1,145 especies; Kress 1989; Benzing 1990; Ingrouille, 1992; Zimmerman y Olmsted 1992).

La distribución espacial de las epífitas varía horizontal y verticalmente en los ecosistemas, como consecuencia de variables microclimáticas, como la humedad (Leimbeck y Balslev 2001) y la intensidad lumínica (ter Steege y Cornelissen 1989), entre otras, así como por las características de los forofitos (Kernan y Fowler 1995, Freiberg 1996, Hietz 1997), de los sustratos (Callaway *et al.* 2002, Zotz y Vollrath 2003) y los síndromes de dispersión de las especies (Gentry y Dodson 1987). La distribución horizontal varía entre bosques y entre especies de forofitos, mientras que la distribución vertical varía a diferentes alturas de un mismo árbol (ter Steege y Cornelissen 1989). Las epífitas tienden a crecer consistentemente dentro de ciertos rangos de altura vertical, relacionados con diferentes variables críticas para su establecimiento y desarrollo (Todzia 1986, ter Steege y Cornelissen 1989, Wolf 1994, Benzing 1995).

El ambiente epífito es altamente estresante. Si se comparan con las plantas terrestres, las epífitas crecen en ambientes con inferioridad de condiciones en lo que respecta a la provisión de agua, sales minerales y luz. En ausencia de un suelo que provea el agua y los nutrientes minerales, las epífitas aprovechan el vapor de la atmósfera, el agua de lluvia contenida en la corteza del hospedante, la retenida en los musgos o líquenes y la que se escurre lentamente por los troncos. La corteza de los árboles, a diferencia del suelo, conserva pobremente la humedad y está expuesta al calentamiento y al enfriamiento

de las corrientes de aire que la rodean. Asimismo, estos ambientes pueden estar sometidos a prolongados períodos de sequía y rápidas fluctuaciones de temperatura. Los nutrientes son escasos y disponibles únicamente durante los breves episodios de lluvia (Benzing 1978a, 1990). De esta forma, este ambiente puede compararse con las condiciones extremas de los climas áridos. Pese a estas restricciones, las plantas epífitas, a lo largo de su evolución, han modificado o desarrollado ciertas características que les permiten colonizar este tipo de hábitat de manera exitosa.

Algunos autores señalan que una ventaja del hábito epífito puede ser el escape de la sombra del sotobosque en bosques húmedos y muy densos, así como la evasión de la competencia con las raíces de los árboles (Hietz y Hietz-Seifert 1994). Las epífitas presentan una reducción de la funcionalidad de las raíces como órganos de absorción. Las raíces funcionan sólo como órganos de adhesión o de soporte. Por ejemplo entre las bromeliáceas, las especies del género *Tillandsia* son enteramente epífitas y tienen raíces sólo en el estado de plántula, las cuales en la madurez se transforman en órganos fijadores; en otros casos los rizomas de algunas bromeliáceas intervienen también en la retención de restos orgánicos que se desprenden del forofito (Benzing 1990) y los talos pueden presentar especializaciones que les permiten almacenar o aprovechar el agua al máximo (e.g., algunas plantas forman rosetas de hojas anchas con las bases de las hojas traslapadas, formando una especie de reservorio o “tanque” que ayuda a almacenar agua y detritus). Otras epífitas presentan estructuras que absorben agua, como el *velamen radicum* de algunas orquídeas y los pseudobulbos (Orchidaceae) o tallos suculentos (orquídeas, cactáceas, crasuláceas – Adams y Martin 1986a, 1986b; Smith 1989; Benzing 1990; Hietz y Hietz-Seifert 1994). En otras especies se presentan tricomas o pelos especializados que están dispuestos sobre toda la superficie de las hojas y que absorben agua directamente de la atmósfera, además de reflejar la luz excesiva, brindando así protección al aparato fotosintético (Benzing 1990).

De acuerdo con características fisiológicas y de forma de vida, las plantas epífitas han sido clasificadas en dos tipos: **a)** las epífitas extremas es decir, plantas con gran resistencia a la sequía y una gran capacidad para obtener nutrimentos minerales, que comúnmente tienen hojas suculentas, una cubierta muy densa de tricomas y reflectante de la luz, presentan metabolismo tipo CAM y requieren de una cantidad considerable de luz para su desarrollo (e.g., los géneros *Tillandsia* y *Vriesea* de la familia Bromeliaceae y ciertos géneros de orquídeas, como *Encyclia* y *Oncidium* - Benzing 1978a; 1990; Benzing y Refrow 1971; Adams y Martin 1986a); **b)** las epífitas méxicas o tipo “tanque” (llamadas así por su capacidad de almacenamiento de agua en el talo de la planta), son capaces de una rápida regeneración (i.e. por crecimiento vegetativo), requieren de mayor humedad para su sobrevivencia y son capaces de sobrevivir en bajas intensidades de luz, dado su alto contenido de clorofila y su metabolismo fotosintético tipo C₃ (Pittendrigh 1948; Benzing y Refrow 1971; Benzing 1990), presentan hojas largas y planas, con

tricomas oscuros más elaborados y superficie poco reflectante (Adams y Martin 1986a). Estas plantas generalmente se establecen en lugares medios del dosel o en bosques muy húmedos (Benzing 1990). Asimismo, entre los dos tipos mencionados, se encuentran las epífitas intermedias, que presentan características de ambos (Adams y Martin 1986b).

Muchas especies epífitas producen cápsulas dehiscentes con semillas plumosas o aladas adaptadas para dispersarse por medio del viento (*e.g.*, las familias Bromeliaceae; Gesneriaceae, Rubiaceae, Asclepiadaceae, Polypodiaceae), muy pequeñas, como si fueran polvo, lo cual les permite dispersarse fácilmente por viento o por agua (Orchidaceae y Pteridofita). Otras especies presentan bayas carnosas con semillas dispersadas por animales (aproximadamente 4,400 especies, pertenecientes a las familias Begoniaceae, Melastomaceae, Piperaceae, Cactaceae, Bromeliaceae, Gesneriaceae, Loranthaceae, Ericaceae y Araceae – Benzing 1978a, 1990, 1994; Gentry 1982; Gentry y Dodson 1987; Barrington 1993; Annalselvam y Parthasarathy 2001).

El proceso de colonización de forofitos por dispersión de semillas es un fenómeno poco probable que depende primordialmente del patrón espacial de los forofitos y de la amplitud de la dispersión (Benzing 1981a, 1981b; Bullock y Clarke 2000). Las epífitas anemócoras producen un alto número de semillas que el viento tiende a distribuir de manera heterogénea en el dosel, aumentando la probabilidad de colonización de forofitos (Willson 1993). El arreglo espacial de los forofitos seguramente es un factor importante en la permanencia y crecimiento de las metapoblaciones de epífitas anemócoras, pues en otras metapoblaciones se ha observado que los parches cercanos tienen un alto índice de conectividad (dispersión dependiente de la distancia) y por lo tanto altas probabilidades de ser colonizados (Hanski 1999). Asimismo, la presencia de una mayor cantidad de parches adecuados para la colonización da lugar a mayores probabilidades de que las metapoblaciones permanezcan a una escala regional (Hanski 1999). Por otra parte, la presencia de forofitos grandes aumenta la probabilidad de colonización al ofrecer mayor superficie de arribo para las semillas, de forma similar a lo que encontró Hanski (1998, 1999) con los parches grandes en las metapoblaciones de mariposas. Por el contrario, los forofitos pequeños y aislados no serán alcanzados frecuentemente por los emigrantes, por lo que puede esperarse que las poblaciones allí establecidas (si las hay) sean más susceptibles a la estocasticidad ambiental o demográfica y desaparezcan paulatinamente, como ocurre en metapoblaciones de mariposas (Harrison 1991; Hanski 1999).

En los sistemas metapoblacionales epífita-forofito las tasas de colonización también pueden verse afectadas por el aumento en el establecimiento de semillas dentro de los forofitos fuente, debido al comportamiento leptocúrtico de la dispersión. De esta forma, muchas de las semillas quedan depositadas en lugares muy cercanos a la planta madre (Overton 1994, Mondragón 2001). Los individuos que lograron

establecerse exitosamente, incrementarán el tamaño de las poblaciones locales –al crecer y reproducirse– y de esta manera aumentará el número de semillas emigrantes generación tras generación. Se ha observado que, en algunas plantas terrestres, la permanencia las semillas cerca de la planta madre puede aumentar sus probabilidades de morir por depredación o por competencia y, por consiguiente, puede llevar a la pérdida de grandes cantidades de reclutas potenciales; sin embargo, esto no se ha comprobado en plantas epífitas.

Algunos de los factores que afectan el éxito del establecimiento de las plantas epífitas y la consecuente formación de nuevas poblaciones locales son los siguientes: a) La época de dispersión de las semillas: en plantas anemócoras, la dispersión se maximiza durante la época de fuertes vientos, lo cual favorece su llegada a grandes distancias - García-Franco 1991, 1996); si la dispersión de semillas se da cuando los árboles pierden sus hojas, esto podría favorecer la salida de un mayor número de semillas de los forofitos, promoviendo su arribo a otros parches (Madison 1977; Benzing 1978a; García Franco 1991; Hernández-Apolinar 1993; Mondragón *et al.* 1999). b) Las características de los forofitos: la disponibilidad, tamaño, arquitectura y período de vida de los forofitos, así como las características físicas y químicas de su corteza, pueden afectar la probabilidad de arribo y germinación de las semillas de plantas epífitas sobre su copa (Yeaton y Gladstone 1982; Callaway *et al.* 2001; Callaway *et al.* 2002; Migenis y Ackerman 1993). c) La distribución de los forofitos: la probabilidad de que un árbol vacante sea colonizado, dependerá en gran medida de la presencia de forofitos colonizados a su alrededor, que puedan actuar como fuentes de semillas (García Franco 1996).

En algunas ocasiones las plantas epífitas se han considerado parásitos estructurales, pues pueden causar deterioro de los forofitos cuando alcanzan altas densidades poblacionales (Benzing 1990). En esas circunstancias pueden disminuir el vigor del forofito al reducir su tasa fotosintética a causa de la sombra que proyectan sobre las hojas (Montaña *et al.* 1997). Las altas densidades de plantas epífitas causan también la ruptura de las ramas del forofito (Rosemberger y Williams 1999). Una de las consecuencias de ser parásitos estructurales de los forofitos es que pueden desencadenar paulatinamente la muerte de los mismos. Si una especie epífita alcanza densidades suficientemente altas como para convertirse en un parásito estructural, su dinámica metapoblacional afectaría, a su vez, a la dinámica y diversidad de la comunidad de árboles a la que está asociada. En las zonas semi-áridas de México, en donde se ha demostrado que el componente arbustivo y arbóreo juega un papel fundamental en la estructura y dinámica de la comunidad (por su papel en el nodricismo de cactáceas y otras suculentas – Valiente-Banuet *et al.* 1991), el efecto negativo de un eventual parasitismo estructural por parte de las epífitas podría llegar a tener consecuencias imprevistas sobre los niveles mayores de organización.

I.6 Objetivo General

El objetivo general de este trabajo es analizar la dinámica metapoblacional de *Tillandsia recurvata* en un matorral xerófilo cerca de Zapotitlán Salinas, Puebla, con el objeto de proponer un modelo que permita proyectar su dinámica espacio-temporal y así contribuir al conocimiento y comprensión de las metapoblaciones vegetales. Para esto, se estudió la dinámica de los árboles hospederos de esta epífita y se analizaron sus tasas vitales y de dispersión de semillas en diferentes poblaciones locales.

Los **objetivos particulares** son:

1.- Analizar la correlación entre el tamaño e identidad taxonómica del forofito, y la probabilidad de colonización por *T. recurvata*. Esto permitirá identificar los parches “colonizables” de esta epífita en un contexto metapoblacional, así como conocer el estado general de la metapoblación en términos de la proporción de parches ocupados y desocupados.

2.- Analizar la demografía de *T. recurvata* sobre árboles de diferentes tamaños de la especie hospedera preferencial, con el fin de proyectar los cambios en el comportamiento numérico de las poblaciones locales a medida que sus parches ocupados (*i.e.* árboles) van cambiando de tamaño conforme pasa el tiempo.

3.- Analizar la estructura y dinámica poblacional de *Prosopis laevigata*, la especie hospedera más importante que constituye los “parches ocupables” para las poblaciones de *T. recurvata*, con el fin de evaluar la dinámica de formación y desaparición de poblaciones locales.

4.- Evaluar la dinámica de la dispersión de semillas de *T. recurvata* entre poblaciones locales para estimar la frecuencia de eventos de colonización y la manera en la que este proceso regula la dinámica metapoblacional.

5.- Diseñar un modelo metapoblacional que proyecte los cambios en el número de poblaciones y en el número total de individuos de la metapoblación de *T. recurvata* bajo diferentes escenarios hipotéticos que incorporen diversos parámetros metapoblacionales.

Cada uno de estos objetivos particulares se aborda en los capítulos siguientes.

Para abordar los objetivos planteados, se partió de las siguientes observaciones y **supuestos**:

La distribución de *Tillandsia recurvata* sobre sus forofitos es de tipo fragmentado o en parches, es decir, existen parches ocupables inmersos en una matriz de hábitat no colonizable, en donde cada árbol colonizado funciona como una población local. La extinción de las poblaciones locales se da como producto de la muerte del forofito. Por lo tanto, la permanencia a nivel regional de esta especie debe

depender de la conexión entre poblaciones locales a través de la dispersión de semillas, de manera que este proceso permita la formación de nuevas poblaciones locales. La dinámica de los parches colonizables (demografía de los forofitos) afecta de manera íntima a la dinámica de la metapoblación de *T. recurvata*.

Lo anterior nos llevó a plantar las siguientes **hipótesis** de trabajo:

Se espera que *T. recurvata* ocupe ciertos forofitos con mayor frecuencia que otros, dependiendo de su tamaño, de su identidad taxonómica y de su nivel de aislamiento.

Se espera, asimismo, que la dinámica de las poblaciones locales varíe de acuerdo con el tamaño del forofito y la densidad de la población de *T. recurvata*.

Se espera que la demografía de los forofitos refleje una población cercana al equilibrio numérico. La dinámica de la población de forofitos, en conjunto con la dinámica de colonización de *T. recurvata*, serán los principales determinantes de los cambios en el número de poblaciones que conforman a la metapoblación.

Con respecto a la dispersión de semillas y tomando como base las observaciones que se han hecho en otras especies epífitas, se hipotetiza que la mayor parte de las semillas producidas por los organismos de una población local permanecerán al interior de dicha población; de las semillas que se dispersan hacia afuera de la población, seguramente una proporción elevada se pierde, mientras que una baja proporción debe alcanzar otros forofitos. El número de semillas que alcanzan otros forofitos debe ser lo suficientemente elevado como para permitir la colonización de nuevos parches y la formación de nuevas poblaciones.

Capítulo II. Sitio y Especie de estudio

II.1 Sitio de estudio

Este trabajo se realizó en una zona cercana al poblado de Zapotitlán Salinas, la cual forma parte del desierto intertropical del Valle de Tehuacan, en la parte sur-este del estado de Puebla (Flores *et al.* 2004). Se trabajó en una parcela de 1 ha localizada aproximadamente 14 kilómetros al sur de Zapotitlán (N18°15' O97°32'), sobre la carretera que va de Tehuacan a Huajuapán de León (Figs. II.1 y II.2). La parcela se localiza en un pequeño valle que es parte del gran Valle de Tehuacán, el cual es bien conocido por su alta diversidad de cactus y de otras suculentas y por su alta proporción de especies endémicas (Hernández y Godínez 1994; Zavala-Hurtado y Díaz Solís 1995; Beristain *et al.* 1996). La elevación en la región de Zapotitlán Salinas varía de 1,500 a 2,400 m sobre el nivel del mar (Montaña y Valiente-Banuett 1998), ya que se presentan gran número de componentes montañosos y valles (Pavón y Briones 2001). En esta región existe un gradiente de humedad y temperatura que condiciona la variación de la vegetación, desde matorrales xerófilos en el fondo de los valles, hasta matorrales de encino por arriba de los 2000 m s.n.m.; estas condiciones son una de las razones que explican la gran diversidad florística del Valle de Tehuacán (Montaña y Valiente-Banuett 1998).

El clima del Valle de Zapotitlán es semi-árido, con una temperatura media anual que varía de 18 a 22°C (temperatura mínima anual de 11°C en enero y temperatura máxima de 34°C en junio; García 1973). La precipitación anual fluctúa entre 380 y 450 mm, la mayoría de la cual cae durante la época lluviosa de verano, entre junio y septiembre.

Los tipos de vegetación predominantes en la zona son matorrales xerófilos y rosetófilos, constituidos por arbustos, cactus columnares y semi-suculentas arborescentes, en donde el componente arbóreo es escaso y rara vez excede los 3 m de altura (Zavala-Hurtado *et al.* 1996). La parcela de estudio (Fig. II.2) corresponde a un matorral xerófilo en el que las especies de árboles y arbustos más comunes son *Acacia constricta*, *A. bilimekii*, *A. coulteri*, *A. farnesiana*, *A. cochliacantha*, *Mimosa adenanthoides*, *M. lacerata*, *Prosopis laevigata*, *Cercidium praecox* y *Agnondra obtusifolia*; otras especies arbustivas importantes en la parcela son *Castela tortuosa*, *C. erecta*, *Koerberlinia speciosa*, *Aeschynomene purpussi*, *Zizipus lloydii*, *Schaeferia obtusifolia* y *Callyandra eriophylla*. La diversidad de elementos de la familia Cactaceae es notable en toda la región; en la parcela de estudio destacan *Neobuxbaumia macrocephala*, *Myrtilocactus geometrizzans*, *Ferocactus latispinus*, *F. robustus*, *Echinocactus platyacanthus*, *Mammillaria* sp., *Coryphanta* sp. y *Opuntia* sp. (Beristain *et al.* 1996). Otras suculentas presentes en el sitio de estudio son *Beucarnea gracilis* y *Hechita podanta*.

Para la zona de Tehuacán-Cuicatlán se cuentan con registros de varias especies de *Tillandsia* (Bromeliaceae) entre las que destacan *T. atroviridipetala*, *T. circinatoides*, *T. makoyana*, *T. pueblensis*, *T. californii*, *T. dasyliriifolia*, *T. ionantha* y *T. recurvata*. En la región de Zapotitlán Salinas, específicamente en los matorrales xerófilos, se encuentran al menos tres especies de *Tillandsia* que son muy abundantes: *T. dasyliriifolia* y *T. califani*, ambas epífitas tipo tanque, y *T. recurvata*, que se considera una epífita atmosférica (García-Suárez *et al.* 2003).

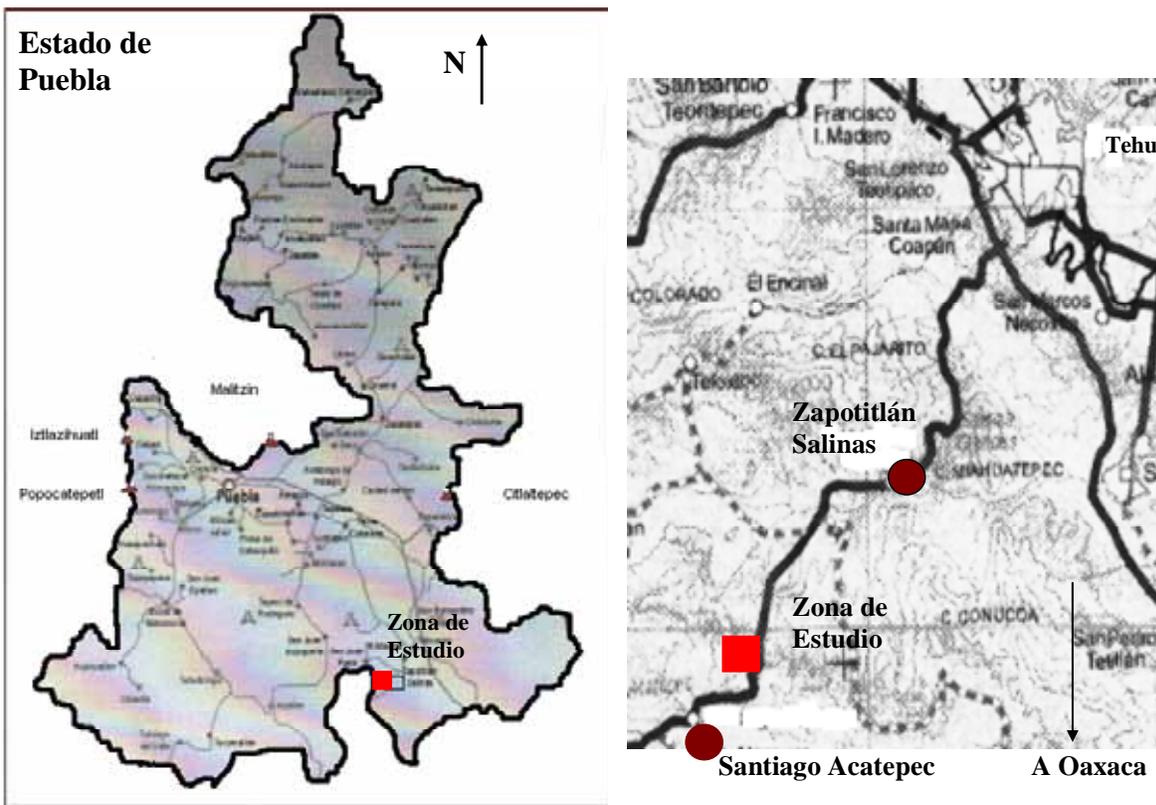


Figura II.1. Ubicación de la zona de estudio en estado de Puebla, cerca del poblado de Zapotitlán Salinas. A la izquierda se muestra la ubicación de Zapotitlán Salinas en el estado de Puebla y a la derecha un acercamiento de la región, con la ubicación de la parcela de estudio a un costado de la carretera libre Tehuacán-Huajuapán de León.



Figura II.4. Fotografía que muestra la estructura espacial del paisaje de la parcela de estudio, ubicada 14 km al sur del poblado de Zapotitlán Salinas, Pue.

II.2 Especie en estudio

Tillandsia recurvata pertenece a la familia Bromeliaceae, la cual tiene unas 2,500 especies de plantas perennes, de hábito epífita y terrestre (Benzing 1980), de origen americano (con excepción de *Pitcarnia feliciana* – Lüttge 1989), clasificadas en tres subfamilias (según la Sociedad de Bromelias de los Estados Unidos): Bromelioideae (con 500 especies), Tillandsioideae (con 800 especies) y Pitcairnoideae (con 700 especies, Lüttge 1989). En México se han reportado 342 especies de Bromeliaceae repartidas en 18 géneros, de las cuales 192 especies pertenecen al género *Tillandsia*; de éstas, 133 son endémicas de México (Espejo-Serna *et al.* 2004). El género *Tillandsia* pertenece a la subfamilia Tillandsioideae y tiene de 400 a 500 especies ampliamente distribuidas (Zomlefer 1994). Este género es el más primitivo de la familia y su amplia distribución es resultado de la alta capacidad de dispersión y de adaptación a una diversidad de ambientes. La mayoría de las especies de *Tillandsia* son plantas epífitas; sin embargo,

existen algunas especies de gran tamaño, como *Tillandsia grandis* que es saxícola. En México, muchas especies de este género son utilizadas en ceremonias religiosas y tienen un valor ornamental; algunas especies son consideradas de importancia económica (Wolf y Konings 2001).

Entre las plantas del género *Tillandsia* se pueden observar dos formas de crecimiento que han resultado ser determinantes en la colonización del ambiente epífita: la forma de crecimiento tipo “tanque” se caracteriza por la presencia de un reservorio de agua formado por el talo de la planta (*e.g.* *T. depeana*); la forma de crecimiento “atmosférica” se caracteriza por la presencia de hojas cubiertas con tricomas absorbentes (*e.g.*, *Tillandsia ionantha*, *T. stenophylla*, *T. recurvata* y *T. bulbosa* – Gilmartin y Brown, 1986; Benzing, 1990). En las especies del género *Tillandsia* el metabolismo CAM es particularmente frecuente (al igual que en Orchidaceae y Cactaceae – Medina *et al.* 1977; Lüttge 1989) y destaca en especies xeromórficas heliófilas que habitan en lugares muy expuestos de la copa de los árboles, como es el caso de *Tillandsia recurvata*.

La mayoría de las especies de *Tillandsia* son policárpicas (*i.e.* fructifican varias veces a lo largo de su vida); éstas no producen tantas semillas en cada evento reproductivo como las monocárpicas, que producen un número elevado de semillas. Frecuentemente, las especies monocárpicas son de tipo tanque y no de tipo atmosférico (Benzing 1987). En muchas especies en las que la roseta es monocárpica y muere después de reproducirse, el genet puede permanecer gracias a la producción de hijuelos o ramets (Mondragón *et al.* 2004). Así, en *Tillandsia* son comunes las especies con este tipo de propagación vegetativa o clonal, en las que los individuos pueden ser derivados de la generación de hijuelos a partir de la base de la roseta (*T. brachycaulos*, *T. ionantha*) o incluso de la inflorescencia (*T. pauciflora*) (Benzing 2000).

En *Tillandsia* se presentan frutos capsulares con semillas que poseen apéndices plumosos que se diseminan por medio del viento (*i.e.* anemocoria – Smith y Downs 1977), o bien presentan frutos carnosos que son dispersados por animales (zoocoria). La anemocoria es el síndrome de dispersión característico de especies que se establecen en las partes más expuestas del dosel (Gentry 1982; Ingroullie 1992), por ejemplo, de muchas especies heliófilas atmosféricas, como *Tillandsia recurvata* (Caldiz *et al.* 1993), *T. brachycaulos* (Mondragón *et al.* 2004), *T. eizii*, *T. vicentina* (Wolf y Konings 2001), *Tillandsia guatemalensis* (Castro Hernández *et al.* 1999), *T. depeana* (García-Franco 1991) y *Tillandsia circinnata* (García-Franco 1996). Generalmente la dispersión de semillas por medio del viento se lleva a cabo durante la época seca del año cuando los árboles no presentan hojas y las semillas están completamente deshidratadas y/o la velocidad del viento es mayor (Howe y Smallwood 1982; Ibarra-Manríquez *et al.* 1991; Mondragón 2001). Así, es común encontrar especies anemócoras en regiones con climas secos y

semisecos, o que presentan alguna temporada del año con baja humedad atmosférica (Dirzo y Domínguez 1986; Ingroullie 1992; Chambers y MacMahon 1994).

Tillandsia recurvata

Tillandsia recurvata (Figs. II.3 y II.4) es una planta acaule o cortamente caulescente, herbácea, epífita o rupícola que posee un sistema rudimentario de raíces y un número variable de brotes, cada uno con 5-8 hojas lineares cubiertas de tricomas absorbentes (Figs. II.3 y II.4). Estas plantas crecen hasta formar cúmulos o masas esféricas de brotes de más de 10 cm de diámetro, que frecuentemente rodean completamente las ramas sobre las que se desarrollan (Fig. II.3B; Montaña *et al.* 1997; Rzedowski 1994; Benzing 1990). La altura de estas masas esféricas varía comúnmente entre 4 y 15 cm y alcanzan hasta los 23 cm cuando florece. Sus hojas son dísticas, ovaladas, de 5 a 10 cm de largo y de textura escamosa (McVaugh 1992). Las inflorescencias son terminales*, de 5 a 13 cm de largo, con una o dos flores y en raras ocasiones hasta cinco (Figs. II.3 y II.4 – Sánchez 1976; Smith y Downs 1977; Rzedowski y Rzedowski 1990; McVaugh 1992). Las flores (de 1 a 2) se disponen en la punta de un pedúnculo erecto, subsésil y presentan sépalos lanceolados, que miden de 4 a 5 mm de longitud; los pétalos son angostos, de color violeta pálido, rara vez blancos (Fig. II.3D – Rzedowski y Rzedowski 1990). Los estambres están profundamente incluidos en el estigma (Fig. II.4b) y son más largos que el pistilo (McVaugh 1992). Los frutos son elíptico-ovados, cilíndricos y delgados, de 1.8 a 2.2 cm de largo con aproximadamente 40 semillas plumosas que miden de 1 a 1.5 cm de largo (Fig. II.4f – McVaugh 1992); el fruto es dehiscente en tres valvas (Sánchez 1976). Su época de floración tiene lugar en el otoño. En la zona de estudio los frutos maduran a finales del invierno; el número promedio de semillas por fruto en la temporada de 2002 fue de 57.62 ± 18.02 ($N= 50$ – observación personal).

Tillandsia recurvata se distribuye ampliamente desde el sur de los Estados Unidos hasta Argentina y Chile y se puede encontrar desde los 100 hasta los 2,900 m s.n.m. Es común encontrarla preferentemente en lugares con clima seco, por lo que se considera una epífita extrema (Benzing y Refrow 1971; Benzing 1990; Rzedowski y Rzedowski 1990; Hietz 1997). Se ha observado que esta epífita habita en bosques de encino y en matorrales xerófilos, aunque ocasionalmente se le encuentra en bosques de pino-encino (Rzedowski y Rzedowski 1990). Asimismo, se ha observado que *T. recurvata* evita las áreas más húmedas, tanto en su distribución regional como dentro de la copa de los árboles, al igual que muchas otras epífitas atmosféricas (Hietz y Hietz-Seifert 1994).

* Personalmente, en la zona de estudio observé individuos con inflorescencias laterales.

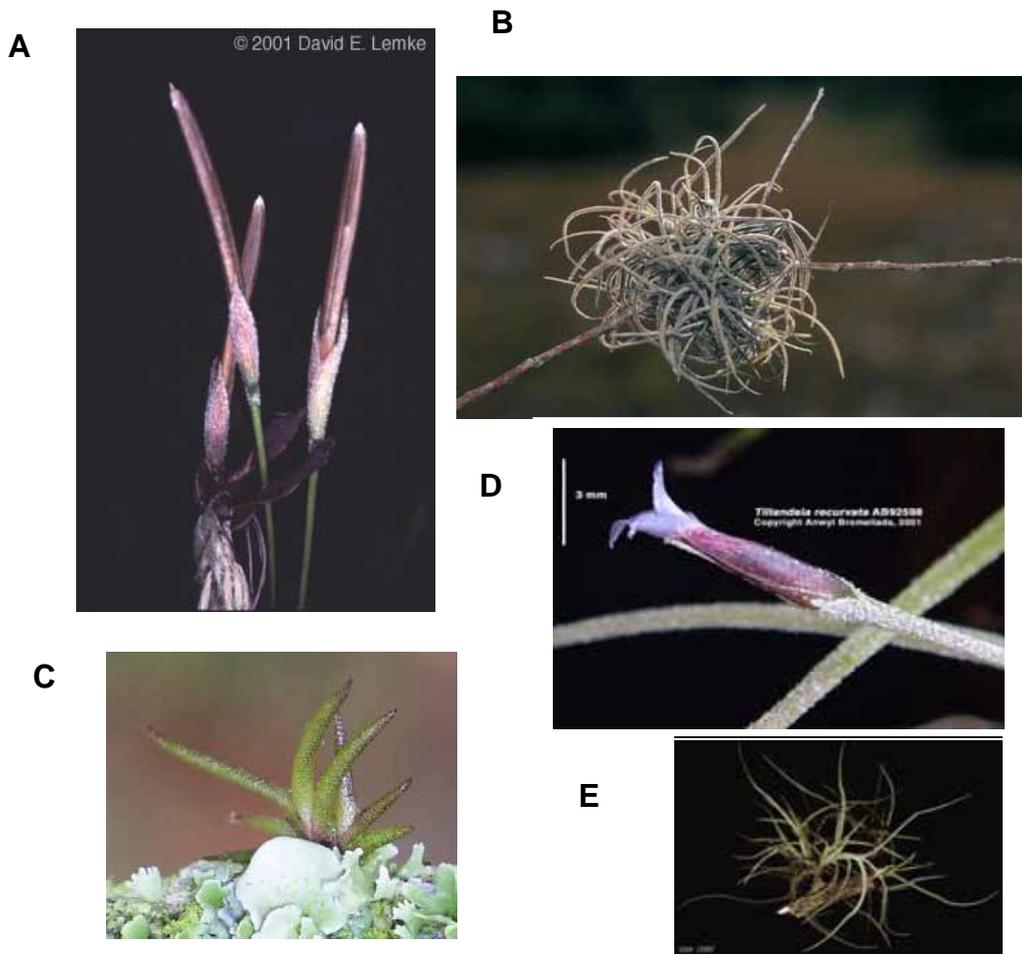


Figura II.3. Detalles de la morfología de *Tillandsia recurvata*. **A** frutos maduros (tomado de http://www.csd.tamu.edu/FLOA/cgi/gallery_query?q=Tillandsia+recurvata); **B** forma de crecimiento de un individuo adulto establecido sobre una delgada rama (tomado de <http://www.painetworks.com/pages/fm/fm1014.html>); **C** plántula creciendo sobre un lecho de líquenes (tomado de <http://home.att.net/~larvalbugrex/ballmoss.html>); **D** Detalle de una flor (Tomado de <http://anwyl.com/images/tillandsia/anw00421.jpg>), **E** individuo mostrando la disposición de los brotes (tomado de http://www.geocities.com/etoya2001b/flo/tillandsia_rec.html).

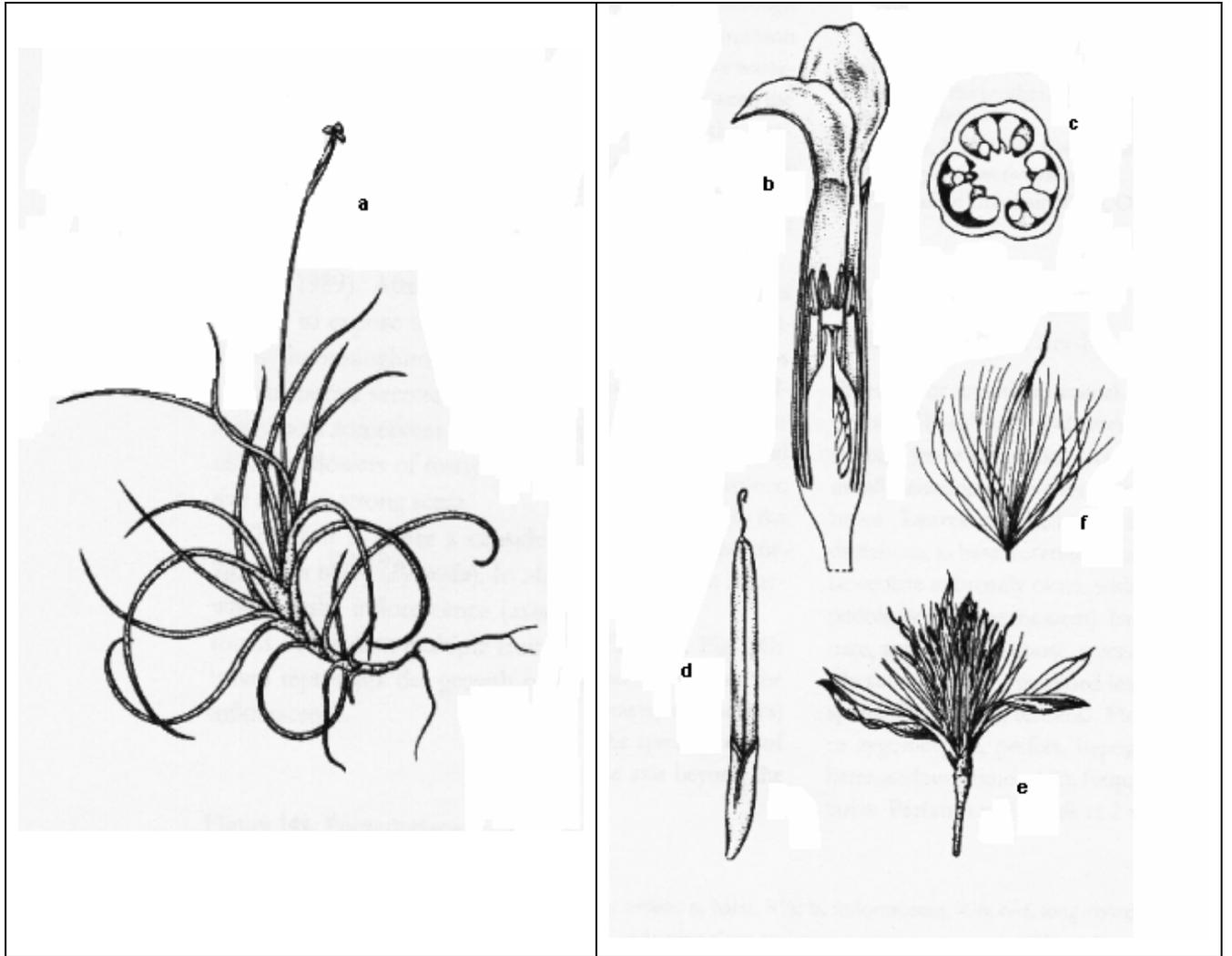


Figura II.4. Morfología de *Tillandsia recurvata*. **a**, habito de crecimiento; **b**, sección longitudinal de la flor; **c**, corte transversal del ovario; **d**, cápsula antes de la dehiscencia; **e**, cápsula dehiscente abierta mostrando las semillas; **f**, semilla con su apéndice plumoso. (Figura **a**, tomada de Hietz y Hietz Seifert 1994; Figuras **b** - **f** tomadas de Zomlefer 1994).

En zonas de climas semiáridos, *T. recurvata* puede llegar a ser muy abundante y en cada árbol se pueden encontrar poblaciones de 25 a 500 individuos. En particular, se tienen reportes de que en la región semiárida de Tehuacán en Puebla, *T. recurvata* puede crecer abundantemente sobre *Cercidium praecox* (Montaña *et al.* 1997), al igual que sobre *Prosopis laevigata* y *Acacia bilimekii* (observación personal). En algunas ocasiones, las altas densidades de colonización pueden provocar un efecto negativo sobre los árboles hospederos, que va desde la pérdida de vigor hasta la muerte. En este tipo de ecosistemas, los árboles y arbustos, como las especies que se han mencionado, son de suma importancia para el

mantenimiento de la estructura y diversidad, pues constituyen “plantas nodrizas” debajo de cuyas copas se generan condiciones microambientales favorables para la germinación y el establecimiento de diversas especies suculentas y semisuculentas características de la región (Valiente-Banuet y Ezcurra 1991). Bajo estas condiciones, es de esperarse que cualquier factor que afecte la persistencia de estos arbustos, como sería el caso de la colonización masiva por epífitas que pudiera llevar a su eventual muerte, podría tener efectos sobre la comunidad entera.

Con respecto a la estructura genética de las poblaciones de *T. recurvata*, Soltis y colaboradores (1987), trabajando con isoenzimas, encontraron que las poblaciones presentan una baja variabilidad genética; las poblaciones que están separadas hasta 50 km de distancia presentan estructuras genéticas muy diferentes entre sí, lo que hace pensar que el flujo génico entre ellas es un evento poco frecuente. Estos autores relacionaron la baja frecuencia de flujo génico con la morfología floral de esta especie, debido a que los órganos reproductores se encuentran profundamente incluidos en el estigma, lo cual puede dificultar el intercambio de polen (Fig. II.3b). Utilizando microsatélites, García Morales (en preparación) encontró una baja diferenciación entre poblaciones contiguas, y Ramírez Padilla (en preparación) ha encontrado evidencias de un alto nivel de dispersión de semillas.

En relación con los usos medicinales más comunes, esta epífita, conocida en México comúnmente como “pachtle” o “paxtle”, es habitualmente utilizada como auxiliar en el tratamiento de quemaduras y en forma de infusión para la tos, bronquitis, dolor de espalda y como antiabortiva. Esta planta también es muy utilizada para adornar los nacimientos navideños, al igual que *T. usneoides*.

II. 3 Aspectos demográficos de epífitas de zonas semiáridas

Una de las características de la historia de vida que es común entre epífitas de zonas semiáridas es el lento crecimiento de los individuos, especialmente durante sus etapas juveniles (Adams y Martin 1986b; Zotz 1995; Tremblay 1997), la frecuente producción de brotes u otras estructuras vegetativas (Benzing 1981b; Bennet 1988, García Franco 1991, Mondragón *et al.* 2004), las bajas tasas de germinación en el campo (Benzing 1978a; Hernández-Apolinar 1992, Tremblay 1997), la ausencia de bancos de semillas (Bennet 1988), la alta tasa de mortalidad de plántulas y la alta sobrevivencia de las etapas consecutivas (Benzing 1981a; Matos y Rudolph 1984; Hietz 1997; Tremblay 1997; Zotz 1998; Castro-Hernández *et al.* 1999; Mondragón *et al.* 1999; Mondragón *et al.* 2004), y la variación de la tasa de crecimiento poblacional, así como el reclutamiento sexual y asexual alternado, en ambientes con épocas marcadas de sequía y lluvias (Mondragón *et al.* 2004).

Pese a su importancia en el funcionamiento de los ecosistemas y a su papel en la diversidad de las comunidades, la dinámica demográfica de las epífitas ha sido pobremente estudiada. Son pocos los

trabajos en los que se ha estudiado su ciclo de vida completo; entre ellos destacan los de Benzing (1981a), con *Tillandsia circcinata*, Larson (1992) con la orquídea *Enciclya tampensis*, Hernández-Apolinar (1992) con *Laelia speciosa* y, más recientemente, el de Mondragón y colaboradores (2004), quienes estudiaron la dispersión y la demografía de *Tillandsia brachycaulos* en un bosque tropical seco. De la especie que nos ocupa en esta tesis, *Tillandsia recurvata*, no se han realizado trabajos demográficos, aunque Benzing (1981a, 1990) y Caldiz *et al.* (1993), han estudiado sus preferencias de forofitos en ciertos ecosistemas, y Soltis *et al.* (1987) llevaron a cabo un trabajo de genética de poblaciones.

CAPÍTULO III. HABITAT PREFERENCE OF
THE EPIPHYTE *Tillandsia recurvata*
(BROMELIACEAE) IN A SEMI-DESERT
ENVIRONMENT IN CENTRAL MEXICO



Habitat preference of the epiphyte *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae) in a semi-desert environment in Central Mexico

Rocío Bernal, Teresa Valverde, and Laura Hernández-Rosas

Abstract: *Tillandsia recurvata* L. is an atmospheric epiphyte that occupies tree canopies in many parts of tropical America. We investigated the host preferences of this species by analyzing its occurrence on trees in a 1-ha plot in a semi-desert environment in Mexico. Additionally, we carried out germination experiments and recorded seedling survival and growth in different microsites on the three preferred host species. Our results indicate that *T. recurvata* occupies the crowns of certain host species (*Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.C. Harms, *Acacia bilimekii* Macbr., and *Cercidium praecox* (Ruiz & Pav.) Harms) with a higher frequency than expected by chance. In addition to species identity, tree size affected the probability of being occupied: small trees were occupied with lower frequencies and with lower densities than larger ones. On the other hand, distance to the nearest colonized tree was not related to the probability of a tree being occupied. Seed germination ranged from 0% to 7.5% and did not differ among the three host species tested. However, both seed germination and seedling growth were higher in the outer and upper parts of tree crowns. Given the patchy distribution of this epiphyte, we propose this system may be viewed as a metapopulation in which patch suitability varies according to host identity and size.

Key words: fragmented habitats, metapopulations, seed germination, seedling establishment, semi-arid environments, Tehuacan Valley.

Résumé : Le *Tillandsia recurvata* L. est un épiphyte atmosphérique, qui occupe la canopée arborée, dans plusieurs régions de l'Amérique tropicale. Les auteurs ont examiné la préférence des hôtes, chez cette espèce, en analysant sa présence sur les arbres dans une parcelle de 1 ha, dans un environnement semi désertique du Mexique. De plus, ils ont conduit des expériences de germination et enregistré la survie ainsi que la croissance des plantules, sur différents microsites, chez les trois hôtes préférés. Les résultats indiquent que le *T. recurvata* occupe les houppiers chez certains hôtes (*Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.C. Harms, *Acacia bilimekii* Macbr., and *Cercidium praecox* (Ruiz & Pav.) Harms), avec une fréquence plus grande que celle provenant du hasard. En plus de l'identité des espèces, la dimension des arbres affecte la probabilité d'être habité; les petits arbres sont moins fréquemment occupés et portent une moindre densité que les plus grands. D'autre part, la distance par rapport à l'arbre voisin colonisé le plus près, n'est pas reliée à la probabilité qu'un arbre soit colonisé. La germination des graines va de 0 % à 7,5 %, et ne diffère pas entre les trois espèces d'arbre testées. Cependant, la germination des graines aussi bien que la croissance des plantules, sont plus élevées dans la partie supérieure et externe des houppiers. Compte tenu de la distribution de cet épiphyte, les auteurs proposent que ce système puisse être conçu comme une métapopulation, dans laquelle la convenance des colonies varie selon l'identité et la dimension de l'hôte.

Mots clés : habitats fragmentés, métapopulations, germination des graines, établissement des plantules, environnements semi-arides, vallée de Tehuacan.

[Traduit par la Rédaction]

Introduction

Vascular epiphytes are important elements of many tropical ecosystems; they are particularly abundant in tropical rain and cloud forests, although their presence in tropical dry forests and semi-arid shrublands is also common (Mondragón et al. 2004). Yet, little is known about the ecology of epiphytes; in particular, we lack knowledge about their spa-

tial structure (Nieder et al. 2000) and their occupancy patterns of different habitat patches. In this study we focus on *Tillandsia recurvata* L., a bromeliad that inhabits the canopies of shrubs and trees in tropical semi-arid ecosystems in central Mexico (Rzedowski 1994; Montaña et al. 1997; García-Suárez et al. 2003). Although *T. recurvata* may establish on many host species (and even on inert substrates such as electricity cables), it is evident that not all trees in a community are occupied by this epiphyte to the same degree. In this paper we analyse the distribution of this species in a semi-desert shrubland and evaluate some factors that may be responsible for this distribution.

The naturally patchy distribution of epiphytes suggests that these plants may form metapopulations (sensu Levins 1969, 1970) restricted to patches (i.e., host trees or "phorophytes", sensu Benzing 1990) embedded in a matrix of less

Received 26 July 2004. Published on the NRC Research Press Web site at <http://canjbot.nrc.ca> on 30 November 2005.

R. Bernal,¹ T. Valverde, and L. Hernández-Rosas.

Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. 04510, México.

¹Corresponding author (e-mail: roberba_01@yahoo.com.mx).

suitable habitat. In the case of *T. recurvata*, the individuals in each occupied tree may be considered as a local population within a larger metapopulation. These populations may vary in size, from a few to more than 300 individuals, depending on the size and species of the tree. Two features suggest that this system may be viewed as a metapopulation: (1) local populations are founded when dispersing seeds reach uncolonised trees and become extinct when colonized trees senesce and die, presumably persisting in a balance between colonization and extinction (Harrison 1991; Hanski 1999), and (2) seed dispersal (which occurs by wind) connects local populations together; however, as in other metapopulations, this connecting force appears rather weak because most dispersing seeds apparently remain within their original population and only a few (<0.6%, R. Bernal, unpublished data) reach other local populations. Our research group is presently conducting an extensive ecological study on this system, addressing aspects on demography, population genetics (using microsatellites), and seed dispersal in *T. recurvata*. Yet, some preliminary questions arose regarding the structure of this metapopulation system: what constitutes a colonizable patch for *T. recurvata* and are some microhabitats within the crown of host trees more successfully occupied than others? Regarding the first question, we hypothesize that *T. recurvata* does not perceive the habitat in strictly binary terms (i.e., colonizable habitat patches against non-colonizable habitat patches); rather, the different types of habitat patches (i.e., trees) must form a gradient, with some being more adequate than others for the establishment of local populations (Hanski and Simberloff 1997). This phenomenon, which strongly influences the spatial distribution of a species, has not been explored in depth among epiphytes, nor has it been addressed from a metapopulation perspective. In this sense, the characterization of the habitat patches that may be occupied by a species and a thorough understanding of the factors that influence their adequacy stand out as important ecological issues.

Several factors may help determine which patches (i.e., trees) are suitable for *T. recurvata*. Some kinds of trees may be more densely occupied than others because of differences in the probabilities of seed germination and seedling establishment under specific conditions. Benzing (1978, 1995) has reported that this species occurs excessively on thin branches. Additionally, the physical properties of host bark, as well as the presence of twisting branches, are important factors that affect establishment (Caldiz et al. 1993). Individuals of the genus *Tillandsia* avoid shady and (or) humid microsites (Benzing and Refrow 1971; Benzing 1990; Hietz 1997). All these factors acting together may result in *T. recurvata* plants occupying certain kinds of patches with higher frequencies than other patches and thus founding local populations on certain phorophytes. Also some microsites within phorophytes may be occupied more often than others (García-Suárez et al. 2003). These habitat preferences may be related to particular environmental factors that favour germination, establishment, and growth in some patches more than in others (Bazzaz 1991; Schupp 1995; Rey and Alcantara 2000).

By analysing the patterns of patch occupancy by *T. recurvata*, we aimed to identify the kind of habitat patches that are most hospitable to this species. In particular, we ex-

plored how the probability of a tree being occupied by *T. recurvata* is related to its identity, size, and distance to the nearest colonized neighbour (presumed to be the nearest source of colonists). In addition, we evaluated seed and seedling success within the crown of certain phorophytes. This study is the first step in an inquiry into the metapopulation dynamics of this epiphyte.

Materials and methods

Tillandsia recurvata

The genus *Tillandsia* includes some of the most drought-tolerant epiphytic bromeliads (Benzing and Refrow 1971; Benzing 1990; Hietz 1997). *Tillandsia recurvata* is an atmospheric epiphyte with a CAM metabolism (this type of photosynthetic metabolism seems to be restricted in the Tillandsioideae to the genus *Tillandsia*; Medina et al. 1977). Its distribution range includes tropical dry ecosystems from the southern United States to the middle part of Argentina, at altitudes from sea level to 3000 m (McVaugh 1992; Caldiz et al. 1993). The establishment of *T. recurvata* is influenced by the type of tree bark as well as the size and age of the branch (Caldiz et al. 1993; Harvey 1996). Plants possess a rudimentary root system that appears months after germination and is specialized as an attaching organ. Shoots are composed of 5–8 linear leaves; several shoots form a rosette-like semispherical structure. A terminal inflorescence, appearing in the autumn, completes the growth of the shoot (McVaugh 1992; Hietz and Hietz-Scifert 1994). Deeply embedded stamens and pistils suggest frequent autogamy, though apparently some cross-pollination is also carried out by the wind (Soltis et al. 1987). Capsules mature during the autumn and winter and release small plumose seeds (McVaugh 1992). Each fruit contains 57.62 ± 18.02 seeds ($N = 50$).

Study site

Field work was carried out in the Valley of Zapotitlan Salinas, in the Mexican state of Puebla (18°20'N, 97°28'W). This small valley forms a subsystem within the larger Tehuacan Valley, which is well known for its high cactus diversity and its overall floristic endemism (Hernández and Godínez 1994; Zavala-Hurtado and Díaz-Solis 1995; Berrisain et al. 1996; Valiente-Banuet et al. 1997; Esparza-Olguín et al. 2002). The Valley of Zapotitlan Salinas has a sub-arid climate with mean annual temperatures oscillating between 18 and 22 °C (the minimum annual temperature is 11 °C and occurs in January; the maximum annual temperature is 34 °C and occurs in June). Annual precipitation fluctuates between 380 and 450 mm, most of which falls during the summer rainy season, between June and September. The vegetation at the study site is xerophytic shrubland dominated by columnar cacti (e.g., *Neobuxbaumia macrocephala*, *Neobuxbaumia tetezo*, *Cephalocereus columna-trajani*, *Myrtilocactus geometrizans*), globular cacti (i.e., *Mammillaria* sp., *Echinocactus* sp., *Ferocactus* sp.) and other characteristic elements such as *Agave macroacantha*, *Yucca periculosa*, *Lippia graveolens*, *Hechia podantha*, and *Beucarnea gracilis*. Thorny shrubs and trees that rarely exceed 3 m in height are common, for example, *Acacia coulteri*, *Acacia constricta*, *Acacia bilimekii*, *Mimosa adenanthoides*, *Prosopis*

pls laevigata, *Cercidium praecox*, *Ipomoea arborescens*, *Kuebelinia spectosa*, and *Castela tortuosa* (Beristain et al. 1996; Montaña and Valiente-Banuet 1998). These elements, all of which correspond to native vegetation, act as nurse plants for many of the local succulents (Valiente-Banuet and Ezcurra 1991; Valiente-Banuet et al. 1997).

Data collection and analysis

In January 2001 we marked a 1-ha plot within the Zapotlán Salinas Valley, near the village of Colonia San Martín. This plot was divided into 25 20 m × 20 m subplots that were marked by a wooden pole at each corner and all the trees and shrubs within were sampled (henceforth referred to as "trees"). We recorded each tree's position (*x* and *y* coordinates within the 1-ha plot) and species identity. We also measured the height, as well as the length and width of the crown (as if projected on the ground). From these data we derived a measure of tree size as the volume of an inverted cone (with an ellipsoid top). Tree size ranged from 0.001 to 44.3 m³. The smallest woody plants corresponded to both naturally short-stature species and juveniles of larger-stature vegetation elements. We did not distinguish between the shrub and the tree lifeforms because they did not show a straightforward correspondence with species identity or size (i.e., many species may grow as both shrubs and trees; also large shrubby individuals, as well as very small tree-like plants, were found).

For each tree in the 1-ha plot, we counted the number of *T. recurvata* individuals anchored on its crown. With these data, we produced a map in which each tree could be located by coordinates, with an indication of its state of occupancy (i.e., occupied vs. unoccupied by *T. recurvata*). These data were used to address two main issues: (i) the probability of trees being occupied by *T. recurvata* and (ii) the intensity of colonization (i.e., the number of *T. recurvata* plants on occupied trees).

Probability of trees being occupied by *T. recurvata*

We analyzed the potential effect of three factors (tree species, tree size, and distance to the nearest source of colonists) on the probability of trees being occupied by *T. recurvata*. First, to test the effect of tree species, we calculated the proportion of trees of each species that were occupied by *T. recurvata*. Secondly, the effect of tree size on the probability of being occupied was analyzed by classifying trees into different size categories (irrespective of tree species) and evaluating the percentage of trees in each category that was colonized by *T. recurvata*. We also performed a correlation between the percentage of colonized trees per species and their average size (Table 1, last column). Finally, to analyze the effect of the distance to the nearest potential source of colonists, we used the *x,y* coordinates of each tree in the 1 ha plot to calculate the Euclidian distance to its nearest occupied neighbour. To make sure that the nearest occupied neighbour of all the analysed trees could be detected in the map of our 1-ha plot, we considered only those trees located within the central 90 m × 90 m subplot of our 1-ha plot. We calculated the average distance between both colonized and uncolonized trees to their nearest source of colonists and compared these average distances by means of a *t* test.

Intensity of colonization by *T. recurvata*

First, we wished to determine whether the *T. recurvata* plants found in the study plot (*N* = 14 324) were distributed among the different host species according to the availability of each of them (i.e., number of individuals per species or total crown volume per species) or whether *T. recurvata* had any preferences for certain host species. We analyzed whether the number of *T. recurvata* plants established on each tree species differed from that expected by chance (according to their relative frequency or to the total crown volume offered, respectively) using χ^2 tests. In addition, we carried out a residuals analysis (Haberman 1973) to evaluate which tree species were used most heavily by *T. recurvata*.

We also evaluated the effect of host species identity, tree size, and distance to nearest occupied neighbour on the average number of *T. recurvata* plants per tree by means of a three-way ANOVA. The factor tree species had 12 levels (considering only those species represented by more than 15 individuals in the 1-ha plot; see Table 1); the factor tree size had seven levels (i.e., seven size categories, defined according to tree volume: 1, 0.001–0.05 m³; 2, 0.05–0.5 m³; 3, 0.5–2 m³; 4, 2–8 m³; 5, 8–15 m³; 6, 15–30 m³; 7, >30 m³); and the factor distance to nearest occupied neighbour had five levels (i.e., five distance categories defined as: 1, 0–1 m; 2, 1–2 m; 3, 2–3 m; 4, 3–4 m; 5, >4 m). The response variable tested was the number of *T. recurvata* plants per tree (log transformed for linearity).

Seed germination and seedling establishment

Once the preferred host species were identified (i.e., those tree species that were occupied with a high frequency and were heavily infested), we performed seed germination experiments and recorded seedling survival and growth at different locations within the crowns of these tree species. According to coarse temperature and light measurements (results not shown), more external microsites within tree crowns are exposed to higher light intensity than internal microsites, while temperature varies in different parts of the crown depending on species identity (Hernández-Rosas 2003). For the seed germination experiments, four trees of each host species (i.e., *Prosopis laevigata*, *Cercidium praecox*, and *Acacia bilimekii*) were chosen. In each tree, six different microsites were distinguished within its crown, depending on the height (upper part and medium part of the crown) and the region (internal, intermediate, and external; see Fig. 1). In June 2002, we put 30 seeds in each microsite (attached to the branch by a small drop of Resistol 850 glue, which affected only the seed hairs). Germination was recorded monthly for 4 months.

In October 2001, after the rainy season had ended, we chose one tree representing each of the three host species mentioned above to follow the survival and growth of all the recently emerged *T. recurvata* seedlings. Most of these seedlings were clearly in very early stages of development (i.e., they were no more than swollen seeds), thus we could be sure that they emerged during the previous rainy season. Each seedling was marked by a tag attached to the branch next to it. Seedlings were monitored monthly for 11 months to record their survival and growth. Survival was evaluated as the presence or absence of previously recorded seedlings.

Table 1. Results of the sampling of *Tillandsia recurvata* in a 1-ha plot in the Zapotitlán Salinas Valley, Mexico.

Tree species	Tree density (Individuals/ha)	% of trees*	Observed no. of <i>T. recurvata</i> plants	Expected no. of <i>T. recurvata</i> plants†	Haberman's residuals‡	% of <i>T. recurvata</i> plants§	Average size (m ²)
<i>Acacia constricta</i>	280	24.1	1079	3460.5	-40.4	7.5	3.0
<i>Mimosa adenanthoides</i>	252	21.7	2712	3114.4	-7.2	18.9	3.4
<i>Castela tortuosa</i>	130	11.2	125	1606.6	-36.9	0.9	0.4
<i>Prosopis laevigata</i>	124	10.7	4713	1532.5	81.2	32.9	4.5
<i>Acacia bilimekii</i>	95	8.2	4289	1174.1	90.9	29.9	6.2
<i>Kueberlinia speciosa</i>	81	6.9	176	1001.7	-26.0	1.2	0.4
<i>Calliandra eriophylla</i>	66	5.7	41	815.6	-27.1	0.3	0.2
<i>Agnandra obtusifolia</i>	35	3.0	432	432.5	-0.02	3.0	1.0
<i>Acacia cochliacantha</i>	24	2.0	14	296.6	-16.4	0.09	0.4
<i>Aeschynomene purpussi</i>	18	1.5	0	222.4	-14.9	0	0.08
<i>Cercidium praecox</i>	18	1.5	506	222.4	19.0	3.5	5.1
<i>Ipomoea arborescens</i>	18	1.5	85	222.4	-9.2	0.6	5.4
<i>Mimosa lacerata</i>	7	0.6	42	86.5	-4.8	0.3	1.03
<i>Eupatorium petiolare</i>	4	0.3	22	49.4	-3.9	0.1	4.6
<i>Acacia sericea</i>	3	0.2	20	37.0	-2.8	0.1	13.2
<i>Schaefferia stenophylla</i>	2	0.1	61	24.7	7.3	0.4	4.9
<i>Zizipus lloydii</i>	1	0.1	7	12.3	1.5	0.05	—
<i>Castella erecta</i>	1	0.1	0	12.3	3.5	0	—
Total	1159	100	14 324	14 324		100	

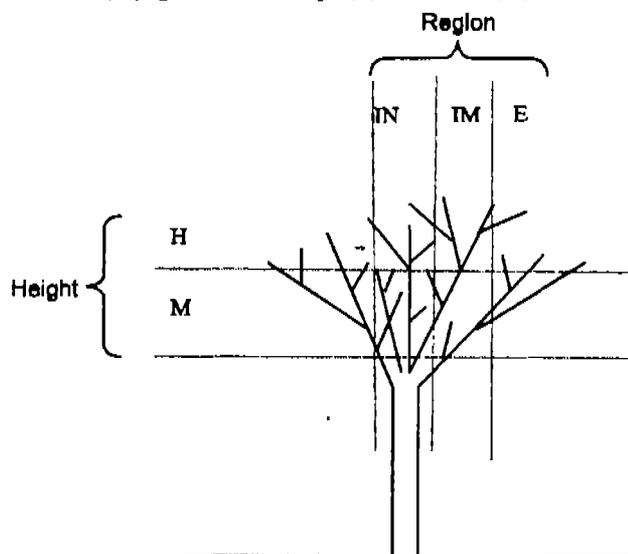
*Percentage of each tree species, calculated from the total number of trees in the plot.

†Expected number of *T. recurvata* plants on each tree species, calculated according to their relative abundance.

‡Haberman's residuals = (observed - expected)/(expected)^{0.5}. Figures with absolute values >2 imply that differences between observed and expected frequencies are significant.

§Percentage of the total number of *T. recurvata* plants established on each tree species.

Fig. 1. Schematic representation of the different microsites within tree crowns. Region was either internal (IN), intermediate (IM), or external (E); height was either high (H) or medium (M).



Growth was analysed in terms of the number of leaves produced per seedling over the 11-month period, as follows:

$$[1] \quad \frac{(\ln L_t - \ln L_i)}{t}$$

where L_t and L_i represent the final (in September 2002) and initial (in October 2001) number of leaves per seedling and

t is time (i.e., 11 months). This measure is intended to summarize the growth behaviour of seedlings over the 11-month period in relative terms, that is, in terms of the number of leaves per seedling at the end of the observation period, in relation to its initial number of leaves. Each seedling was assigned to one of six groups, depending on the microsite in which it was established (using the same microsite criteria discussed above; see Fig. 1).

A three-way ANOVA was performed to evaluate the effect of host identity, and height and region within the crown on seed germination (arcsin transformed to meet assumptions of normality). To analyze seedling growth, we carried out an ANOVA that tested the effect of height and region within the crown (both nested within "tree") on this response variable. In this case, the three trees (one *Prosopis*, one *Acacia* and one *Cercidium*) worked as replicates of the factor "tree"; we could not test the effect of "host identity" on seedling growth rate since we had only one tree per species. Finally, we performed a two-way ANOVA to evaluate the effect of height and region within the crown on seedling survival percentage (arcsin transformed). In this case, each tree was a replicate for each combination of height and region; again, the effect of host identity could not be evaluated because of the lack of replicates for this factor.

Results

Probability of trees being occupied by *T. recurvata*

Several tree species functioned as hosts for *T. recurvata* (Table 1). Of all the trees in our plot, 52% were occupied by the epiphyte. The most abundant tree was *Acacia constricta* (280 plants/ha). *Mimosa adenanthoides*, *Castella tor-*

tuosa, and *P. laevigata* were also among the most abundant (Table 1). However, not all tree species had the same probability of being occupied by the epiphyte. For instance, while 73% of *P. laevigata* trees were colonized, only 33% of *Castela tortuosa* supported *T. recurvata* plants (Fig. 2). *Acacia bilimekii* was also among the most abundant tree in the sampled hectare and a high proportion was occupied by *T. recurvata* (65%, Fig. 2). Although *Cercidium praecox* was represented by only 18 trees in our plot, more than two-thirds were occupied by *T. recurvata*. *Mimosa adenanthoides* and *Acacia constricta* also had high probabilities of being occupied (59.9% and 56.4%, respectively). Figure 2A shows that most colonized trees were relatively large (i.e., >0.5 m³), while uncolonized trees belonged to the smallest size categories (Fig. 2B). In fact, the probability of being occupied increased with increasing tree size, irrespective of species identity (Fig. 3); trees of sizes 2–8 m³ had nearly 80% probability of being occupied, and larger trees were occupied with a probability of almost 90% (Fig. 3). This suggests that an important aspect of the host–species preference was related to tree size. In fact, a highly significant correlation was observed between the percentage of colonized trees per species and their average size (Table 1; $r^2 = 0.552$, $F_{[1,12]} = 14.76$, $P = 0.002$). Tree species with an average short stature were occupied with lower frequencies than tree species with relatively larger average sizes.

Finally, we explored whether the probability of a tree being occupied by *T. recurvata* (irrespective of tree species and average size) was related to the distance to its nearest occupied neighbour. Within our 1-ha plot, ca. 52% of trees were occupied. The average distance between these occupied trees and their nearest occupied neighbour was 1.94 ± 1.29 m ($N = 372$), while the average distance between unoccupied trees and their nearest occupied neighbour was 2.06 ± 1.25 m (Table 2). These two means do not differ significantly ($t = 1.20$, $df = 717$, $P = 0.227$). Thus, we concluded that the distance to the nearest source of colonists did not affect the probability of a tree being occupied by *T. recurvata* in our study plot.

Intensity of colonization by *T. recurvata*

The total number of *T. recurvata* plants recorded in the 1 ha plot was 14 324 (Table 1). These epiphytes were not distributed among the different tree species according to their relative frequency in the plot ($\chi^2 = 20276.30$, $df = 11$, $P < 0.0001$): of the 14 324 epiphytes, 33% were anchored on *P. laevigata* and 30% on *Acacia bilimekii* (Fig. 2B); thus, more than 60% of the *T. recurvata* plants were hosted by only two tree species. Yet, the individuals of these two species represented only 19% of the total number of trees in the sampled plot (Table 1). *Tillandsia recurvata* occupied the canopies of these species at much higher frequencies than expected by chance according to their relative frequency in the plot (Table 1); *Cercidium praecox* was also a heavily used host, despite its low density in the plot (Fig. 2B, Table 1). According to the residuals analysis (Haberman 1973), most of the other tree species were less heavily colonized by *T. recurvata* than expected by chance in relation to their relative frequency (e.g., *Acacia constricta*, *Castela tortuosa*, *K. spectiosa*, and *Calliandra eriophylla*; Table 1). Except for *Acacia constricta*, these are all small

shrubs with average sizes below 0.5 m³ (crown volume – average size given in Table 1) suggesting that, in addition to tree identity, size also affects the intensity of colonization by *T. recurvata*.

When we analyzed whether the number of *T. recurvata* plants anchored on each tree species was related to the total crown volume offered per species, we found, again, that the distribution of the epiphytes did not correspond to that expected by chance ($\chi^2 = 4122.37$, $df = 11$, $P < 0.0001$). While *Acacia bilimekii* and *P. laevigata* represented 19% and 17% of total tree volume in the 1-ha plot, respectively, the percentage of *T. recurvata* individuals established on these species was 30% and 33%, respectively (Table 1). Also, the proportion of *T. recurvata* individuals established on *Cercidium praecox* (3.5%) was higher than that expected by chance according to the proportion of the total crown volume offered by this species (2.9%).

The results of the ANOVA indicated that the number of *T. recurvata* plants per tree (log transformed for linearity) was significantly affected by tree species identity and tree size (Table 3). Additionally, these two variables showed a significant interaction, which means that the effect of tree size was not the same for all host species. On the other hand, the effect of distance to nearest occupied neighbour was not significant (Table 3). From the two variables that significantly affected the number of *T. recurvata* plants per tree, host species identity accounted for 25.2% of the variance, whereas tree size accounted for only 16.8% of the variance.

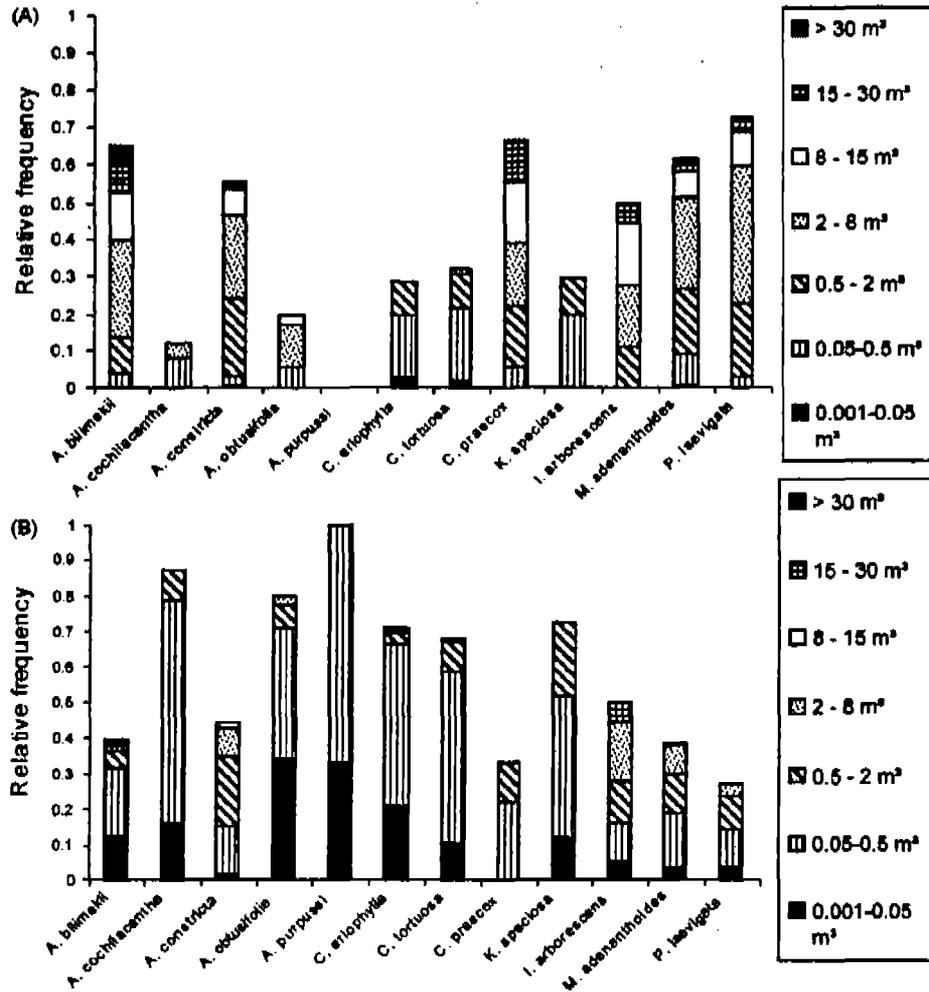
Seed germination and seedling survival and growth

Seed germination experiments performed on the three preferred host species showed that germination in the field was generally low. Mean germination percentages on different hosts and different microsites within tree crowns varied from 0.83% to 30% (Table 4). According to the results of the ANOVA performed to test the effect of host identity, region, and height on final germination percentage, the effect of host identity was not significant ($df = 2$, 54, $F = 2.06$, $P = 0.13$), neither was the effect of height within the crown ($df = 1$, 54, $F = 1.29$, $P = 0.26$). However, the effect of region was marginally significant ($df = 2$, 54, $F = 2.97$, $P = 0.059$). Slightly higher germination percentages were observed in the external part of the tree (Table 4).

Seedling survival percentages ranged from ca. 58 to 75 (Table 5). Seedling survival was not affected by height ($df = 1$, 12; $F = 0.78$; $P = 0.39$) or region ($df = 2$, 12; $F = 0.44$; $P = 0.65$) within tree crowns. However, we noticed that seedlings established on the *Acacia bilimekii* tree had a higher survival percentage (80.6%) than those established on *Cercidium praecox* (65.4%) or *P. laevigata* (45.9%). Yet, since we did not have replicates for host identity in this case, we could not test the significance of this effect.

Finally, seedling growth was significantly affected by "region" within the crown ($df = 6$, 410; $F = 8.20$, $P < 0.00001$); seedlings located in the external part of the crown grew faster than those in the intermediate or internal parts of the crown (Table 5). On the other hand, the effect of "height" within the crown did not have a significant effect on seedling growth ($df = 3$, 410; $F = 1.05$, $P = 0.37$). When we calculated the average growth rate of seedlings estab-

Fig. 2. (A) Relative frequency of trees of each species that were colonized by *Tillandsia recurvata*. (B) Relative frequency of trees of each species that were not colonized by *T. recurvata*. Only tree species with densities >10 individuals/ha are represented. Different shadings within columns refer to the relative frequencies of trees in different size categories.



lished on the three different trees, we observed a slight tendency towards a higher growth rate in those established on *Acacia bilimekii* (0.058 leaves/leaf/month) and *P. laevigata* (0.053 leaves/leaf/month), compared with those established on *Ceroidium praecox* (0.045 leaves/leaf/month); however, we could not test the significance of this effect since we did not have replicates for the factor host species.

Finally the effect of host identity on seedling growth was marginally significant ($F = 2.55$, $P = 0.078$), with a tendency towards a higher growth rate for seedlings established on *P. laevigata* (Table 6).

Discussion

The aim of this study was to explore the hypothesis that *T. recurvata* establishes more successfully on particular host species and in specific microsities within host crowns. Although at first sight this epiphyte appears to exhibit a random distribution (García-Suárez et al. 2003), our results indicate over-occurrence on some trees compared to others. Here we explored how host identity, size, and location rela-

tive to the nearest seed source affected the level of the use by *T. recurvata*. One of our more important findings was that *T. recurvata* plants do occupy certain hosts with a higher frequency than others, i.e., some patches are more suitable than others for housing local populations, and the adequacy of a patch is related to a large extent to its identity, and also to its size. This supports our initial suggestion that in this metapopulation patch suitability is not an all-or-nothing phenomenon in which the habitat may be characterized in binary terms, as has been assumed for most metapopulations (Hanski 1999). This finding, which surely is not exclusive to the *T. recurvata* system, calls for a re-evaluation of the traditional usage of the metapopulation concept and emphasizes that real metapopulations may be substantially more complex than initially envisaged. Although conceiving the landscape in binary terms may be adequate for the purpose of model simplification, when dealing with real metapopulations it is important to bear in mind that the specific features of habitat patches within the landscape (i.e., the composition of the tree community) may deeply affect metapopulation dynamics. For instance, in a tree

standing of the numerical behaviour of local populations established on host trees with different characteristics.

Acknowledgements

We are grateful to A. Flores-Martínez, M.C. Mandujano, and J. van Groenendael for their advice and support in the development of this project. Many people helped us during the field work: Ma. del Carmen Bazavilvazo, Angela Bazavilvazo, Mariana Hernández-Apolinar, Pedro Eloy Mendoza, Ligia Esparza, Vania Jiménez, Pablo Piña, Cynthia Ramírez, Oswaldo Núñez, and Marcela Ruedas. This project was funded by PAPIIT-UNAM (IN221404) and by a CONACyT Ph.D. studentship to R.B. We thank researchers at MEXU (National Mexican Herbarium) for their help with species taxonomic identification. Three anonymous reviewers greatly improved the quality of this manuscript.

References

- Bazzaz, F.A. 1991. Habitat selection in plants. *Am. Nat.* 137(Suppl.): S116–S130. doi: 10.1086/285142.
- Benzing, D.H. 1978. Germination and early establishment of *Tillandsia circinnata* Schlecht (Bromeliaceae) on some of its hosts and other support in Southern Florida. *Selbyana*, 5: 95–106.
- Benzing, D.H. 1981a. Bark surfaces and the origin and maintenance of diversity among angiosperm epiphytes: a hypothesis. *Selbyana*, 5: 248–255.
- Benzing, D.H. 1981b. The population dynamics of *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae): cypress crown colonies in southern Florida. *Selbyana*, 5: 256–263.
- Benzing, D.H. 1990. Vascular epiphytes. General biology and related biota. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Benzing, D.H. 1995. The physical mosaic and plant variety in forest canopies. *Selbyana*, 16: 159–168.
- Benzing, D.H., and Refrow, A. 1971. The significance of photosynthetic efficiency to habitat preference and phylogeny among Tillandsioid bromeliads. *Bot. Gaz.* 132: 19–30. doi: 10.1086/336558.
- Beristain, O.O., Valiente-Banuet, A., Dávila, P., and Medina, R. 1996. Tipos de vegetación y diversidad β en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 59: 35–58.
- Caldiz, D.O., Belgrano, J., Fernández, V.L., and Andía, I. 1993. Survey of *Tillandsia recurvata* L. Preference, abundance and its significance for natural forests. *For. Ecol. Manage.* 57: 161–168.
- Chambers, J.C., and MacMahon, J.A. 1994. A day in the life of a seed. Movements and fates of a seeds and their implications for natural and managed systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 263–292. doi: 10.1146/annurev.es.25.110194.001403.
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T., and Vilchis-Anaya, E. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biol. Conserv.* 103: 349–359.
- García-Suárez, M.D., Rico-Gray, V., and Serrano, H. 2003. Distribution and abundance of *Tillandsia* spp. (Bromeliaceae) in the Zapotitlán Valley, Puebla, México. *Plant Ecol.* 166: 207–215.
- Haberman, S.J. 1973. The analysis of residuals in cross-classified tables. *Biometrics*, 29: 205–220.
- Hanski, I. 1999. Metapopulation ecology. Oxford University Press, New York.
- Hanski, I., and Simberloff, D. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. *In* Metapopulation biology. Ecology, genetics, and evolution. Edited by I. Hanski. Academic Press, San Diego, Calif. pp. 5–26.
- Harrison, S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biol. J. Linn. Soc.* 42: 73–88.
- Harvey, C.A. 1996. Patterns of seed colonization and seedling establishment of ball moss (*Tillandsia recurvata*) on sand live oak trees (*Quercus germinata*) in Central Florida. *Biol. Sci.* 2: 76–81.
- Hernández, H.M., and Godínez, A.H. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Soc. Bot. Mex.* 26: 33–52.
- Hernández-Rosas, L. 2003. Patrón de germinación y establecimiento de plántulas de *Tillandsia recurvata*: una contribución al estudio de su dinámica metapoblacional. B.Sc. thesis, Sciences Faculty, National Autonomous University of Mexico, Mexico City, Mexico.
- Hietz, P. 1997. Population dynamics of epiphytes in a Mexican humid montane forest. *J. Ecol.* 85: 767–775.
- Hietz, P., and Hietz-Seifert, U. 1994. Epifitas de Veracruz. Guía ilustrada para las regiones de Xalapa y Los Tuxtlas, Veracruz. Instituto de Ecología A.C., Veracruz, México.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 15: 237–240.
- Levins, R. 1970. Extinction. *Lect. Math. Life Sci.* 2: 75–106.
- McVaugh, R. 1992. Flora Novo Galiciana. A descriptive account of the vascular plants of western Mexico. Vol. 15. Bromeliaceae. University of Michigan Herbarium, Ann Arbor, Mich.
- Medina, E., Delgado, M., Troughton, J.H., and Medina, J.D. 1977. Physiological ecology of CO₂ fixation in Bromeliaceae. *Flora*, 166: 137–152.
- Mondragón, D., Durán, R., Ramírez, I., and Olmsted, I. 1999. Population dynamics of *Tillandsia brachycaulos* Schldt. (Bromeliaceae) in Dzibilchaltun National Park, Yucatán. *Selbyana*, 20: 250–255.
- Mondragón, D., Durán, R., Ramírez, I., and Valverde, T. 2004. Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatan Peninsula, México. *J. Trop. Ecol.* 20: 1–11.
- Montaña, C., Dirzo, R., and Flores, A. 1997. Structural parasitism of an epiphytic Bromeliad upon *Cercidium praecox* in an Intertropical Semiarid Ecosystem. *Biotropica*, 29: 517–521.
- Montaña, C., and Valiente-Banuet, A. 1998. Floristic and life-form diversity along an altitudinal gradient in an intertropical semi-arid Mexican region. *Southwest. Nat.* 43: 25–39.
- Nieder, J., Engwald, S., Klawun, M., and Barthlott, W. 2000. Spatial distribution of vascular epiphytes (including Hemiepiphytes) in a lowland Amazonian Rain Forest (Suromoni Crane Plot) of Southern Venezuela. *Biotropica*, 32: 385–396.
- Rey, P.-J., and Alcantara, J.M. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *J. Ecol.* 88: 622–633. doi: 10.1046/j.1365-2745.2000.00472.x.
- Rzedowski, J. 1994. La Vegetación de México. Limusa, México.
- Schupp, W.E. 1995. Seed-patterns conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *Am. J. Bot.* 82: 399–409.
- Soltis, E.D., Gilmarin, J.A., Rieseberg, L., and Gardner, S. 1987. Genetic variation in the epiphytes *Tillandsia ionantha* and *T. recurvata* (Bromeliaceae). *Am. J. Bot.* 74: 531–537.
- Valiente-Banuet, A., and Ezcurra, E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. *J. Ecol.* 79: 961–971.
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Arizmendi, M.C., and Dávila, P. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *Am. J. Bot.* 84: 452–455.

- Venable, D.L., and Brown, J.S. 1993. The population-dynamic functions of seed dispersal. *Vegetatio*, **107/108**: 31–55.
- Yeaton, R.I., and Gladstone, D.E. 1982. The patterns of colonization of epiphytes on calabash trees (*Crescentia alata* HBK.) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Biotropica*, **14**: 137–140.
- Zavala-Hurtado, J.A., and Díaz-Solis, A. 1995. Repair, growth, age and reproduction in the giant columnar cactus *Cehalocereus columnarajani* (Karsinski ex. Pfeiffer) Schuman (Cactaceae). *J. Arid Environ.* **31**: 21–31. doi: 10.1006/jare.1995.0045.

standing of the numerical behaviour of local populations established on host trees with different characteristics.

Acknowledgements

We are grateful to A. Flores-Martínez, M.C. Mandujano, and J. van Groenendael for their advice and support in the development of this project. Many people helped us during the field work: Ma. del Carmen Bazavilvazo, Angela Bazavilvazo, Mariana Hernández-Apolinar, Pedro Eloy Mendoza, Ligia Esparza, Vania Jiménez, Pablo Piña, Cynthia Ramírez, Oswaldo Núñez, and Marcela Ruedas. This project was funded by PAPIIT-UNAM (IN221401) and by a CONACyT Ph.D. studentship to R.B. We thank researchers at MEXU (National Mexican Herbarium) for their help with species taxonomic identification. Three anonymous reviewers greatly improved the quality of this manuscript.

References

- Bazzaz, F.A. 1991. Habitat selection in plants. *Am. Nat.* 137(Suppl.): S116–S130. doi: 10.1086/285142.
- Benzing, D.H. 1978. Germination and early establishment of *Tillandsia circinnata* Schlecht (Bromeliaceae) on some of its hosts and other support in Southern Florida. *Selbyana*, 5: 95–106.
- Benzing, D.H. 1981a. Bark surfaces and the origin and maintenance of diversity among angiosperm epiphytes: a hypothesis. *Selbyana*, 5: 248–255.
- Benzing, D.H. 1981b. The population dynamics of *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae): cypress crown colonies in southern Florida. *Selbyana*, 5: 256–263.
- Benzing, D.H. 1990. Vascular epiphytes. General biology and related biota. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Benzing, D.H. 1995. The physical mosaic and plant variety in forest canopies. *Selbyana*, 16: 159–168.
- Benzing, D.H., and Refrow, A. 1971. The significance of photosynthetic efficiency to habitat preference and phylogeny among Tillandsioid bromeliads. *Bot. Gaz.* 132: 19–30. doi: 10.1086/336558.
- Beristain, O.O., Valiente-Banuet, A., Dávila, P., and Medina, R. 1996. Tipos de vegetación y diversidad β en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. *Bot. Soc. Bot. Mex.* 59: 35–58.
- Caldiz, D.O., Belgrano, J., Fernández, V.L., and Andía, I. 1993. Survey of *Tillandsia recurvata* L. Preference, abundance and its significance for natural forests. *For. Ecol. Manage.* 57: 161–168.
- Chambers, J.C., and MacMahon, J.A. 1994. A day in the life of a seed. Movements and fates of a seeds and their implications for natural and managed systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 263–292. doi: 10.1146/annurev.es.25.110194.001403.
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T., and Vilchis-Anaya, E. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biol. Conserv.* 103: 349–359.
- García-Suárez, M.D., Rico-Gray, V., and Serrano, H. 2003. Distribution and abundance of *Tillandsia* spp. (Bromeliaceae) in the Zapotitlán Valley, Puebla, México. *Plant Ecol.* 166: 207–215.
- Haberman, S.J. 1973. The analysis of residuals in cross-classified tables. *Biometrics*, 29: 205–220.
- Hanski, I. 1999. Metapopulation ecology. Oxford University Press, New York.
- Hanski, I., and Simberloff, D. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. In *Metapopulation biology. Ecology, genetics, and evolution*. Edited by I. Hanski. Academic Press, San Diego, Calif. pp. 5–26.
- Harrison, S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biol. J. Linn. Soc.* 42: 73–88.
- Harvey, C.A. 1996. Patterns of seed colonization and seedling establishment of ball moss (*Tillandsia recurvata*) on sand live oak trees (*Quercus germinata*) in Central Florida. *Biol. Sci.* 2: 76–81.
- Hernández, H.M., and Godínez, A.H. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Soc. Bot. Mex.* 26: 33–52.
- Hernández-Rosas, L. 2003. Patrón de germinación y establecimiento de plántulas de *Tillandsia recurvata*: una contribución al estudio de su dinámica metapoblacional. B.Sc. thesis, Sciences Faculty, National Autonomous University of Mexico, Mexico City, Mexico.
- Hietz, P. 1997. Population dynamics of epiphytes in a Mexican humid montane forest. *J. Ecol.* 85: 767–775.
- Hietz, P., and Hietz-Seifert, U. 1994. Epífitas de Veracruz. Guía ilustrada para las regiones de Xalapa y Los Tuxtlas, Veracruz. Instituto de Ecología A.C., Veracruz, México.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 15: 237–240.
- Levins, R. 1970. Extinction. *Lect. Math. Life Sci.* 2: 75–106.
- McVaugh, R. 1992. Flora Novo Galiciana. A descriptive account of the vascular plants of western Mexico. Vol. 15. Bromeliaceae. University of Michigan Herbarium, Ann Arbor, Mich.
- Medina, E., Delgado, M., Troughton, J.H., and Medina, J.D. 1977. Physiological ecology of CO₂ fixation in Bromeliaceae. *Flora*, 166: 137–152.
- Mondragón, D., Durán, R., Ramírez, I., and Olmsted, I. 1999. Population dynamics of *Tillandsia brachycaulos* Schtdl. (Bromeliaceae) in Dzibilchaltun National Park, Yucatán. *Selbyana*, 20: 250–255.
- Mondragón, D., Durán, R., Ramírez, I., and Valverde, T. 2004. Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatan Peninsula, México. *J. Trop. Ecol.* 20: 1–11.
- Montaña, C., Dirzo, R., and Flores, A. 1997. Structural parasitism of an epiphytic Bromeliad upon *Cercidium praecox* in an Intertropical Semiarid Ecosystem. *Biotropica*, 29: 517–521.
- Montaña, C., and Valiente-Banuet, A. 1998. Floristic and life-form diversity along an altitudinal gradient in an intertropical semi-arid Mexican region. *Southwest Nat.* 43: 25–39.
- Nieder, J., Engwald, S., Klawun, M., and Barthlott, W. 2000. Spatial distribution of vascular epiphytes (including Hemiepiphytes) in a lowland Amazonian Rain Forest (Suromoni Crane Plot) of Southern Venezuela. *Blotropica*, 32: 385–396.
- Rey, P.-J., and Alcantara, J.M. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *J. Ecol.* 88: 622–633. doi: 10.1046/j.1365-2745.2000.00472.x.
- Rzedowski, J. 1994. La Vegetación de México. Limusa. México.
- Schupp, W.E. 1995. Seed-patterns conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *Am. J. Bot.* 82: 399–409.
- Soltis, E.D., Gilmartin, J.A., Rieseberg, L., and Gardner, S. 1987. Genetic variation in the epiphytes *Tillandsia tonantha* and *T. recurvata* (Bromeliaceae). *Am. J. Bot.* 74: 531–537.
- Valiente-Banuet, A., and Ezcurra, E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. *J. Ecol.* 79: 961–971.
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Arizmendi, M.C., and Dávila, P. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, central Mexico. *Am. J. Bot.* 84: 452–455.

- Venable, D.L., and Brown, J.S. 1993. The population-dynamic functions of seed dispersal. *Vegetatio*, **107/108**: 31–55.
- Yeaton, R.I., and Gladstone, D.E. 1982. The patterns of colonization of epiphytes on calabash trees (*Crescentia alata* HBK.) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Biotropica*, **14**: 137–140.
- Zavala-Hurtado, J.A., and Díaz-Solis, A. 1995. Repair, growth, age and reproduction in the giant columnar cactus *Cylindropuntia columnaris* (Kearns ex. Pfeiffer) Schuman (Cactaceae). *J. Arid Environ.* **31**: 21–31. doi: 10.1006/jare.1995.0045.

Capítulo IV. Variación espacio-temporal de la demografía de *Tillandsia recurvata*.

Introducción

Se ha reconocido que las plantas epífitas habitan parches discretos en el ambiente (*i.e.* árboles hospederos), formando subpoblaciones, o poblaciones locales en estos parches (Pickett y White 1985; Benzing 1990). Esta característica se relaciona con el concepto metapoblacional (Snaell *et al.* 2003; Snall *et al.* 2005; Snaell *et al.* 2005; Ticktin 2005). Utilizando este enfoque, Overton (1994) trabajó con el muérdago *Phrygilanthus sonora* (una hemiparásita), donde la dispersión de las semillas es muy importante en la colonización de nuevos hospederos y permite su persistencia a escala regional. Lo mismo ocurre en especies epífitas que, por su distribución naturalmente fragmentada y su dinámica de colonización-extinción de poblaciones locales, seguramente forman metapoblaciones. Sin embargo, existen pocos trabajos sobre la dinámica poblacional de especies epífitas que utilicen un enfoque metapoblacional (Snall *et al.* 2005; Snaell *et al.* 2003; Snaell *et al.* 2005; Ticktin 2005).

Las plantas epífitas son un componente importante de la diversidad y riqueza de muchos ecosistemas tropicales (Gentry y Dodson 1987). A pesar de que aproximadamente un 10% de las especies de plantas vasculares conocidas son epífitas, se sabe poco sobre su dinámica poblacional. En este capítulo analizamos la demografía de *Tillandsia recurvata*, una epífita común de los bosques secos y matorrales xerófilos de México. Es importante desarrollar trabajos de investigación sobre la demografía de plantas epífitas, con el objeto de entender mejor su biología y su función en la dinámica y estructura de las comunidades, así como su interacción y efecto sobre sus forofitos. En este contexto, el uso de matrices de proyección poblacional es una herramienta de análisis muy versátil. Esta herramienta matemática ha permitido analizar la demografía de algunas plantas epífitas como *Encyclia tampensis* (Larson 1992), *Laelia speciosa* (Hernández-Apolinar 1993), *Lepantes caritensis* (Tremblay 1997) y *Tillandsia brachycaulos* (Mondragón *et al.* 2004).

El análisis matricial permite la estimación de tres parámetros demográficos importantes de las poblaciones en estudio: la tasa finita de crecimiento de la población (λ), la cual nos dice si la población crece, se mantiene en equilibrio o decrece (*i.e.* $\lambda > 1$, $\lambda = 1$, o $\lambda < 1$, respectivamente); la estructura estable de edades o tamaños y el valor reproductivo específico de cada categoría de edad o tamaño (van Groenendael *et al.* 1988; Caswell 2001). Esta información se complementa con las matrices de sensibilidad y elasticidad, que ofrecen la posibilidad de estimar el cambio potencial en el valor de la tasa

finita de crecimiento poblacional (λ) en función de cambios en alguno de los parámetros demográficos que comprenden el ciclo de vida de la especie (de Kroon *et al.* 1986; Caswell 2001).

El análisis de la demografía de las poblaciones locales que componen a una metapoblación es fundamental para entender la dinámica de la metapoblación. En este contexto, un tema de gran interés ha sido evaluar la manera en la que el tamaño del parche, la densidad poblacional (número de individuos por unidad de área) y el tamaño poblacional (número absoluto de individuos) afectan la demografía de las poblaciones locales. Los modelos metapoblacionales más sencillos planteados en el origen de la teoría metapoblacional ignoraban la dinámica de las poblaciones locales y no consideraban la posibilidad de que hubiera un efecto significativo de las características particulares que presentaban los parches ocupables (Levins 1969, 1970). En la actualidad existen evidencias de que la dinámica de la metapoblación a nivel global depende, en gran medida, del comportamiento de sus poblaciones locales (Valverde y Silvertown 1997a), y éste, a su vez, depende de las características del parche, tales como su tamaño (Harrison *et al.* 1988; Hanski 1991; Hanski 1999; Ricklefs y Miller 1999; Crone *et al.* 2001), nivel de aislamiento (Hanski, 1999; Menéndez y Thomas 2000; Cruzan 2001) o calidad (Ims 1987; Weiss *et al.* 1993; Hanski *et al.* 1995a,b; Sutcliffe *et al.* 1996; Ims y Yoccoz 1997; Crone *et al.* 2001; French y Travis 2001). Por ejemplo, se ha observado que las poblaciones que ocupan parches pequeños frecuentemente presentan un número bajo de individuos y, por lo tanto, son más propensas a la extinción debido a eventos estocásticos demográficos, genéticos y ambientales en comparación con las poblaciones establecidas en parches grandes que, en general, cuentan con más individuos (Schoener y Spiller 1987; Schoener 1991; Harrison *et al.* 1988, Harrison 1991; Hanski, 1991, 1999; Ricklefs y Miller, 1999; Crone *et al.* 2001; Cruzan 2001). Asimismo, el tamaño del parche influye en la captación de individuos, pues los parches grandes tienen una mayor probabilidad de captar migrantes en comparación con los parches pequeños (Harrison 1991; Hanski 1999).

El número de individuos establecidos en un parche influye algunos aspectos relacionados con la dispersión de individuos y la probabilidad de colonización y de extinción. Un alto número de individuos en la población puede provocar una migración denso-dependiente, de tal forma que este tipo de poblaciones pueden fungir como fuente de migrantes (Pulliam 1988; Crone *et al.* 2001; Cummings y Alexander, 2002). En ambos casos, se promueve la colonización de nuevos parches o el rescate de las poblaciones menos numerosas y entonces la metapoblación puede persistir. Por otro lado, las poblaciones con un número pequeño de individuos o bajas tasas de colonización son más propensas a extinguirse (Pulliam 1988).

Este capítulo tiene como objetivo analizar el comportamiento demográfico de la epífita *Tillandsia recurvata* establecida en árboles de su hospedero principal, *Prosopis laevigata*, a través de la construcción

de matrices de proyección poblacional de tipo Lefkovitch. Para tal efecto se estudiaron nueve poblaciones a lo largo de dos años, para conocer cómo varía espacio-temporalmente el comportamiento demográfico de esta especie, explorando, a la vez, el efecto del tamaño del parche, la densidad poblacional y el tamaño poblacional sobre el comportamiento demográfico de las poblaciones locales.

Métodos

Muestreo de las poblaciones de Tillandsia recurvata

En el Capítulo III se reporta que *T. recurvata* forma poblaciones preferentemente en los árboles de *P. laevigata*. Los árboles ocupados tienen un volumen mayor a 0.4 m^3 (el volumen de los árboles se calculó como el de un cono invertido, $\text{Volumen} = \frac{1}{3} \pi (r_1 \times r_2) \times h$, ver Figura IV.1). En este estudio partimos de una clasificación de los árboles de *P. laevigata* en tres categorías de tamaño: árboles pequeños (1 a 3.2 m^3), medianos (más de 3.2 y hasta 6.2 m^3) y grandes (mayores de 6.2 m^3); el criterio que se utilizó para definir estas categorías fue la subdivisión del intervalo de variación del tamaño de árboles en tres partes aproximadamente iguales. Además, se clasificaron las poblaciones establecidas sobre estos árboles de acuerdo con su tamaño poblacional, en término del número de individuos de *T. recurvata* por árbol, y se determinaron tres categorías: bajo (1 a 75 epífitas), medio (76 a 160) y alto (con más de 160 epífitas – Tabla IV.1). Nótese que estas categorías corresponden únicamente al número de individuos que se encontraron establecidos sobre cada árbol y no a la densidad poblacional (medida en términos del número de individuos por unidad de volumen de copa). Se eligieron nueve poblaciones diferentes: tres poblaciones en árboles de categoría de tamaño pequeño, tres poblaciones en árboles medianos y tres poblaciones en árboles grandes; para cada categoría de tamaño de árbol se tenían tres categorías de tamaño poblacional, una con tamaño poblacional bajo, otra medio y otra alto (Tabla IV.1). Los individuos de estas nueve poblaciones fueron seguidos por dos períodos anuales (*i.e.* 2001 a 2002 y 2002 a 2003), con la finalidad de obtener matrices de proyección poblacional y describir su comportamiento demográfico. Todas las epífitas de cada población se marcaron con un número señalado en una etiqueta de plástico y a cada una se le contaron el número de brotes (Fig. IV.2) y el número de frutos, en los meses de octubre de los años 2001, 2002 y 2003. Cuando se realizaron los conteos de brotes, se recorrieron todas las ramas de las nueve poblaciones y se marcaron todas las plántulas recién reclutadas. Por otra parte, se colectaron 50 frutos en otoño de 2002 y se contaron las semillas, obteniendo que el promedio por fruto es de 57.62 semillas (con una desviación estándar de 18.02 semillas). Para la construcción de las matrices, las epífitas se clasificaron en cuatro categorías de tamaño según el número de brotes (Tabla IV.2).

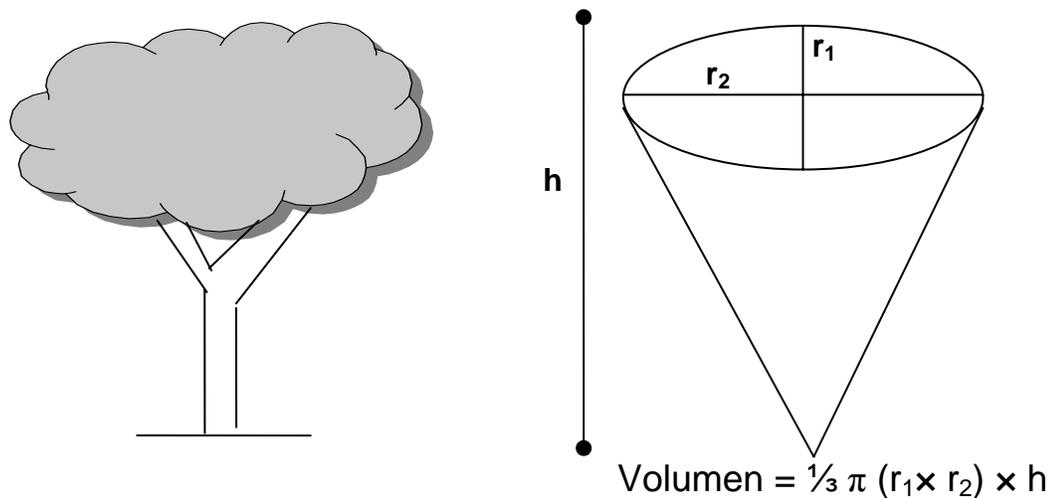


Figura IV.1. Esquema de un árbol indicando las diversas medidas a partir de las cuales se cálculo el volumen. Ya que los árboles presentaron una copa de forma elipsoidal, se utilizó la fórmula de un cono elipsoidal (que se muestra a la derecha del dibujo) para calcular su volumen; r_1 y r_2 corresponden a los semiejes menor y mayor respectivamente y h es la altura.

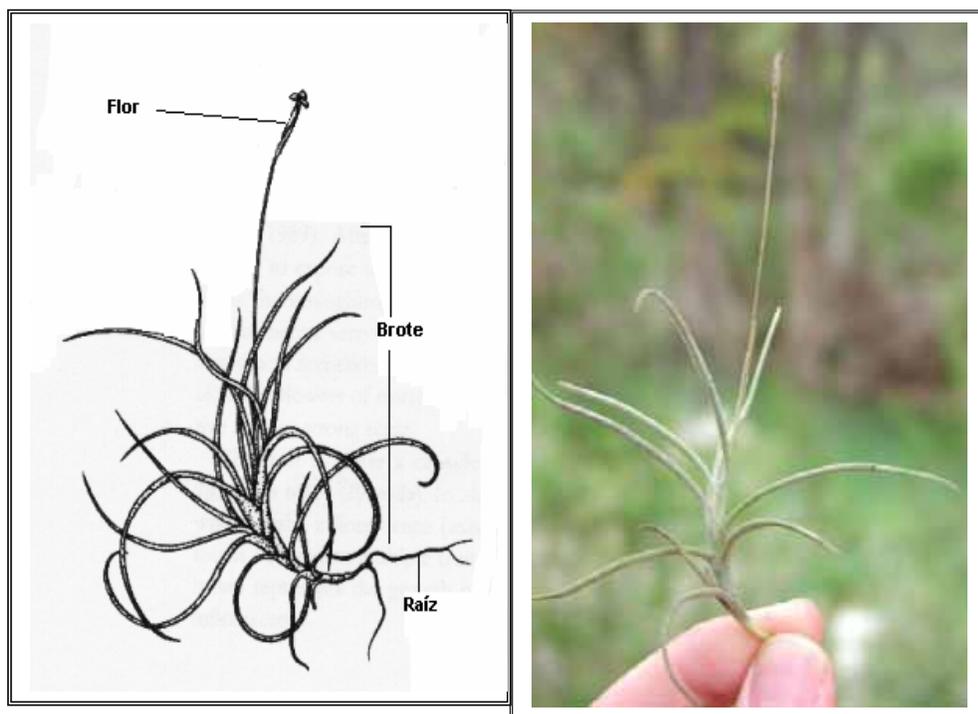


Figura IV.2. A la izquierda se muestra el esuqma de un individuo de *Tillandsia recurvata* mostrando sus brotes y flores (según Heitz y Heitz-Seifert, 1994). A la derecha, una foto de un brote de *T. recurvata* con su inflorescencia.

Tabla IV.1 Características de las nueve poblaciones de *Tillandsia recurvata* estudiadas. Las letras **p**, **m** y **g** corresponden al tamaño de los árboles (*i.e.* p = pequeño; m = mediano, g = grande); las letras **b**, **m** y **a** corresponden al número de individuos por árbol, (*i.e.* tamaño poblacional, b = bajo, m = medio, a = alto). La columna de densidad poblacional se obtuvo al dividir el número de individuos entre el número de metros cúbicos por árbol.

Población	Volumen del árbol (m³)	No. de individuos de <i>T. recurvata</i>	Densidad poblacional (no. de indiv. / m³)
p/b	1.15	67	58.26
p/m	3.19	116	36.36
p/a	2.92	234	80.13
m/b	3.22	72	22.36
m/m	4.02	117	29.10
m/a	6.13	333	54.32
g/b	9.21	72	7.81
g/m	6.93	150	21.65
g/a	7.94	251	31.61

Tabla IV.2. Categorías de tamaño de las plantas de *T. recurvata* utilizadas para el análisis demográfico de nueve poblaciones de *Tillandsia recurvata*.

Categoría	No. de brotes
Plántulas	1
Adultos 1	2 a 4
Adultos 2	5 a 9
Adultos 3	≥ 10

Construcción y análisis de las matrices de proyección poblacional

Se construyeron nueve matrices de proyección poblacional de dimensiones 4×4 para cada año de observaciones (*i.e.* 2001-2002, 2002-2003). Las probabilidades de transición de las matrices se calcularon como la proporción de los individuos en cada categoría que se movieron a una categoría de mayor tamaño

(C_{ij}), que permanecieron en la misma categoría de un año al siguiente (S_{ij}), que pasaron a un tamaño más pequeño (R_{ij}) o que murieron (Figura IV.3, Tabla IV.3).

Para estimar la fecundidad de los individuos de una población pueden utilizarse dos métodos: el empírico (que parte del número de *plántulas reclutadas*, las cuales se asignan a los adultos con base en su esfuerzo reproductivo proporcional); y el mecanicista (que toma en cuenta los diversos procesos que llevan al surgimiento de las plántulas: la producción de semillas, su germinación y su establecimiento) (Menges 1990; Valverde 1995). En este caso se consideró que, al calcular la fecundidad por el método empírico, se tendría una estimación de la fecundidad post-dispersión, es decir, después de la dispersión y de la mortalidad inicial que sufren las semillas y plántulas. Por otro lado, a través del método mecanicista se tendría una estimación de la fecundidad pre-dispersión, es decir, antes de la dispersión y de la mortalidad inicial de semillas y plántulas.

En el método empírico se asignó el número de plántulas emergidas en cada población a las diferentes categorías de adultos reproductivos, de acuerdo con su esfuerzo reproductivo proporcional y con el número de individuos pertenecientes a cada categoría durante la temporada reproductiva anterior. Por otro lado, para aplicar el método mecanicista se utilizaron datos de los diferentes componentes de la fecundidad: la producción de semillas, las probabilidades de germinación y el establecimiento de plántulas en el campo. Al utilizar ambos enfoques para calcular las entradas de fecundidad de las matrices de *T. recurvata*, se pudo estimar el efecto de la dispersión y la mortalidad inicial de semillas y plántulas sobre la dinámica de las poblaciones.

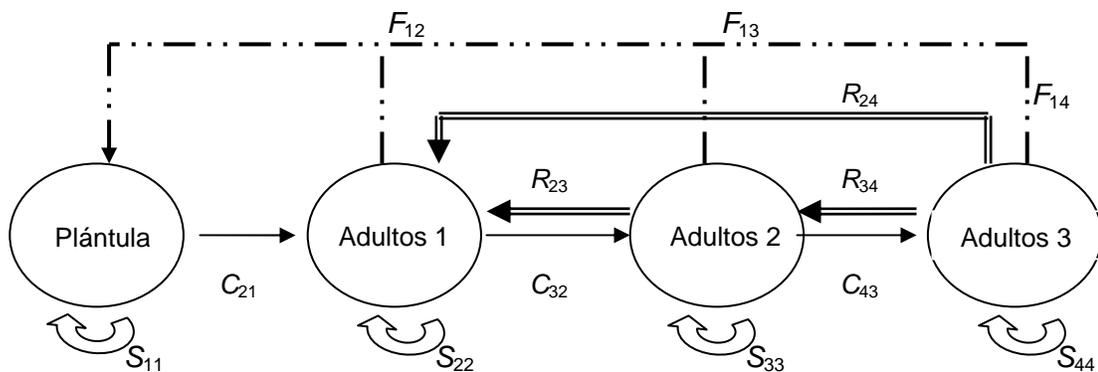


Figura IV.3. Gráfica del ciclo de vida de *Tillandsia recurvata*. El crecimiento (C - líneas continuas) es la probabilidad de que los individuos pertenecientes a cada categoría pasen a otra categoría mayor. La permanencia (S) es la probabilidad de permanecer en la misma categoría al año siguiente. La retrogresión (R) es la probabilidad de regresar a categorías de tamaño menor. La fecundidad (F) se refiere al número promedio de plántulas producidas por un individuo de cada categoría.

Tabla IV.3. Matriz de tipo Lefkovitch correspondiente a la gráfica del ciclo de vida de la Figura IV.3, mostrando las entradas que representan transición (C_{ij}), permanencia (S_{ij}), retrogresión (R_{ij}) y fecundidad F_{ij} .

Categorías	Plántulas	Adultos 1	Adultos2	Adultos 3
Plántulas	S_{11}	F_{12}	F_{13}	F_{14}
Adultos 1	C_{21}	S_{22}	R_{23}	R_{24}
Adultos 2	0	C_{32}	S_{33}	R_{34}
Adultos 3	0	0	C_{43}	S_{44}

Método empírico (fecundidad post-dispersión): Las entradas de fecundidad (F_{ij}) de cada matriz fueron calculadas de acuerdo con el número estimado de semillas producidas por los individuos de cada categoría (utilizado como una medida de su esfuerzo reproductivo) y con el número de plántulas recién emergidas observadas durante cada muestreo en cada población, de la siguiente forma:

$$F_{ij} = (c_j \times pl) / N_j$$

donde F_{ij} es la fecundidad de los individuos de la categoría j , c_j es una medida del esfuerzo reproductivo proporcional por categoría (*i.e.* el número estimado de semillas producidas por categoría dividido entre el número total de semillas producida en la población, Tabla IV.4), pl es el número de plántulas emergidas observadas en la población cada año y N_j es el número inicial de individuos en la categoría j . Los valores de fecundidad así obtenidos representan la contribución promedio de cada individuo que se encuentra en la categoría j a la categoría de plántulas entre t y $t+1$ (Tabla IV.4). Para las poblaciones en las que no se encontraron plántulas recién emergidas durante el muestreo realizado en octubre de cada año, los valores de fecundidad fueron de cero.

Método mecanicista (fecundidad pre-dispersión): Este método consideró el número de semillas producidas por los individuos de cada categoría, así como las probabilidades de germinación de las semillas y la emergencia de plántulas en condiciones naturales. Para calcular las entradas de fecundidad de acuerdo con este método, primero se estimó el número promedio de semillas por fruto (57.62 semillas). El número de frutos producidos por los individuos de cada categoría se multiplicó por el número promedio de semillas por fruto para obtener el número de semillas por categoría. Este número se dividió entre el número de individuos por categoría, N_j , para obtener el número promedio de semillas por individuo. Finalmente, se estimó que el 4.44% de esas semillas germinarían para convertirse en plántulas, de acuerdo

con los resultados de los experimentos de germinación de Hernández-Rosas (2003) reportados en el capítulo III (Tabla IV.5).

Tabla IV.4. Ejemplo del cálculo de las entradas de fecundidad utilizando el enfoque empírico para la población establecida en un árbol pequeño, con tamaño poblacional medio.

Categoría	plántulas	adultos 1	adultos 2	adultos 3	Total
No. individuos por categoría	40	42	18	16	116
No. estimado de semillas por categoría	0	0	174	1160	1334
Proporción del esfuerzo reproductivo por categoría	0	0	0.13	0.87	1.0
Plántulas reclutadas en t+1 por árbol	0	0	3.64	24.34	28
Fecundidad media por categoría	0	0	0.202	1.52	

Nota: el número estimado de semillas por categoría se obtuvo multiplicando el número de frutos por categoría, por el número promedio de semillas por fruto (ver texto para detalles).

Tabla IV.5. Ejemplo del cálculo de las entradas de fecundidad utilizando el enfoque mecanicista para la población establecida en un árbol pequeño con tamaño poblacional medio.

	Adultos 1	Adultos 2	Adultos 3	Total
No. de individuos por categorías	42	18	16	116
No. de frutos en 2001	0	3	20	23
No. de semillas por categoría	0	174	1160	1334
No. de semillas por individuo	0	9.66	72.5	
No. de plántulas por individuo que emergerían en 2002	0	0.429	3.21	

Las matrices de Lefkovitch, obtenidas como se detalló anteriormente, se multiplicaron por un vector, formado por el número de individuos en cada categoría en el tiempo inicial de muestreo (t), para obtener el número de individuos en las mismas categorías en el tiempo $t+1$.

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

dónde \mathbf{n}_t = vector con el número de individuos inicial en cada categoría, \mathbf{A} = matriz de transiciones y \mathbf{n}_{t+1} = vector resultante con el número de individuos al tiempo siguiente (Caswell 2001). Esta operación fue repetida varias veces hasta obtener el vector de la estructura estable de tamaños (en el que la proporción de individuos por categoría llega a ser constante – eigenvector derecho de la matriz) y la tasa de crecimiento poblacional (λ – eigenvalor dominante de la matriz) (Caswell 2001). El mismo procedimiento se repitió, pero con la matriz transpuesta, para obtener el vector de los valores reproductivos específicos por categoría (eigenvector izquierdo de la matriz), es decir, la contribución relativa de los individuos de cada clase de tamaño al crecimiento poblacional futuro (Caswell 2001).

Finalmente, también se calcularon las λ "instantáneas" para cada población y para cada período, dividiendo el número total de individuos observados al final del período de estudio (*i.e.* n_{t+1}) entre el número de individuos observado al inicio del mismo (*i.e.* n_t).

Análisis de elasticidad

Después de obtener las matrices de proyección, se obtuvieron las matrices de elasticidad en las que cada entrada se calculó de la siguiente forma:

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

donde s_{ij} es la sensibilidad absoluta de λ a cambios absolutos en las a_{ij} (evaluada como $s_{ij} = v_i w_j / \langle V, W \rangle$, en donde V y W son los eigenvectores izquierdo y derecho de la matriz, y v y w son sus elementos). Las matrices de elasticidad evalúan la sensibilidad relativa de λ a cambios relativos en cada entrada de las matrices de proyección, es decir, la contribución relativa de cada entrada de la matriz a la tasa finita de crecimiento poblacional (de Kroon *et al.* 1986; de Kroon *et al.* 2000). Finalmente, las e_{ij} se sumaron para cada componente demográfico (S = permanencia, C = crecimiento, F = fecundidad y R = retrogresión) para evaluar la contribución relativa de cada uno de estos componentes a λ (Silvertown *et al.* 1993).

Además de la construcción de las nueve matrices para cada período anual, se construyó una matriz promedio para cada período, promediando los valores de cada una de las entradas de las nueve matrices. Esto permitió evaluar el comportamiento de la "población global" de *T. recurvata* en cada período y posteriormente el de ambos períodos de manera integrada (*i.e.* promediando las 18 matrices).

Los intervalos de confianza (95%) de la λ obtenida a partir de cada matriz fueron estimados a través de un análisis de tipo Montecarlo, según lo recomendado por Álvarez-Buylla y Slatkin (1991, 1993 y 1994) para casos en los que no se conoce el tipo de distribución de la variable analizada (en este caso, la λ ; con respecto a las entradas de la matriz que representan probabilidades, puede suponerse que presentan una distribución binomial). El cálculo de los intervalos de confianza de λ se llevó a cabo utilizando un programa de computación desarrollado por Arellano y Aguirre (2002).

Análisis de la variación en las tasas vitales

A partir de las 18 matrices en las que se utilizó el método mecanicista para la estimación de la fecundidad, se calcularon los coeficientes de variación de cada entrada. Para ello, se obtuvieron los promedios y las desviaciones estándar de los 18 valores de cada una de las entradas de la matriz; el coeficiente de variación se obtuvo al dividir la desviación estándar entre el promedio. De esta forma, se pudo detectar cuáles fueron las transiciones del ciclo de vida que presentaron una mayor variabilidad, tanto entre poblaciones como a través del tiempo (Pico y Riba 2002).

Relación entre λ y el tamaño del árbol, la densidad poblacional y el tamaño poblacional

Para analizar las relaciones entre la tasa finita de crecimiento poblacional, el tamaño del árbol (volumen en m^3), la densidad poblacional (número de individuos por m^3 de árbol) y el tamaño poblacional (número de individuos en cada árbol), se realizaron correlaciones de Spearman con los valores de la λ mecanicista, empírica e instantánea, utilizando el Software Statistica (StatSoft 1999).

Resultados

Estructura poblacional

La estructura poblacional global (*i.e.* de las nueve poblaciones, promediando ambos períodos) mostró que la mayor proporción de individuos de *T. recurvata* se encontró en la categoría de adultos 1 (Figura IV.4). La proporción de individuos en las categorías de plántulas, adultos 2 y adultos 3 fue muy similar.

Analizándolas por separado, la estructura de las nueve poblaciones estudiadas de *T. recurvata* difirió marcadamente (Figura IV.5).

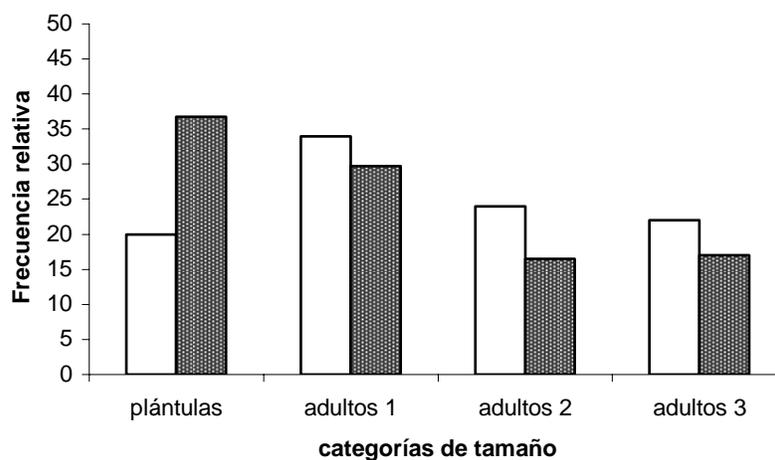


Figura IV.4. Estructura poblacional observada (barras blancas) y estructura estable de tamaños (barras oscuras) en la población global de *Tillandsia recurvata*.

Mortalidad y fecundidad

La mortalidad de los individuos varió de acuerdo con su categoría de tamaño y difirió entre poblaciones y entre años (Tabla IV.6 y Figura IV.6). Las poblaciones que presentaron un mayor número de individuos muertos fueron, en general, las que correspondían a un tamaño poblacional alto. De hecho, se observó una relación significativa entre el número de individuos por población y el número de individuos muertos para ambos períodos anuales ($R = 0.96$, $R^2 = 0.93$, $P = 0.0003$ en 2001-2002; $R = 0.91$, $R^2 = 0.82$, $P = 0.0007$ en 2002-2003). Sin embargo, esto fue producto sólo del hecho de que en las poblaciones con más individuos, hay más individuos que se pueden morir, pues al analizar los valores de mortalidad *per capita* no se observó una tendencia clara (Tabla IV.6).

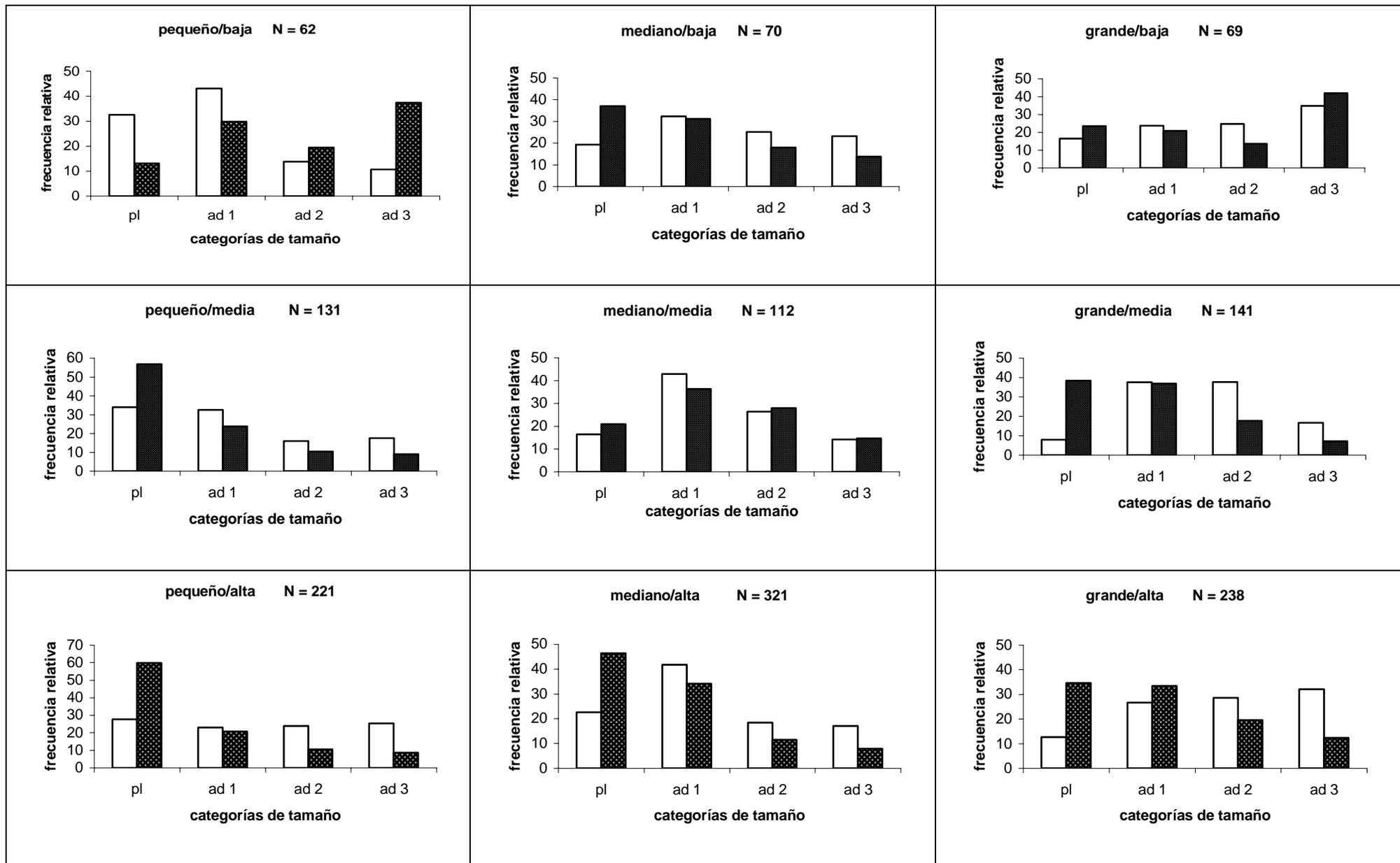


Figura IV.5. Estructura poblacional observada (barras blancas) y estructura estable de tamaños (barras oscuras) promedio (2001-2 y 2002-3) de las nueve poblaciones de *Tillandsia recurvata* estudiadas. Arriba de cada gráfica se señala la categoría de tamaño del árbol (pequeño, mediano, grande) y el tamaño poblacional (bajo, medio, alto).

Las plantas de *T. recurvata* murieron debido a la caída de ramas (17.9 % de las plantas muertas), así como por la caída de la planta por su desprendimiento del sustrato (15.1 %) y por una aparente desecación (67 %). La categoría de tamaño que mostró una mayor frecuencia de muerte por esta aparente desecación fue la de plántulas, mientras que los que murieron por desprendimiento y caída de ramas fueron principalmente los adultos que se encontraban establecidos generalmente en ramas delgadas y no en el tronco principal del forofito. En las poblaciones pequeñas (*i.e.* con un bajo número de individuos), la mortalidad de las plántulas fue mayor, mientras que en las poblaciones de mayor tamaño predominó la mortalidad de adultos lo cual refleja, en parte, que en estas poblaciones los adultos eran más abundantes. Globalmente se observó que el número de individuos muertos fue muy similar en cada uno de los dos períodos anuales de estudio (Figura IV.6).

Tabla IV.6. Mortalidad y componentes de la fecundidad en las nueve poblaciones estudiadas de *Tillandsia recurvata* a lo largo de dos períodos anuales (en negritas se resaltan los valores más altos).

Población	Mortalidad 2001-2		Mortalidad 2002-3		Plántulas emergidas 2001-2		Plántulas emergidas 2002-3		No. de frutos	
	No. ind.	Per capita	No. ind.	Per capita	No. pl.	Per capita	No. pl.	Per capita	2001-2	2002-3
p/b	10	0.15	5	0.09	0	0	0	0	2	0
p/m	14	0.12	28	0.19	28	0.24	25	0.17	23	53
p/a	38	0.16	30	0.14	10	0.04	11	0.05	82	94
m/b	7	0.10	3	0.04	1	0.01	0	0	19	5
m/m	11	0.09	5	0.05	0	0	1	0.01	2	3
m/a	40	0.12	34	0.11	9	0.03	12	0.04	71	104
g/b	6	0.08	5	0.08	0	0	9	0.14	1	4
g/m	20	0.13	12	0.09	0	0	4	0.03	38	36
g/a	32	0.13	26	0.12	9	0.04	3	0.01	34	35

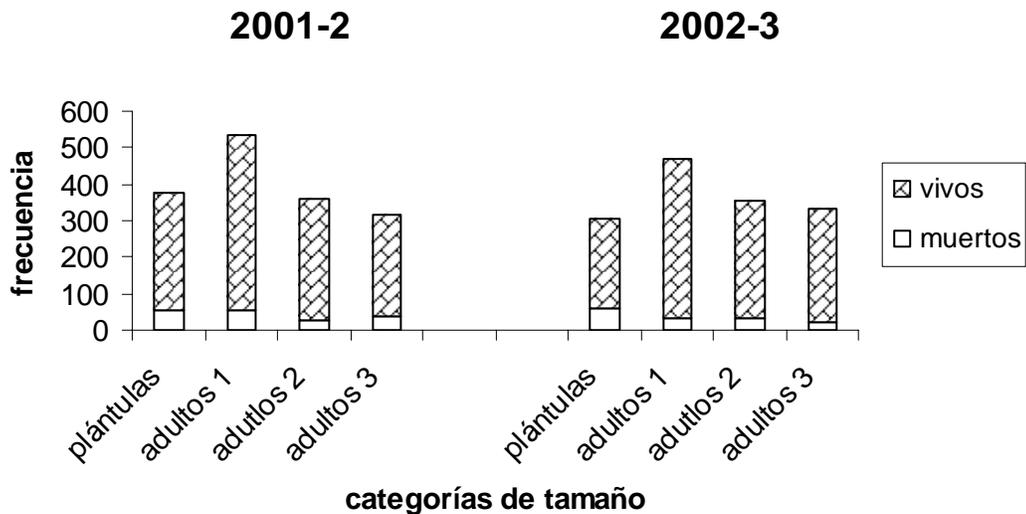


Figura IV.6. Frecuencia de individuos vivos y muertos por categoría de tamaño en ambos períodos anuales, evaluados globalmente (*i.e.* tomando en cuenta las nueve poblaciones).

En cuanto a la producción de frutos, las poblaciones más productivas fueron también las de mayores tamaños poblacionales en ambos períodos anuales, particularmente en árboles pequeños y medianos ($R = 0.84$, $R^2 = 0.70$, $P = 0.004$; $R = 0.88$, $R^2 = 0.78$, $P = 0.0015$, respectivamente; Tabla IV.6); lo anterior pudo deberse a que alto número de individuos adultos resultó en un mayor número de frutos. Finalmente, las poblaciones con más plántulas establecidas fueron, en general, las que produjeron más frutos, sin embargo, la relación entre estas dos variables no fue significativa en ninguno de los dos períodos anuales ($R = 0.32$, $R^2 = 0.10$, $P = 0.39$; $R = 0.57$, $R^2 = 0.32$, $P = 0.105$, respectivamente), lo cual se debió a que en algunas poblaciones que produjeron muchos frutos sólo se observaron unas cuantas plántulas (*e.g.* la población establecida en un árbol grande, con tamaño poblacional medio). Asimismo, tampoco se observó una relación significativa entre el número de plántulas emergidas y el número de individuos establecidos en las poblaciones ($R = 0.28$, $R^2 = 0.08$, $P = 0.46$; $R = 0.36$, $R^2 = 0.13$, $P = 0.33$, respectivamente para cada período anual).

Matrices de proyección poblacional

Tillandsia recurvata presenta un ciclo de vida complejo con retrogresiones a las categorías de menor tamaño (debidas a la caída o desecación de brotes, o a la muerte de los brotes seniles) y transiciones a categorías de tamaño mayor. En esta especie no se presenta propagación vegetativa, como

se conoce en otras especies de *Tillandsia* (como en *T. brachycaulos* - Mondragón *et al.* 1999, Mondragón *et al.* 2004; y en *T. deppeana* - García-Franco 1991, en las cuales se presenta una contribución con hijuelos que emergen de los adultos). Los individuos de *T. recurvata* van acumulando brotes conforme pasa el tiempo, pero todos los brotes surgen y permanecen en la misma “roseta”. Es común observar brotes muertos en algunos individuos, tal vez por desecación o caída, o por senescencia natural posterior a la reproducción, lo cual provoca que los individuos grandes puedan reducir su tamaño.

Las matrices obtenidas para las nueve poblaciones usando el cálculo mecanicista de la fecundidad, junto con sus vectores de los valores reproductivos (V) y de la estructura estable de tamaños (W), se muestran en el apéndice IV.I. Las λ s calculadas con los dos métodos de estimación de la fecundidad difieren marcadamente (Tabla IV.7), como se esperaba. Las tasas finitas de crecimiento poblacional calculadas con el método mecanicista, con sus respectivos intervalos de confianza muestran que algunos valores de λ se encuentran significativamente por arriba de la unidad (Tabla IV.8)

Las λ s calculadas por el método mecanicista fueron mayores que las calculadas por el método empírico. Los valores de λ obtenidos con el método mecanicista están, en la mayoría de los casos, por arriba de la unidad. Con el método empírico solamente la población pequeña con tamaño poblacional bajo presentó una λ por arriba de la unidad. Por otra parte, las λ instantáneas fueron, en general, más parecidas a las empíricas que a las mecanicistas (Tabla IV.9).

Tabla IV.7. Resumen de los resultados demográficos de las nueve poblaciones de *Tillandsia recurvata* establecidas sobre individuos de *Prosopis laevigata*. Se muestran los resultados de la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) calculada con los métodos empírico, mecanicista e instantáneo. En negritas se resaltan los valores de λ mayores a la unidad.

Categorías de tamaño del árbol (categoría de cobertura)	Categoría de tamaño poblacional	2001-2002			2002-2003			λ emp. promedio	λ mec. promedio
		λ emp	λ mec	λ instant.	λ emp.	λ mec	λ instant.		
Pequeño	Bajo	0.85	0.93	0.85	0.77	0.77	0.91	0.81	0.85
	Medio	1.16	1.24	1.26	0.95	1.08	0.98	0.93	1.17
	Alto	0.88	1.16	0.89	0.97	1.19	0.91	0.97	1.18
Mediano	Bajo	0.92	1.23	0.93	0.94	1.08	0.96	1.05	1.16
	Medio	0.93	0.96	0.91	0.87	1.03	0.96	0.95	1.00
	Alto	0.96	1.16	0.93	0.98	1.23	0.93	0.91	1.2
Grande	Bajo	0.96	0.99	0.92	1.00	1.00	1.06	0.93	0.99
	Medio	0.88	1.22	0.87	0.94	1.09	0.94	0.97	1.16
	Alto	0.90	1.01	0.89	0.92	1.06	0.90	0.91	1.03
Promedio 2001-2		0.95	1.13						
Promedio 2002-3		0.96	1.128						

Tabla IV.8. Tasas finitas de crecimiento poblacional (λ) obtenidas por el método mecanicista, con sus mínimos y máximos calculados a partir de sus intervalos de confianza ($I.C._{95\%} = \lambda \pm 2$ error estándar, con la técnica Montecarlo) para las nueve poblaciones y para ambos períodos de estudio. También se presentan los intervalos de confianza de las matrices promedio de cada período y de la matriz promedio global.

Población	λ mecanicista	Mínimo y máximo
Periodo 2002-2		
p/b	0.93	0.91 – 0.95
m/b	1.23	1.21 – 1.25
g/b	0.99	0.98 – 1.00
p/m	1.24	1.23 – 1.25
m/m	0.96	0.95 – 0.97
g/m	1.22	1.20 -1.24
p/a	1.16	1.15 – 1.17
m/a	1.16	1.16 – 1.16
g/a	1.01	1.00 – 1.02
Promedio 2001-2		
	1.13	1.12 -1.14
p/b	0.77	0.75 – 0.79
m/b	1.08	1.06 – 1.10
g/b	1.00	0.98 – 1.02
p/m	1.08	1.07 – 1.09
m/m	1.03	1.02 – 1.04
g/m	1.09	1.08 – 1.10
p/a	1.19	1.18 – 1.20
m/a	1.23	1.22 – 1.24
g/a	1.06	1.05 – 1.07
Promedio 2002-3		
	1.13	1.12 – 1.14
Promedio Global	1.13	1.12 - 1.14

Los vectores de los valores reproductivos (V) muestran valores mayores en las categorías de tamaño grande (*i.e.* adultos 2 y 3) en casi todas las poblaciones, excepto para las poblaciones p/b (en ambos períodos) y m/m (en 2001-2, Apéndice IV.1).

Con respecto a las matrices promedio (con el cálculo mecanicista de fecundidad), se obtuvieron valores de λ muy similares para 2001-2 y 2002-3, pues tanto los valores globales de mortalidad, como los de fecundidad fueron muy parecidos (Tabla IV.9).

La estructura poblacional observada en cada período difirió significativamente de la estructura estable de tamaños (vector W) en *ocho* de las poblaciones del período 2001-2 y en *ocho* de las correspondientes a 2002-3, de las nueve poblaciones de cada período anual. Esta diferencia se observó también en los resultados de las matrices promedio de cada período y en la matriz global (Tabla IV.10).

Análisis de elasticidad

El patrón de los valores de elasticidad de las 18 matrices fue muy similar. El componente demográfico que más afectó a λ fue el de permanencia (S). Este componente explicó *ca.* el 60% de la tasa de crecimiento de las 18 matrices y lo mismo ocurrió con las matrices promedio (de ambos períodos) y la global (Figura IV.7). El crecimiento fue el segundo componente más importante (con *ca.* 25% de la elasticidad total), seguido de la fecundidad (*ca.* 8%); la retrogresión fue el parámetro que tuvo menor influencia sobre λ (*ca.* 4%). De las entradas de las matrices de elasticidad obtenidas a partir de las matrices promedio de cada período y de la matriz global, las que alcanzaron los mayores valores fueron la permanencia de los adultos 1, 2 y 3 en su misma categoría (Tabla IV. 9). Según la gráfica triangular de las elasticidades de la fecundidad, permanencia y crecimiento, puede verse que las poblaciones presentan valores altos de elasticidad en la permanencia y relativamente valores bajos en la fecundidad (Figura IV.7).

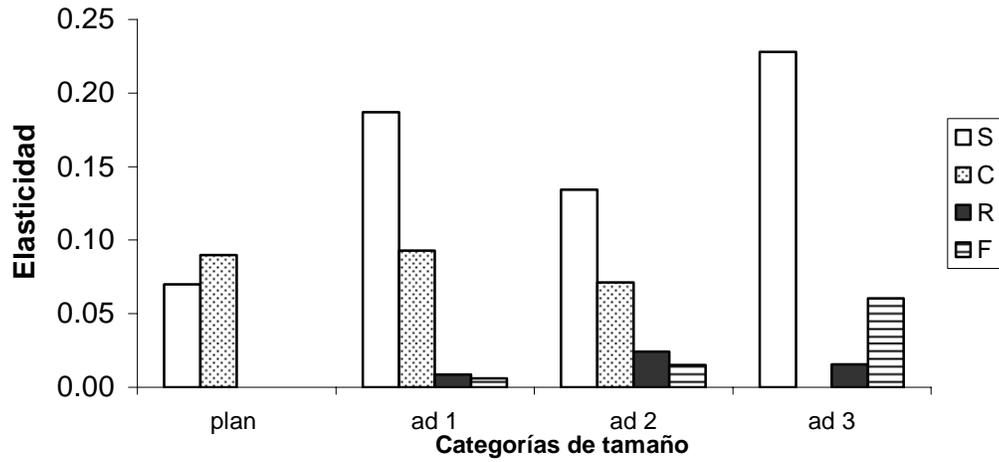
Tabla IV.9 Matrices promedio para cada período anual y matriz global (calculadas con base en la fecundidad mecanicista) y sus correspondientes matrices de elasticidad. En las matrices de elasticidad los valores más altos están señalados en negritas. S = Permanencia, C = crecimiento, R = retrogresión, F = fecundidad, V = vectores de los valores reproductivos específicos de cada clase de tamaño; W = distribución estable de tamaños.

Promedio del período 2001-2002							Elasticidades					
λ 1.13	Plán	Adu 1	Adu 2	Adu 3	V	W	Plán	Adu 1	Adu 2	Adu 3		
Plan	0.52	0.09	0.38	1.91	0.08	0.46	Plan	0.09	0.01	0.02	0.08	S = 0.61
Adu 1	0.29	0.62	0.10	0.01	0.15	0.29	Adu 1	0.10	0.14	0.01	0.001	C = 0.26
Adu 2	0.01	0.24	0.55	0.07	0.29	0.14	Adu 2	0.006	0.10	0.12	0.01	R = 0.04
Adu 3	0.00	0.00	0.25	0.79	0.49	0.11	Adu 3	0.00	0.002	0.09	0.21	F = 0.09
q_x	0.18	0.10	0.09	0.12								
Promedio del período 2002-3							Elasticidades					
λ 1.13	Plán	Adu 1	Adu 2	Adu 3	V	W	Plán	Adu 1	Adu 2	Adu 3		
Plan	0.41	0.08	0.10	1.95	0.08	0.38	Plan	0.06	0.01	0.006	0.09	S = 0.63
Adu 1	0.36	0.67	0.07	0.02	0.14	0.33	Adu 1	0.10	0.16	0.009	0.002	C = 0.24
Adu 2	0.01	0.21	0.62	0.11	0.26	0.17	Adu 2	0.006	0.09	0.13	0.02	R = 0.05
Adu 3	0.00	0.01	0.22	0.78	0.52	0.12	Adu 3	0.00	0.009	0.09	0.23	F = 0.07
q_x	0.21	0.06	0.09	0.09								
Matriz Global							Elasticidades					
λ 1.13	Plán	Adu 1	Adu 2	Adu 3	V	W	Plán	Adu 1	Adu 2	Adu 3		
Plan	0.47	0.08	0.24	1.93	0.08	0.42	Plan	0.08	0.01	0.01	0.08	S = 0.62
Adu 1	0.32	0.64	0.09	0.02	0.15	0.31	Adu 1	0.10	0.15	0.01	0.001	C = 0.25
Adu 2	0.01	0.22	0.58	0.09	0.27	0.16	Adu 2	0.007	0.10	0.12	0.01	R = 0.04
Adu 3	0.00	0.01	0.23	0.78	0.50	0.11	Adu 3	0.00	0.005	0.09	0.22	F = 0.08
q_x	0.19	0.09	0.09	0.11								

Tabla IV.10. Resultados de la comparación de la estructura poblacional observada y la estructura estable de tamaños (vector W) para las poblaciones de *Tillandsia recurvata*. Se presenta el valor de la χ^2 de cada comparación con su respectivo valor de P .

Población	2001-2			2002-3		
	Valor χ^2	g.l.	P	Valor χ^2	g.l.	P
p/b	11.62	3	0.008	239.96	3	<0.0001
m/b	34.49	3	<0.0001	4.16	3	0.240
g/b	29.24	3	<0.000	20.36	3	<0.0001
p/m	14.12	3	0.002	59.98	3	<0.0001
m/m	7.40	3	0.06	13.55	3	0.004
g/m	92.24	3	<0.0001	100.42	3	<0.0001
p/a	183.22	3	<0.0001	144.46	3	<0.0001
m/a	81.64	3	<0.0001	113.02	3	<0.0001
g/a	200.40	3	<0.0001	91.96	3	<0.0001
Promedio	40.52	3	<0.0001	37.64	3	<0.0001
Global	178.11	3	<0.0001			

a)



b)

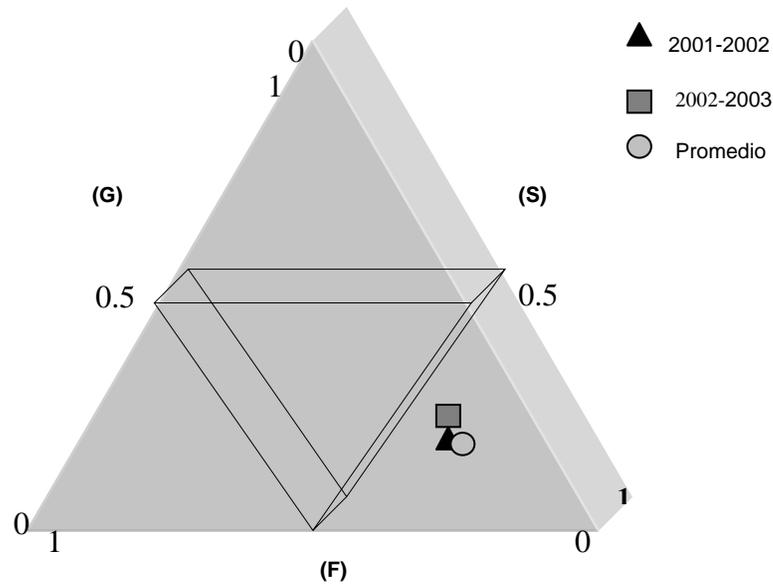


Figura IV.7. a) Contribución relativa de los diferentes componentes demográficos según los resultados del análisis de elasticidad de la matriz global. S = permanencia, C = crecimiento, R = retrogresión y F = fecundidad, para las diferentes categorías (plan = plántula, ad 1,2 y 3 = adultos 1, 2 y 3, respectivamente); b) gráfica triangular (*sensu* Silvertown *et al.* 1993) que representa la elasticidad de la fecundidad (F), permanencia (S) y crecimiento (C) para los períodos 2001-2, 2002-3 y para la matriz global de *Tillandsia recurvata*.

Análisis de la variación en las tasas vitales

Se calcularon los coeficientes de variación (C.V.) de las diferentes entradas de la matriz a partir de las 18 matrices, obtenidas por el método mecanicista (Tabla IV.11). Los resultados muestran que las transiciones del ciclo de vida con mayor variabilidad espacio-temporal fueron las entradas correspondientes al crecimiento de las plántula hacia la categoría de adulto 2 y la transición de adulto 1 a adulto 3; asimismo, las de fecundidad de los adultos 1 y 2, y la de retrogresión de adulto 3 a adulto 1 también variaron de manera importante. Las entradas que representan crecimiento rápido (e.g. plántula a adulto 2) fueron altamente variables por el hecho de que sólo en muy raras ocasiones mostraron valores positivos. Nótese que las transiciones con una mayor elasticidad no fueron especialmente variables, por lo que su potencial para afectar λ es hasta cierto punto reducido. Por el contrario, las entradas con el menor nivel de variación correspondieron a las que presentaron mayores elasticidades (Tabla IV.11).

Tabla IV.11. Coeficientes de variación de las entradas de la matriz de proyección poblacional global (obtenida por el método mecanicista; $n = 18$). En negritas se muestran los valores más altos.

	Plántula	Adulto 1	Adulto 2	Adulto 3
Plántula	0.23	1.03	1.28	0.88
Adulto 1	0.38	0.14	0.90	1.62
Adulto 2	1.61	0.39	0.15	0.84
Adulto 3	0.00	2.00	0.44	0.14

Relación entre λ y el tamaño del árbol, la densidad poblacional y el tamaño poblacional

Se observó una correlación significativa ($p < 0.05$) entre λ (obtenida por el método mecanicista) y el tamaño de las poblaciones (i.e. número de individuos - Tabla IV.12). Esta correlación fue significativa tomando en cuenta los datos de los dos años en conjunto; sin embargo, cuando se analizó de manera independiente para cada año, la significancia se mantuvo sólo para el período 2002-3 (Tabla IV.12).

Por otra parte, no se encontró ninguna correlación significativa entre la densidad de individuos por metro cúbico y λ (Tabla IV.12).

Tabla IV.12. Coeficientes de correlación de Spearman para evaluar la asociación entre λ y el tamaño del árbol (volumen en m^3), el tamaño poblacional (no. de individuos) y la densidad poblacional (no. de individuos por m^3 de árbol). λ_m se refiere a la λ obtenida por el método mecanicista; λ_e refiere a la λ obtenida por el método empírico; y λ_i es la lambda instantánea; t , se refiere a los dos períodos juntos; 1, se refiere al período anual 2001-2; y 2, al período anual 2002-3. En negritas se muestran los coeficientes significativos ($p < 0.05$).

Lambdas	Tamaño poblacional		Tamaño del árbol (m^3)		Densidad (ind/m^3)	
	Coef.	P	Coef.	P	Coef.	P
$\lambda_m(t)$	0.49	0.04	-0.05	0.82	0.15	0.56
$\lambda_e(t)$	0.18	0.48	0.28	0.25	-0.14	0.59
$\lambda_i(t)$	-0.29	0.24	0.15	0.54	-0.32	0.19
$\lambda_m(1)$	0.19	0.62	0.33	0.37	-0.28	0.47
$\lambda_e(1)$	0.09	0.82	-0.50	0.89	-0.10	0.79
$\lambda_i(1)$	0	1	0.13	0.73	-0.22	0.57
$\lambda_m(2)$	0.76	0.02	0.51	0.16	-0.12	0.75
$\lambda_e(2)$	0.32	0.40	0.19	0.62	0.26	0.50
$\lambda_i(2)$	-0.45	0.22	0.03	0.93	-0.61	0.08

Discusión

La mayoría de los trabajos sobre epífitas abordan aspectos de su biología general, pero hasta la fecha se conoce poco con respecto a su comportamiento demográfico y a la variación espacio-temporal del mismo y aún menos acerca de la importancia que estos factores tienen en su dinámica metapoblacional.

Se ha documentado que el comportamiento demográfico de *T. brachycaulos* varió entre años, dependiendo de las condiciones climáticas (Mondragón *et al.* 2004) y el reclutamiento fue poco frecuente. Por un lado, el bajo reclutamiento que presentan las plantas epífitas se ha relacionado con la baja probabilidad de encuentro de micrositios adecuados, como resultado de su dispersión anemócora (Benzing 1981a; Augspurger y Franson 1987; Harvey 1996; Nathan y Muller-Landau 2000; Mondragón *et al.* 2004). Por otro lado, se ha relacionado con altas tasas de mortalidad en las etapas tempranas del ciclo de

vida principalmente por la desecación (*i.e.* del 30% al 50% - Benzing 1981a; Larson 1992; Heitz 1997; Tremblay 1997; Zotz 1998; Bernal *et al.* 2005), y el frecuente rompimiento de las ramas de las plantas hospederas (Mondragón *et al.* 2004). En muchas especies de epífitas, las bajas tasas de reclutamiento de plántulas y altas tasas de mortalidad representan un cuello de botella para la población (Mondragón *et al.* 1999). Debido a lo anterior, la propagación vegetativa que se presenta en algunas de ellas es un componente fundamental para el crecimiento de las poblaciones (Mondragón *et al.* 2004).

Tillandsia recurvata presenta muchas de las características biológicas y demográficas observadas en otras especies epífitas, como es su bajo porcentaje de germinación (lo cual conduce a un bajo número de plántulas reclutadas; Bernal *et al.* 2005), altas tasas de mortalidad de las plántulas (debida principalmente a la desecación) y tasas de crecimiento poblacional variables en espacio y tiempo. La ausencia de propagación vegetativa en *T. recurvata* implica que el crecimiento de las poblaciones se puede dar sólo por la vía del establecimiento de plántulas a partir de semillas. Se ha observado que el establecimiento de plántulas de especies epífitas varía temporalmente y que se correlaciona positivamente con períodos de lluvias abundantes (Mondragón *et al.* 2004). La variación temporal en el establecimiento de plántulas contribuye a la recuperación de las poblaciones después de años desfavorables. Sin embargo, en las poblaciones que presentan un número bajo de individuos y en las que la mayoría corresponde a las etapas tempranas del ciclo de vida, se espera un número reducido de individuos reproductivos capaces de producir semillas. Esta puede ser una de las razones por las cuales, en esta epífita, λ mostró cierta correlación con el tamaño poblacional.

Las poblaciones de *T. recurvata* presentan valores relativamente altos de elasticidad para el componente de permanencia (Figura IV.7), lo cual es muy parecido a otras especies de hierbas perennes en las que la sobrevivencia es el componente demográfico que más afecta a λ (Silvertown *et al.* 1993). En las epífitas, es común que los eventos de germinación y reclutamiento sean muy escasos, por lo que la sobrevivencia de las plantas adultas explica en mayor medida el valor de λ . La ubicación de *T. recurvata* en el triángulo demográfico es muy similar a las observadas para *Primula vulgaris*, una planta perenne del sotobosque, en la cual los eventos de reclutamiento también son poco frecuentes (Valverde 1995).

Respecto a la mortalidad, las plántulas de *T. recurvata* mueren frecuentemente por desecación (67%). En otras especies de epífitas, la mortalidad también está concentrada principalmente en las etapas tempranas del ciclo de vida (Benzing 1981a, 1990; Larson 1992; Heitz 1997; Tremblay 1997; Zotz 1998; Bernal *et al.* 2005). Además, se ha observado que la mortalidad de las plántulas presenta una variación temporal (*i.e.* anual) y se relaciona principalmente con años desfavorables (*i.e.* sequía - Mondragón *et al.* 2004). En este estudio, la mortalidad de las plántulas de *T. recurvata* en ambos períodos de estudio fue similar; sin embargo, en el año 2000, un año antes de iniciar el seguimiento demográfico, se observó un

número elevado de plántulas, año que coincidió con un abundante período de lluvias. Por otro lado, los individuos de las categorías de adultos 2 y 3, mueren principalmente a causa del rompimiento de las ramas o por su desprendimiento del sustrato. Esta causa de muerte puede relacionarse directamente con el aumento en el peso del individuo y su ubicación en ramas muy delgadas. *Prosopis laevigata* presenta generalmente ramas delgadas en la parte exterior de la copa, que es el sitio en el cual las plantas de *T. recurvata* tienden a establecerse preferentemente (Hernández-Rosas 2003).

En las plantas epífitas, el componente de reclutamiento también varía espacialmente. Esta variación se ha atribuido principalmente al componente de dispersión que da lugar a una lluvia heterogénea de semillas y a las diferencias entre parches en términos de las condiciones microambientales que ofrecen (Lounda y Collinge 1992). El mayor o menor éxito del establecimiento de plántulas lleva a que aparezcan diferencias en la estructura de las poblaciones. Es notorio que las poblaciones de *T. recurvata* establecidas sobre los diferentes árboles elegidos, presentan diferencias en cuanto su estructura poblacional. Por ejemplo, en las poblaciones establecidas sobre árboles pequeños hay una frecuencia de plántulas relativamente alta (Figura IV.5), mientras que los adultos 1 y 2 (reproductivos pequeños) fueron abundantes en los árboles de tamaño mediano y en dos de los árboles grandes fueron frecuentes los adultos de la categoría de adultos 3. Algunos autores mencionan que el tamaño de los árboles refleja el tiempo durante el cual han estado expuestos a ser colonizados y, por ende, las plantas establecidas en árboles más grandes son a menudo más viejas. Por otra parte, los árboles de tamaño pequeño, debido a su menor área de captura y tiempo de exposición, tenderán a presentar poblaciones más jóvenes y, por lo tanto, mayor número de individuos pequeños (Yeaton y Gladstone 1982; Migenis y Ackerman 1993).

En este estudio se determinó que la tasa de crecimiento poblacional global de *T. recurvata* sería positiva ($\lambda = 1.13$, calculada a partir del método mecanicista) si las condiciones demográficas determinadas por la matriz promedio se mantuvieran constantes a través del tiempo. Sin embargo, si se consideran los valores de la tasa finita de crecimiento poblacional obtenida a partir del método empírico ($\lambda = 0.96$ para la población global), la población no crecería. El método empírico refleja un panorama más realista en términos de la dinámica de las poblaciones locales, en donde es evidente que la salida de semillas por dispersión y el alto riesgo de mortalidad en las fases de semilla y plántula limitan el crecimiento de las poblaciones. Sin embargo, la emigración de semillas ofrece la posibilidad de colonización de nuevos árboles, aumentando las probabilidades de persistencia, no de las poblaciones locales, pero sí de la metapoblación. Por otro lado, es necesario comentar que las bajas λ s instantáneas y empíricas observadas en ambos períodos se debieron, en alguna medida, a que en ambos años se observó un bajo reclutamiento de plántulas en el campo, que no logró compensar la mortalidad. En años anteriores (*i.e.* verano de 2001) se habían observado eventos masivos de emergencia de plántulas, que quizá se

presentan a manera de pulsos, los cuales deben tener una función muy importante para el mantenimiento de las poblaciones, como ocurre en otras especies de zonas áridas.

El análisis de los coeficientes de variación de las entradas de la matriz permitió identificar cuáles de ellas mostraron más variabilidad entre poblaciones y entre años. En general, las tasas vitales con mayor variación correspondieron a procesos demográficos que sólo en raras ocasiones se presentan. Por ejemplo, fue raro que una plántula pasara a ser adulto 2 en un año. Asimismo, fue poco frecuente que un adulto 1 pasara a adulto 3 o que un adulto 3 retrocediera a la categoría de adulto 1. Las “plántulas” que pasaron a adulto 2 en realidad no eran plántulas recién establecidas, sino que se trataba de individuos más viejos que presentaban un solo brote en el muestreo inicial. Una forma de evitar este tipo de confusiones sería crear dos categorías para los individuos de un brote: una para los recién establecidos y otra para los que son individuos ya establecidos que han perdido brotes. De esta forma se tendría una estimación real del comportamiento demográfico de estos individuos. Independientemente de lo anterior, fue notorio que las entradas de la matriz con mayor variación fueron las que correspondieron a menores valores de elasticidad. Esto se ha observado en otras especies (Pico y Riba 2002; Higgins *et al.* 2003) y se ha explicado desde el punto de vista evolutivo: si el crecimiento de las poblaciones dependieran de parámetros demográficos muy variables, éstas tendrían riesgos de extinción mucho más altos.

Implicaciones del comportamiento demográfico local sobre la dinámica metapoblacional

Un aspecto que se ha reconocido en muchas metapoblaciones es que las poblaciones locales cambian su dinámica demográfica en relación con características específicas del parche en el que están establecidas (*e.g.* su tamaño o calidad) o con atributos de la misma población, (Woiwood y Hanski, 1992; Hanski *et al.* 1996; Valverde y Silvertown 1997a; Hanski, 1999). El número de individuos por parche ocupado y el tamaño del parche son dos factores importantes que determinan la dinámica metapoblacional de muchas especies (Ims y Yoccoz 1997; Akcakaya 2000; Crone *et al.* 2001; French y Travis 2001).

El tamaño del parche influye directamente en la tasa de inmigración (Hanski 1999), la probabilidad de arribo y el número de sitios adecuados para el establecimiento (Harrison 1991; Hanski 1999; Crone *et al.* 2001). Por esa razón, en parches de gran tamaño es frecuente que se encuentren poblaciones también de gran tamaño. Así, de acuerdo con los resultados reportados por otros autores y con el tiempo de exposición de los árboles a la colonización por epífitas, podría esperarse que los árboles de menor tamaño alojaran poblaciones pequeñas y los árboles de mayor tamaño tuvieran poblaciones con un alto número de individuos (Benzing, 1981a; Migenis y Ackerman, 1989; Souza y Espírito Santo, 2002). Sin embargo, en el sistema de *T. recurvata* los árboles grandes pueden tener poblaciones desde muy

grandes, hasta muy pequeñas. Ahora, cabe preguntarse si se esperaría que una población formada por muchos individuos tuviera una λ más alta que una población formada por pocos individuos. Intuitivamente podríamos responder que no, pues la λ es una medida *per capita* y no depende de N. En todo caso, si la λ se viera afectada por efectos denso-dependientes, se esperaría que ésta fuera menor en poblaciones con altas *densidades*, en comparación con las poblaciones de baja *densidad* (siendo la densidad una expresión que resume el tamaño del parche en relación con el número de individuos que lo ocupan). A diferencia de lo esperado intuitivamente, en este estudio se observó que, independientemente del tamaño del árbol y de la densidad poblacional, la λ tendió a presentar mayores valores en poblaciones con mayor N.

T. recurvata es considerada como una especie prolífica (Caldiz *et al.* 1993) debido a su alta producción de semillas (*ca.* 58 por fruto; aunque hay frutos hasta con 300 semillas) en comparación con otras especies del género (García-Franco comunicación personal). Cada planta puede producir hasta 20 frutos en Zapotitlán Salinas, aunque el promedio (\pm desv. est.) es de 2.79 ± 2.91 frutos por planta ($n=100$). Las poblaciones estudiadas difirieron ampliamente en el número de frutos producidos (Tabla IV.6), siendo más productivas (en términos absolutos) las que presentaron un mayor número de individuos. Este hecho convierte a las poblaciones de mayor tamaño (i.e., con mayor N) en poblaciones productoras de semillas capaces de colonizar nuevos espacios y capaces de contribuir en mayor medida a su propio crecimiento.

A pesar de la producción de abundantes frutos en algunas poblaciones, por ejemplo, en la población pequeña con densidad alta, el número de plántulas establecidas fue escaso. Esto habla de lo riesgoso que resulta el componente de dispersión de las semillas y del establecimiento de las plántulas en un ambiente hostil, como es la región semiárida de Zapotitlán.

En un contexto metapoblacional, la variabilidad espacio-temporal observada en el establecimiento de los individuos, la mortalidad y la producción de frutos en las diferentes poblaciones locales de *T. recurvata* da lugar a variaciones en la tasa de crecimiento poblacional y en la estructura poblacional de los diferentes parches. Estas variaciones demográficas provocan una asincronía en la dinámica de las poblaciones locales, aspecto que es de suma importancia para la persistencia de la metapoblación en una escala regional (Ackacaya 2000). Si las dinámicas locales son asincrónicas, las poblaciones locales son independientes entre sí y es menos probable que se extingan al mismo tiempo. La correlación entre las fluctuaciones de las poblaciones es, a menudo, función de la distancia entre ellas (Lahaye *et al.* 1994). Si dos poblaciones están próximas geográficamente, experimentarán patrones ambientales relativamente similares, tales como la misma secuencia de condiciones “favorables” o “desfavorables”. Esta similitud puede dar como resultado una alta correlación entre las tasas vitales de las dos poblaciones, como se ha

observado en especies de mariposas (Thomas 1991) y otros insectos. En el caso de *T. recurvata*, los árboles se encuentran muy cercanos entre sí (menos de 2 m en promedio, Bernal *et al.* 2006, Anexo A). Sin embargo, la dinámica de las diferentes poblaciones locales estudiadas parece ser asincrónica. Es posible que esto sea resultado de la dispersión anemócora que presenta la especie, en donde las probabilidades de alcanzar otros árboles (ver Capítulo VI de esta tesis) y la probabilidad de germinación y establecimiento (Hernández-Rosas 2003) son, en general, bajas pero con una alta variación espacial, por lo que las poblaciones tienen tasas de crecimiento muy variadas. Este hecho seguramente promueve la persistencia de la metapoblación.

Apéndice IV.1. Matrices de proyección poblacional y de elasticidad de las nueve poblaciones de *Tillandsia recurvata* establecidas sobre individuos de *Prosopis laevigata* para los dos períodos estudiados; *V* = valores reproductivos, *W* = distribución estable de tamaños. Para cada matriz se presentan también q_x = tasa de mortalidad, y *N*= número de individuos a partir de los cuales se calcularon las transiciones. Se calculó la fecundidad por el método mecanicista, utilizando un porcentaje de germinación de 4.44% (Hernández-Rosas 2003). En negritas se muestran los valores más altos de elasticidad.

Período 2001-2														
$\lambda = 0.93$		Pequeño/baja					Elasticidades							
	plan	ad 1	ad 2	ad 3	<i>V</i>	<i>W</i>		plan	ad 1	ad 2	ad 3			
plan	0.50	0.08	0.66	0.00	0.25	0.25		plan	0.14	0.03	0.08	0	S	0.66
ad 1	0.27	0.73	0.11	0.00	0.33	0.40		ad 1	0.10	0.43	0.02	0	C	0.20
ad 2	0.04	0.11	0.44	0.00	0.42	0.11		ad 2	0.02	0.08	0.09	0	F	0.05
ad 3	0.00	0.00	0.22	0.83	0.004	0.24		ad 3	0	0	4E ⁻⁴	0.003	R	0.08
q_x	0.19	0.08	0.22	0.17										
<i>N</i>	26	26	9	6										
$\lambda = 1.23$		Mediano/baja					Elasticidades							
	plan	ad 1	ad 2	ad 3	<i>V</i>	<i>W</i>		plan	ad 1	ad 2	ad 3			
plan	0.50	0.38	0.41	2.39	0.08	0.51		plan	0.10	0.04	0.02	0.08	S	0.49
ad 1	0.31	0.65	0.00	0.07	0.19	0.28		ad 1	0.14	0.17	0.00	0.006	C	0.35
ad 2	0.00	0.26	0.53	0.07	0.30	0.11		ad 2	0.00	0.11	0.09	0.009	F	0.02
ad 3	0.00	0.00	0.42	0.71	0.43	0.09		ad 3	0.00	0.00	0.10	0.14	R	0.14
q_x	0.19	0.04	0.05	0.14										
<i>N</i>	16	23	19	14										
$\lambda = 0.99$		Grande/baja					Elasticidades							
	plan	ad 1	ad 2	ad 3	<i>V</i>	<i>W</i>		plan	ad 1	ad 2	ad 3			
plan	0.64	0.00	0.00	0.11	0.13	0.18		plan	0.05	0.00	0.00	0.03	S	0.85
ad 1	0.21	0.42	0.19	0.00	0.21	0.11		ad 1	0.03	0.03	0.02	0.00	C	0.10
ad 2	0.00	0.42	0.63	0.00	0.29	0.13		ad 2	0.00	0.05	0.08	0.00	F	0.02
ad 3	0.00	0.00	0.19	0.96	0.36	0.58		ad 3	0.00	0.00	0.03	0.69	R	0.14
q_x	0.14	0.16	0.00	0.04										
<i>N</i>	14	19	16	23										
$\lambda = 1.24$		Pequeño/media					Elasticidades							
	plan	ad 1	ad 2	ad 3	<i>V</i>	<i>W</i>		plan	ad 1	ad 2	ad 3			
plan	0.50	0.02	0.43	3.22	0.05	0.52		plan	0.07	0.002	0.01	0.09	S	0.57
ad 1	0.33	0.62	0.06	0.00	0.11	0.28		ad 1	0.10	0.11	0.003	0.00	C	0.31
ad 2	0.00	0.24	0.50	0.06	0.28	0.10		ad 2	0.00	0.11	0.08	0.01	F	0.02
ad 3	0.00	0.00	0.33	0.94	0.56	0.11		ad 3	0.00	0.00	0.10	0.31	R	0.10
q_x	0.17	0.12	0.11	0.00										
<i>N</i>	40	42	18	16										
$\lambda = 0.96$		Mediano/media					Elasticidades							
	plan	ad 1	ad 2	ad 3	<i>V</i>	<i>W</i>		plan	ad 1	ad 2	ad 3			
plan	0.59	0.10	0.09	0.00	0.19	0.18		plan	0.07	0.03	0.02	0.00	S	0.65
ad 1	0.23	0.69	0.31	0.00	0.32	0.45		ad 1	0.05	0.36	0.10	0.00	C	0.18
ad 2	0.00	0.21	0.55	0.22	0.32	0.28		ad 2	0.00	0.11	0.18	0.02	F	0.14
ad 3	0.00	0.02	0.10	0.56	0.17	0.09		ad 3	0.00	0.006	0.02	0.03	R	0.03
q_x	0.18	0.04	0.03	0.22										
<i>N</i>	22	48	29	18										

Período 2001-2														
$\lambda = 1.22$		Grande/media					Elasticidades							
	plan	ad 1	ad 2	ad 3	V	W		plan	ad 1	ad 2	ad 3			
plan	0.29	0.00	0.50	4.01	0.06	0.43		plan	0.04	0.00	0.02	0.10	S	0.49
ad 1	0.47	0.61	0.04	0.06	0.11	0.34		ad 1	0.13	0.13	0.003	0.003	C	0.37
ad 2	0.00	0.27	0.55	0.06	0.26	0.15		ad 2	0.00	0.13	0.12	0.006	F	0.01
ad 3	0.00	0.00	0.25	0.78	0.57	0.08		ad 3	0.00	0.00	0.11	0.20	R	0.13
q_x	0.23	0.12	0.12	0.11										
N	17	59	56	18										
$\lambda = 1.16$		Pequeño/alta					Elasticidades							
	plan	ad 1	ad 2	ad 3	V	W		plan	ad 1	ad 2	ad 3			
plan	0.65	0.02	1.14	2.95	0.06	0.69		plan	0.16	0.001	0.04	0.09	S	0.51
ad 1	0.13	0.49	0.04	0	0.18	0.14		ad 1	0.11	0.08	0.004	0.00	C	0.34
ad 2	0.01	0.34	0.46	0.06	0.35	0.09		ad 2	0.02	0.11	0.10	0.01	F	0.02
ad 3	0.00	0.00	0.41	0.73	0.42	0.08		ad 3	0.00	0.00	0.10	0.17	R	0.13
q_x	0.21	0.15	0.09	0.19										
N	68	64	54	51										
$\lambda = 1.16$		Mediano/alto					Elasticidades							
	plan	ad 1	ad 2	ad 3	V	W		plan	ad 1	ad 2	ad 3			
plan	0.49	0.06	0.02	3.63	0.05	0.46		plan	0.07	0.007	5E ⁻⁴	0.09	S	0.61
ad 1	0.36	0.70	0.03	0.00	0.08	0.37		ad 1	0.10	0.15	0.002	0.00	C	0.29
ad 2	0.00	0.13	0.60	0.04	0.27	0.09		ad 2	0.00	0.09	0.11	0.006	F	0.01
ad 3	0.00	0.00	0.25	0.86	0.60	0.08		ad 3	0.00	0.00	0.10	0.28	R	0.09
q_x	0.14	0.13	0.10	0.08										
N	85	138	60	50										
$\lambda = 1.01$		Grande/alto					Elasticidades							
	plan	ad 1	ad 2	ad 3	V	W		plan	ad 1	ad 2	ad 3			
plan	0.48	0.15	0.17	0.86	0.11	0.32		plan	0.09	0.03	0.02	0.04	S	0.65
ad 1	0.30	0.67	0.11	0.00	0.17	0.36		ad 1	0.08	0.20	0.02	0.00	C	0.22
ad 2	0.03	0.16	0.69	0.08	0.26	0.23		ad 2	0.01	0.07	0.21	0.01	F	0.05
ad 3	0.00	0.00	0.10	0.75	0.46	0.09		ad 3	0.00	0.00	0.05	0.15	R	0.08
q_x	0.18	0.11	0.07	0.17										
N	33	63	71	84										
Período 2002-3														
$\lambda = 0.77$		Pequeño/baja					Elasticidades							
	plan	ad 1	ad 2	ad 3	V	W		plan	ad 1	ad 2	ad 3			
plan	0.27	0.04	0.00	0.00	0.46	0.01		plan	0.09	0.01	0.02	0.08	S	0.67
ad 1	0.60	0.56	0.13	0.00	0.37	0.20		ad 1	0.10	0.14	0.01	0.001	C	0.16
ad 2	0.07	0.37	0.50	0.00	0.17	0.27		ad 2	0.006	0.10	0.11	0.01	F	0.16
ad 3	0.00	0.00	0.38	0.57	7E ⁻⁵	0.51		ad 3	0	0.001	0.09	0.21	R	0.00
q_x	0.07	0.04	0.00	0.43										
N	15	27	8	7										

Período 2002-3														
$\lambda = 1.08$		Mediano/baja					Elasticidades							
	plan	ad 1	ad 2	ad 3	V	W		plan	ad 1	ad 2	ad 3			
plan	0.45	0.05	0.00	0.72	0.13	0.23		plan	0.05	0.008	0.00	0.07	S	0.60
ad 1	0.45	0.77	0.00	0.00	0.18	0.34		ad 1	0.08	0.19	0.00	0.00	C	0.27
ad 2	0.00	0.18	0.63	0.28	0.28	0.25		ad 2	0.00	0.07	0.17	0.06	F	0.06
ad 3	0.00	0.00	0.31	0.67	0.41	0.18		ad 3	0.00	0.00	0.12	0.20	R	0.07
q_x	0.09	0.00	0.06	0.06										
N	11	22	16	18										
$\lambda = 1.00$		Grande/baja					Elasticidades							
	plan	ad 1	ad 2	ad 3	V	W		plan	ad 1	ad 2	ad 3			
plan	0.56	0.07	0.00	0.41	0.09	0.29		plan	0.06	0.008	0.00	0.04	S	0.72
ad 1	0.22	0.71	0.17	0.00	0.17	0.31		ad 1	0.05	0.16	0.02	0	C	0.18
ad 2	0.00	0.14	0.50	0.12	0.30	0.15		ad 2	0.00	0.06	0.10	0.04	F	0.07
ad 3	0.00	0.00	0.28	0.84	0.44	0.26		ad 3	0.00	0.00	0.08	0.40	R	0.04
q_x	0.22	0.07	0.06	0.04										
N	9	14	18	25										
$\lambda = 1.08$		Pequeño/media					Elasticidades							
	plan	ad 1	ad 2	ad 3	V	W		plan	ad 1	ad 2	ad 3			
plan	0.51	0.013	0.00	4.32	0.04	0.62		plan	0.09	0.008	0.00	0.10	S	0.65
ad 1	0.12	0.69	0.00	0.03	0.15	0.20		ad 1	0.09	0.16	0.00	0.003	C	0.25
ad 2	0.02	0.12	0.71	0.06	0.20	0.11		ad 2	0.02	0.04	0.12	0.007	F	0.00
ad 3	0.00	0.05	0.13	0.77	0.61	0.08		ad 3	0.00	0.04	0.06	0.27	R	0.10
q_x	0.35	0.07	0.17	0.13										
N	49	42	24	31										
$\lambda = 1.03$		Mediano/media					Elasticidades							
	plan	ad 1	ad 2	ad 3	V	W		plan	ad 1	ad 2	ad 3			
plan	0.40	0.07	0.09	0.18	0.18	0.14		plan	0.04	0.02	0.02	0.03	S	0.66
ad 1	0.47	0.69	0.07	0.07	0.24	0.30		ad 1	0.06	0.19	0.02	0.01	C	0.21
ad 2	0.00	0.29	0.67	0.14	0.24	0.33		ad 2	0.00	0.08	0.20	0.03	F	0.07
ad 3	0.00	0.00	0.17	0.79	0.34	0.22		ad 3	0.00	0.00	0.07	0.23	R	0.06
q_x	0.13	0.00	0.10	0.00										
N	15	48	30	14										
$\lambda = 1.09$		Grande/media					Elasticidades							
	plan	ad 1	ad 2	ad 3	V	W		plan	ad 1	ad 2	ad 3			
plan	0.33	0.05	0.41	2.48	0.06	0.34		plan	0.04	0.007	0.03	0.05	S	0.66
ad 1	0.33	0.77	0.08	0.00	0.13	0.39		ad 1	0.09	0.23	0.01	0.00	C	0.24
ad 2	0.00	0.17	0.74	0.11	0.23	0.21		ad 2	0.00	0.09	0.21	0.009	F	0.02
ad 3	0.00	0.00	0.08	0.82	0.59	0.06		ad 3	0.00	0.00	0.06	0.18	R	0.09
q_x	0.33	0.06	0.10	0.07										
N	6	47	50	28										

Período 2002-3														
$\lambda = 1.19$		Pequeño/alta					Elasticidades							
	plan	ad 1	ad 2	ad 3	V	W			plan	ad 1	ad 2	ad 3		
plan	0.42	0.11	0.20	3.82	0.05	0.51		plan	0.06	0.009	0.007	0.10	S	0.58
ad 1	0.31	0.60	0.04	0.02	0.11	0.28		ad 1	0.10	0.11	0.003	0.001	C	0.29
ad 2	0.02	0.19	0.65	0.05	0.23	0.12		ad 2	0.01	0.07	0.11	0.006	F	0.01
ad 3	0.00	0.02	0.18	0.88	0.62	0.09		ad 3	0.00	0.03	0.08	0.30	R	0.11
q_x	0.25	0.14	0.14	0.05										
N	55	42	41	60										
$\lambda = 1.23$		Mediano/alta					Elasticidades							
	plan	ad 1	ad 2	ad 3	V	W			plan	ad 1	ad 2	ad 3		
plan	0.38	0.04	0.13	4.41	0.05	0.47		plan	0.05	0.004	0.005	0.11	S	0.58
ad 1	0.38	0.62	0.09	0.07	0.10	0.31		ad 1	0.11	0.12	0.007	0.003	C	0.29
ad 2	0.02	0.25	0.55	0.08	0.23	0.14		ad 2	0.01	0.11	0.10	0.009	F	0.01
ad 3	0.00	0.01	0.22	0.8	0.62	0.08		ad 3	0.00	0.009	0.11	0.25	R	0.11
q_x	0.23	0.08	0.14	0.02										
N	61	130	48	49										
$\lambda = 1.06$		Grande/alta					Elasticidades							
	plan	ad 1	ad 2	ad 3	V	W			plan	ad 1	ad 2	ad 3		
plan	0.41	0.15	0.04	1.19	0.08	0.37		plan	0.06	0.02	0.002	0.07	S	0.52
ad 1	0.33	0.60	0.11	0.00	0.15	0.31		ad 1	0.09	0.13	0.01	0.00	C	0.34
ad 2	0.00	0.17	0.62	0.10	0.28	0.16		ad 2	0.00	0.07	0.13	0.02	F	0.02
ad 3	0.00	0.02	0.22	0.81	0.49	0.16		ad 3	0.00	0.01	0.08	0.30	R	0.11
q_x	0.26	0.14	0.06	0.09										
N	23	63	65	69										

Capítulo V. Demografía de *Prosopis laevigata*, principal hospedero de *Tillandsia recurvata*.

Introducción

La permanencia espacio-temporal de las metapoblaciones depende, entre otras cosas, de la disponibilidad de parches ocupables (Hanski 1999). A su vez, los parches ocupables que permiten el establecimiento de una metapoblación frecuentemente presentan una dinámica de aparición-desaparición en el paisaje. Lo anterior se presenta en las islas de vegetación que constituyen los parches habitables de ciertas especies de mariposas, como *Melitaea cinxia* (Hanski 1994a, b y c; Hanski 1999). Para otras especies, los parches ocupables son los claros que se forman en el dosel de los bosques originados por la caída de ramas o árboles, que permiten el establecimiento de poblaciones de especies herbáceas o arbustivas que crecen en el sotobosque de estos ecosistemas (Horvitz y Schemske 1986; Álvarez-Buylla y García-Barrios 1991; Cipollini *et al.* 1993; Valverde y Silvertown 1997a). En estos ecosistemas, los claros se van cerrando paulatinamente a la vez que otros se forman por nuevas perturbaciones, dando lugar a un sistema dinámico de aparición y desaparición de parches ocupables.

Tillandsia recurvata es una epífita que forma poblaciones locales sobre árboles y arbustos de zonas semiáridas, dando lugar a metapoblaciones. Estos árboles y arbustos constituyen su hábitat (parches colonizables), los cuales en sí mismos presentan su propia dinámica, pues nuevos individuos de estos árboles y arbustos aparecen en el paisaje (i.e., nacen) mientras que otros desaparecen, por ejemplo, a causa de muerte natural, tala o ramoneo por el ganado. Además, los individuos existentes van cambiando de tamaño y forma conforme van creciendo, y a la larga mueren. Estos fenómenos corresponden a la dinámica de las poblaciones de árboles y arbustos. Al igual que en otras metapoblaciones, el hábitat es espacial y temporalmente cambiante (Horvitz y Schemske 1986; Valverde y Silvertown 1997a) y tal dinámica puede ser descrita a través del análisis demográfico de los árboles y arbustos. En este capítulo se presentan los resultados de un análisis demográfico para una población de *Prosopis laevigata* (Humboldt y Bonpland ex Willd.), M.C. Johnst., que es el principal hospedero de *T. recurvata* en la región de Zapotitlán Salinas, en el Valle de Tehuacán (Bernal *et al.* 2005).

A la fecha existen pocos trabajos que describen el comportamiento demográfico de árboles y arbustos de zonas áridas y semiáridas (Golubov *et al.* 1999; Jiménez-Lobato y Valverde 2005). Muchos de estos árboles y arbustos son especies que pertenecen a la familia Leguminosae, que presentan asociaciones simbióticas con microorganismos que les permiten fijar nitrógeno atmosférico (García-Moya y McKell 1970; Stutz *et al.* 2002). Esta característica, en conjunto con sus sistemas radiculares extendidos y

profundos y su amplia tolerancia a altos niveles de insolación y aridez durante fases tempranas del crecimiento (Grime *et al.* 1981; Evenari 1985; Noy-Meir 1985; Nobel y Franco 1989; Challenger 1995; Pugnaire *et al.* 1996a, 1996b; Wilson y Witkowsky 1998; Teketay 1998), les permiten ocupar estos ambientes extremos. En estudios demográficos realizados con *Prosopis glandulosa* y *Acacia bilimekii* se ha visto que las plántulas pueden establecerse en condiciones de alta exposición a la radiación solar, la reproducción se da de manera sincrónica, la mortalidad de adultos es muy reducida y existe la posibilidad de propagación vegetativa por medio de ramets (Golubov *et al.* 1999; Jiménez-Lobato y Valverde 2005). Estas características demográficas confieren a estas poblaciones la capacidad de colonizar ambientes abiertos, constituyéndose en especies pioneras que, en ocasiones, han sido descritas incluso como invasoras (Humphrey y Mehrloff 1958; Hastings y Turner 1965; Martin y Turner 1977; McAuliffe 1984; Smith y Goodman 1987; Nobel y Franco 1989; Gibbens *et al.* 1992; Fagg y Steward 1994; Pugnaire *et al.* 1996a, 1996b; Golubov *et al.* 1999).

En las regiones semiáridas de México, las especies leñosas forman parte fundamental en la composición y estructuración de las comunidades vegetales, pues fungen como plantas nodrizas de un gran número de especies suculentas que se establecen bajo su sombra (García Moya y Mckell 1970; Valiente-Banuet *et al.* 1991; Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Barnes y Archer 1996; Mandujano *et al.* 2001). Estas suculentas, a su vez, son elementos fisonómicos característicos de diferentes tipos de vegetación que se presentan en los paisajes semiáridos del país. Las nodrizas, entonces, son especies clave de las cuales depende una serie de procesos comunitarios y ecosistémicos. Así, el conocimiento sobre la demografía de *P. laevigata* contribuirá, por un lado, a la evaluación de la dinámica metapoblacional de *T. recurvata*, al brindar información sobre la tasa de aparición/desaparición de sus parches colonizables en un contexto metapoblacional; por otro lado, este estudio demográfico permitirá también una mejor comprensión de la dinámica de comunidades semiáridas, brindando elementos sobre el comportamiento de una de sus especies clave. El análisis demográfico de la población de *P. laevigata* que aquí se presenta se realizó utilizando matrices tipo Lefkovich en las que se incorporó información sobre el crecimiento, la supervivencia y la reproducción de los individuos a lo largo de un período de dos años.

Métodos

a) *La especie en estudio: Prosopis laevigata*

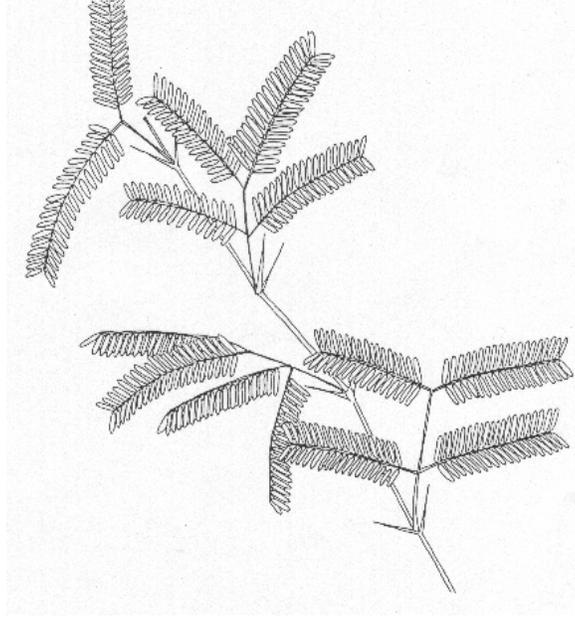
El género *Prosopis* es uno de los más antiguos de la familia Leguminosae, subfamilia Mimosoidae (Burkart 1976a, 1976b; Rzedowski 1994). Se trata de un género pantropical con 44 especies que se distribuyen en las zonas áridas, semiáridas y sub-húmedas de Asia, América y África (Burkart 1976a, 1976b). Sudamérica es la región que presenta el mayor número de especies de *Prosopis*, con cerca de 35, y

se considera el centro de origen del género. En Norteamérica se han identificado nueve especies, todas presentes en el territorio mexicano, entre las que destacan *P. glandulosa*, *P. juliflora*, *P. velutina*, *P. articulata* y *P. laevigata* (Gómez *et al.* 1970; Burkart 1976a,b; Rzedowski 1994).

Prosopis laevigata es el mezquite nativo y típico del centro y sur de México (Palacios 1998). Estos mezquites son arbustos espinosos de 2 a 3 m de altura, aunque llegan a presentarse como árboles de 6 a 7 m de altura; rara vez muestran un fuste recto y con frecuencia tienen varios troncos principales. Esta especie presenta follaje escasamente pubescente a glabro de color verde oscuro; posee de 1 a 2 pares de pinnas, cada una de 2 a 3 cm de largo y 12 a 18 pares de foliolos de 3 a 5 mm de largo), de forma elíptica u oblonga y espinas de origen axilar ((Johnston 1963- Figura V.1). Las pinas se disponen usualmente en un solo par, pero se pueden presentar en dos (Gómez *et al.* 1970). En la región de Tehuacán, *P. laevigata* muestra un período marcado de producción de hojas antes de la temporada lluviosa, esto es, entre marzo y abril (Pavón y Briones 2001); es una especie perenne que posee un sistema de raíces profundo, por lo que es considerada resistente a la sequía, capaz de utilizar el agua almacenada en sus tejidos o en las capas profundas del suelo (Crosswhite y Crosswhite 1984; Canadell *et al.* 1996; Pavón y Briones 2001).

Las flores de *P. laevigata* se encuentran agrupadas en inflorescencias en forma de espiga (Figura V.1); éstas son pequeñas y producen néctar y aroma agradables, son bisexuales, actinomorfas con dehiscencia por ranura longitudinal y con una glándula anteral decídua. *P. laevigata* es una planta alógama y con protoginia (*i.e.* en una flor, madura primero el estigma y posteriormente los estambres - Gómez *et al.* 1970). El fruto es una vaina alargada, recta, o a veces curva y espiralada, algo articulada, indehisciente y glabra, de color amarillento a café claro, que mide hasta 17 cm de largo (Burkart 1976a y b; Ffolliot y Thames 1983 - Figura V.1). La floración tiene lugar durante la primavera, antes de la temporada lluviosa (Pavón y Briones 2001). La dispersión de semillas ocurre en el mes de mayo (Arriaga 1991). Las semillas germinan durante el período de lluvias, entre junio y septiembre. Las semillas de *P. laevigata* frecuentemente son atacadas por hormigas, roedores y coléopteros de las familias Bruchidae y Curculionidae y en menor grado por aves (Armella 1990). En la región de Zapotitlán Salinas hasta el 50% de las semillas de *P. laevigata* son atacadas por insectos, estando aún dentro del fruto (observación personal). Los frutos maduros pueden ser ingeridos por burros y cabras, facilitando así la liberación, escarificación y dispersión de las semillas (Gómez *et al.* 1970; Sánchez de la Vega 2005).

a)



b)



Figura V.1 a) Detalle de las hojas de *Prosopis laevigata* (dibujo: Biól. Eduardo Estrada). b) En primer plano, arboles de *P. laevigata* en la región de Zapotitlán Salinas, Pue.

b) *Métodos de campo*

Este estudio se llevó cabo en la región de Tehuacan-Cuicatlán, cerca del poblado de Zapotitlán Salinas (para detalles del área de estudio ver sección “Zona de estudio” del Capítulo II). La población de *P. laevigata* se estudió en una parcela de 1 ha (100 × 100 m), ubicada a 14 km al sur de Zapotitlán Salinas, sobre la carretera Tehuacán-Huajuapán. En esta parcela, se marcaron un total de 124 individuos de *P. laevigata* de diferentes categorías de tamaño.

i) *Construcción de las matrices de proyección poblacional* - Con la finalidad de construir las matrices de proyección poblacional, se siguieron los 124 individuos presentes en la hectárea de trabajo durante dos años. A cada árbol se le midió la cobertura de la copa (r_2 diámetro mayor y su r_1 diámetro transversal) y la altura (h) en mayo de 2001, 2002 y 2003. Con estos datos se calculó el volumen de cada individuo aproximándolo a la forma de un cono invertido (Figura V.2 – Pugnaire *et al.* 1996; Golubov *et al.* 1999; Jiménez-Lobato 2003).

Se construyeron dos matrices de Lefkovitch de dimensión 5×5 correspondientes a cada período anual (*i.e.* 2001-2002 y 2002-2003), para lo cual se hizo una categorización de los individuos de *Prosopis* con base en su volumen (m^3 , Tabla V.1).

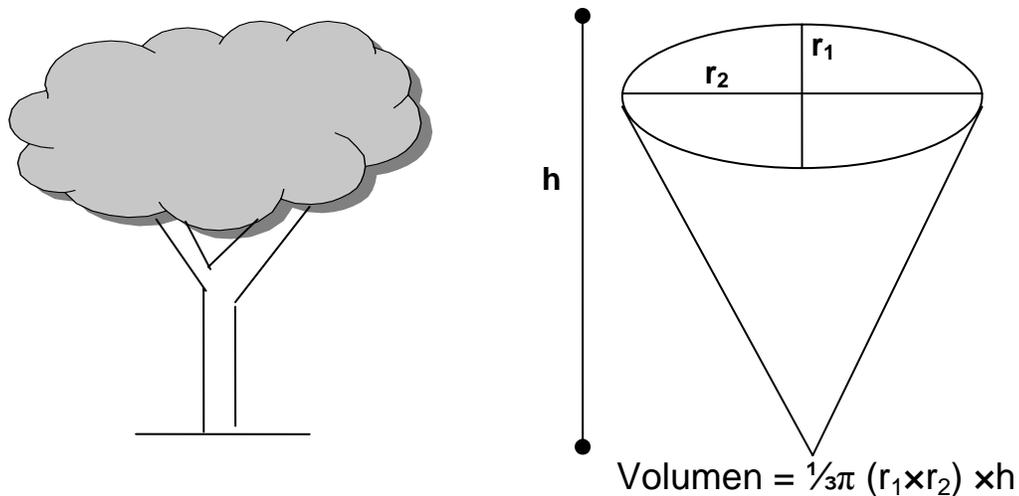


Figura V.2. Esquema de un árbol de *Prosopis laevigata* indicando las diversas medidas a partir de las cuales se calculó su volumen. Ya que los árboles presentan una copa de forma elipsoidal, se utilizó la fórmula de un cono elipsoidal (que se muestra a la derecha del dibujo) para calcular su volumen; r_1 y r_2 corresponden a los semiejes menor y mayor respectivamente y h es la altura.

Tabla V.1. Categorías de tamaño utilizadas para el análisis demográfico de *Prosopis laevigata*, determinadas con base en el volumen (m³) de los individuos.

Categorías de tamaño	volumen (m ³)
0	0.01 - 0.4
1	0.41 - 1.5
2	1.5 - 3
3	3.01 - 7
4	> 7

Puesto que el modelo matricial construido en este capítulo tenía tanto la intención de conocer la dinámica poblacional de *P. laevigata* en sí misma, como la de proporcionar una base para la construcción del modelo de dinámica de parches de *T. recurvata*, la clasificación de las categorías de tamaño de los individuos de *P. laevigata* tomó en cuenta ambos criterios. En particular, en la categoría 0 se incluyeron únicamente los individuos de un tamaño en el que no se ha observado la presencia de *T. recurvata* y en los que tampoco se observó la producción de flores o frutos. Los individuos más pequeños de *P. laevigata* que se observaron reproduciéndose tenían un volumen apenas por encima de 0.4 m³.

Las probabilidades de transición entre categorías se calcularon de acuerdo a la proporción de individuos de cada categoría que siguieron diferentes destinos: disminuir a una categoría más pequeña (retrogresión), quedarse en la misma categoría (permanencia), crecer hacia categorías más grandes o morir (transición), de un año al siguiente. En la figura V.3 se presenta la gráfica del ciclo de vida de *P. laevigata* y en la Tabla V.2 se muestra la matriz de transiciones correspondiente. La entrada señalada como S_{44} (permanencia de los adultos 4) en este caso tuvo un valor de 1, pues no se observó la muerte de ningún individuo de esa categoría. Esto pudo estar relacionado con que el período de estudio fue relativamente corto; así, para evitar la incorporación de “individuos inmortales” en el análisis, se le dio a esa entrada un valor de 0.999, suponiendo que uno de cada mil individuos de esa categoría mueren en un año.

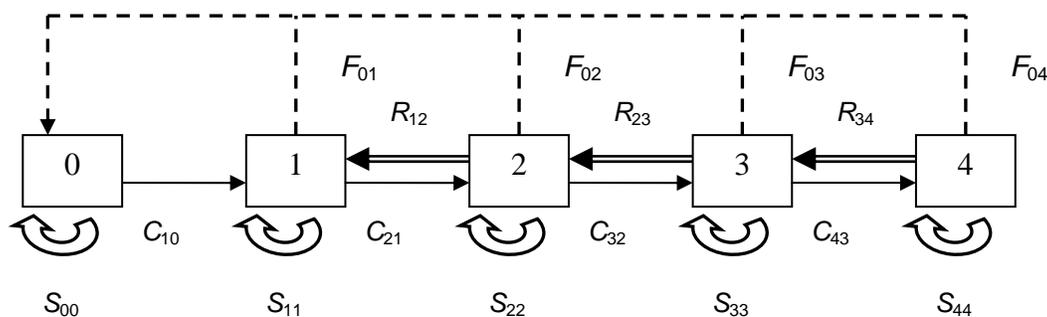


Figura V.3. Gráfica del ciclo de vida de *Prosopis laevigata*. El crecimiento (C) es la probabilidad de que los individuos pertenecientes a cada categoría pasen a otra categoría mayor. La permanencia (S) se refiere a la probabilidad de permanecer en la misma categoría de un año al año siguiente. R es la retrogresión a categorías de menor tamaño y F representa la fecundidad, en este caso en términos del número de plántulas producidas por un individuo promedio de cada categoría.

Tabla V.2. Matriz de tipo Lefkovitch correspondiente a la gráfica del ciclo de vida de la Figura V.2, mostrando las probabilidades de transición, C_{ij} , permanencia, S_{ij} , retrogresión, R_{ij} y los valores de fecundidad F_{ij} .

		Categoría en t				
		0	1	2	3	4
Categoría en $t+1$	0	S_{00}	F_{01}	F_{02}	F_{03}	F_{04}
	1	G_{10}	S_{11}	R_{12}	R_{13}	R_{14}
	2	0	G_{21}	S_{22}	R_{23}	R_{24}
	3	0	0	G_{32}	S_{33}	R_{34}
	4	0	0	0	G_{43}	S_{44}

Las entradas de fecundidad para los períodos 2001-02 y 2002-03 se calcularon con base en el método mecanicista, el cual considera el esfuerzo reproductivo de los individuos de cada categoría y la emergencia de plántulas en condiciones naturales (Menges 1990; para detalles ver el Capítulo IV, sección de Métodos). Para tal efecto, se calculó el esfuerzo reproductivo con base en una estimación del número de semillas sanas producidas por individuo en cada período (las semillas sanas eran las que no estaban

parasitadas por insectos), así como datos de germinación, supervivencia y establecimiento de plántulas en el campo, como se indica a continuación.

El número promedio de semillas producidas por individuo, se estimó determinando: **i)** el número de semillas sanas en 50 vainas colectadas al azar en una zona aledaña a la zona de estudio en mayo de 2002 y otras 50 colectadas en mayo de 2003 y, **ii)** realizando una estimación del número de vainas producidas por cada individuo dentro de la hectárea de muestreo durante la temporada reproductiva de cada año. De estos datos se obtuvo una estimación del esfuerzo reproductivo proporcional por categoría de tamaño. Después, se obtuvieron los datos del reclutamiento de plántulas en condiciones naturales, en un área de 20 × 20 m dentro de la hectárea de trabajo en octubre de 2003. El número de plántulas observadas en el área de 20 × 20 m se extrapola al resto de la hectárea, ponderando el número esperado de plántulas en cada área de 20 × 20 según el número de adultos reproductivos presentes. De esta forma, se estimó que el número promedio de plántulas emergidas en toda la hectárea al final de la temporada de lluvias de 2003 fue de 267. De estas plántulas, se estimó que sólo el 0.7% sobreviviría hasta mayo del año siguiente, que fue el mes en el que se realizaron las estimaciones de la fecundidad de la población de *P. laevigata*. Este porcentaje de supervivencia se obtuvo a partir de experimentos de germinación de semillas y establecimiento de plántulas en el campo (ver más adelante). El resultado fue una estimación de 1.76 plántulas sobrevivientes a mayo del siguiente año en toda la hectárea, provenientes de las 267 plántulas que se estima estuvieron presentes en octubre de 2003. Estas 1.76 plántulas establecidas se asignaron a cada una de las categorías reproductivas de acuerdo con su esfuerzo reproductivo proporcional, para obtener las entradas correspondientes de la matriz de proyección poblacional del período 2001-2 (Tabla V.3). Los datos de germinación y supervivencia de plántulas obtenidos para el período anual 2002-3 se utilizaron para calcular las entradas de la matriz del período anual 2001-2, utilizando los datos del número de frutos producidos por individuo en el año 2001.

ii) Experimento de germinación y establecimiento de plántulas - En 2002 se llevó a cabo un experimento de germinación en condiciones naturales, con la finalidad de estimar la probabilidad de germinación y supervivencia de plántulas desde la temporada de lluvias de un año hasta mayo del siguiente año, con el objeto de construir las entradas de fecundidad de las matrices de Lefkovitch, así como de ahondar en la biología de esta especie. Para tal efecto se colectaron frutos maduros de *P. laevigata* en mayo de ese mismo año, en una zona aledaña a la zona de estudio. Los frutos se dejaron secar a temperatura ambiente y las semillas se extrajeron, retirando el exocarpo que es de tipo coriáceo, el mesocarpo o capa dulce y el endocarpo, que es una capa firmemente adherida a las semillas, que se desprende mecánicamente (Cervantes 1996).

Tabla V.3. Cálculo de las entradas de fecundidad, utilizando el enfoque mecanicista, para la población de *Prosopis laevigata* (período anual 2001-2002).

	Categorías de tamaño			
	1	2	3	4
No. estimado de frutos producidos por categoría en 2001 (n = 2341)	178	278	1036	899
No. estimado de semillas (semillas sanas /fruto = 7) (n = 16737)	1246	1946	7252	6293
Esfuerzo reproductivo proporcional	0.074	0.116	0.433	0.375
No. de individuos por categoría	34	22	30	21
Plántulas por individuo emergiendo en 2002 (267 plántulas × 0.0066 = 1.76)	0.003	0.009	0.025	0.031

A principios de julio de 2002 se colocaron 30 semillas sin escarificar, enterradas superficialmente en el suelo, rodeadas por cilindros abiertos de malla de acero (con un apertura de *ca.* 5 × 5 mm), en seis sitios diferentes elegidos al azar, tres bajo la copa de un árbol (*P. laevigata*, *Cercidium praecox* y *Acacia bilimekii*) y tres en sitios expuestos. Los sitios expuestos estuvieron alejados aproximadamente un metro de la copa de un árbol. En cada sitio se colocaron cinco de estos cilindros, con 30 semillas cada uno (lo que da un total de 180 semillas), en seis sitios, tres expuestos y tres bajo nodriza. En total se colocaron 900 semillas (30 semillas por cilindro × 5 cilindros × 6 sitios, 3 para cada condición – expuesto y bajo nodriza). El destino de las semillas y de las plántulas resultantes se siguió mensualmente hasta mayo del año 2003 (un total de 10 meses). Al cabo de este tiempo se estima que ya no se observaría la germinación subsiguiente de semillas; la supervivencia de las plántulas se siguió hasta el momento en el que se llevó a cabo el censo poblacional, es decir, se siguió el experimento durante el tiempo necesario como para poder calcular probabilidades de supervivencia de plántulas de un año al siguiente.

Las diferencias entre los porcentajes de germinación obtenidos en lugares expuestos y bajo nodrizas se evaluaron mediante un análisis de varianza, en el que la variable de respuesta fue previamente transformada a arcoseno (Sokhal y Rholf 1995). Este análisis se realizó utilizando el Software Statistica (StatSoft 1999).

iii) *Métodos matriciales* - Las matrices de Lefkovich obtenidas como se describió anteriormente se multiplicaron por un vector en el que se incorporó el número de individuos en cada categoría en el tiempo inicial de muestreo (t) para obtener el número de individuos en las mismas categorías en el tiempo $t+1$:

$$n_{t+1} = An_t$$

donde n_t es un vector que contiene el número de individuos en cada categoría en el tiempo t , A es la matriz de transiciones y n_{t+1} es un vector con el número de individuos en cada categoría al año siguiente (Caswell 2001). Esta operación fue repetida varias veces hasta obtener el vector de la estructura estable de tamaños y la tasa finita de crecimiento poblacional (λ). Se repitió el mismo procedimiento, pero con la matriz transpuesta, para obtener el vector de valores reproductivos específicos de cada categoría. Para analizar la diferencia entre la estructura estable de edades y la estructura poblacional observada, se realizó una prueba de χ^2 , utilizando el Software Statistica (StatSoft 1999). Los intervalos de confianza (al 95%) de la tasa finita de crecimiento poblacional fueron calculados utilizando una técnica de tipo Montecarlo, según lo recomendado por Álvarez-Buylla y Slatkin (1991, 1993, 1994), a través de un programa de cómputo desarrollado por Arellano y Aguirre (2002).

iv) *Análisis de elasticidad* - Después de obtener las matrices de proyección poblacional, se obtuvieron las matrices de elasticidad en las que cada entrada se calculó de la siguiente forma:

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

donde s_{ij} es la sensibilidad de λ a cambios absolutos en las a_{ij} (calculadas como $s_{ij} = v_i w_j / \langle V, W \rangle$, en donde V y W son los eigenvectores izquierdo y derecho, respectivamente, y v y w son sus elementos – Caswell 2001). La elasticidad evalúa la sensibilidad relativa de λ a cambios relativos en las a_{ij} (de Kroon et al. 1986; Caswell 2001). A partir de las matrices de elasticidad pudo evaluarse la importancia relativa de cada entrada de las matrices de proyección con respecto a su influencia sobre λ , es decir, la contribución de cada entrada de la matriz a la tasa de crecimiento poblacional (de Kroon et al. 1986). Finalmente, las e_{ij} se sumaron por componente demográfico, S = permanencia, C = crecimiento, F = fecundidad y R = retrogresión, para evaluar la importancia relativa de cada uno de ellos para la dinámica de la población (Silvertown et al. 1993).

Resultados

i) *Germinación y supervivencia de plántulas* - El porcentaje de germinación, evaluado globalmente, fue de 3.2% (i.e. 29 semillas germinadas de un total de 900). Las semillas colocadas en los sitios expuestos germinaron en mayor proporción (24 semillas, 5.3%) comparadas con aquellas que se encontraban bajo la sombra de alguna nodriza (cinco semillas, 1.1%). Estos porcentajes difieren significativamente entre ellos ($F = 6.18$, $g.l = 1, 28$, $P = 0.0192$).

Hasta el mes de noviembre de 2002 sobrevivieron tres plántulas, a partir de cinco semillas que germinaron bajo la sombra de las nodrizas (60% de supervivencia), y 23 de 24 semillas germinadas en sitios expuestos (95.8% de supervivencia); la diferencia entre estos porcentajes de supervivencia fue significativa ($F = 7.96$, $g.l = 1, 28$; $P = 0.009$). De éstas, únicamente seis, todas del tratamiento de alta exposición a la radiación solar, lograron sobrevivir hasta mayo de 2003. De aquí se estimó que sólo el 0.67% de las semillas que caen al suelo, emergen y sobreviven como plántulas al cabo de un año (i.e. 6 a partir de un total de 900).

ii) *Estructura poblacional* - La estructura observada de la población de *P. laevigata* estuvo dominada por individuos de la categoría 1 en 2001-2, y de la categoría 3 en 2002-3 (Figura V.4). La abundancia relativa de individuos de la categoría 0 (i.e. juveniles no ocupados por *T. recurvata*) fue baja en comparación con la de las demás categorías. Para analizar en mayor detalle la estructura de tamaños de la categoría 0, se hizo una sub-categorización de estos individuos en cuatro sub-classes: 1) 0.001 a 0.01 m³, 2) 0.01 a 0.1 m³, 3) 0.1 a 0.4 m³. De los individuos que se observaron en la categoría 0, menos de la mitad correspondió a plántulas pequeñas, cuya edad estimamos de entre uno y dos años (Figura V.5), lo cual refleja la baja probabilidad de establecimiento de plántulas estimada según los detalles de la sección anterior.

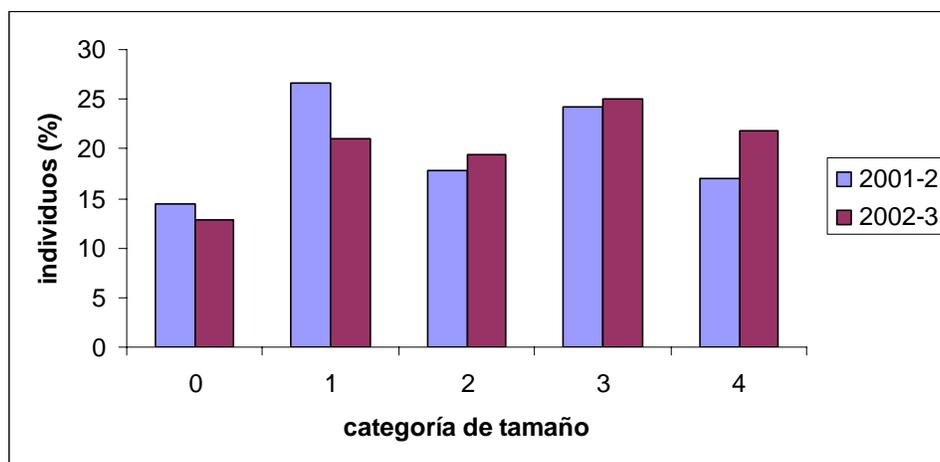


Figura V.4. Estructura poblacional observada en la población de *P. laevigata* en cada año de estudio.

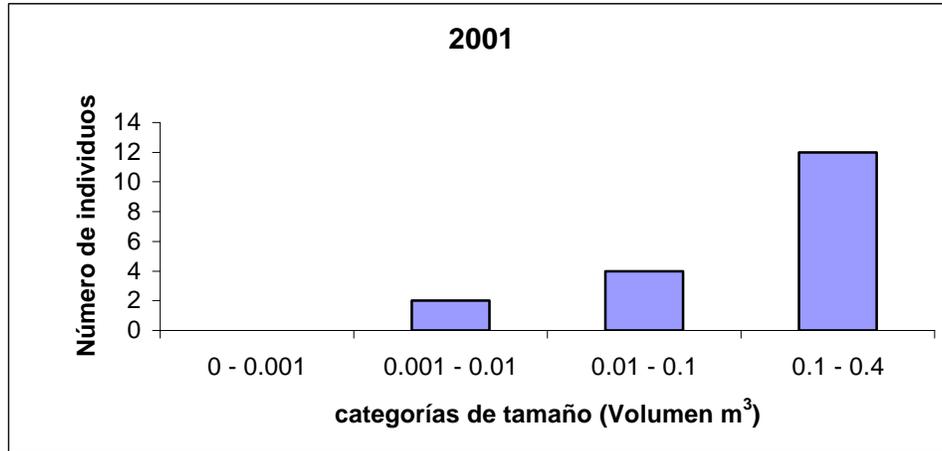


Figura V.5. Desglose en sub-clases de tamaño de la categoría cero (*i.e.* de 0 a 0.4 m³) según los datos observados en mayo de 2001. Nótese que no se observaron individuos en la sub-clase 1 (0 a 0.001 m³). Una plántula recién emergida mide *ca.* 2 cm × 2 cm de cobertura y 1 cm de altura (*i.e.* 1.04 E⁻⁰⁶ m³); no se observó ningún individuo con estas características durante el muestreo realizado en la fecha mencionada.

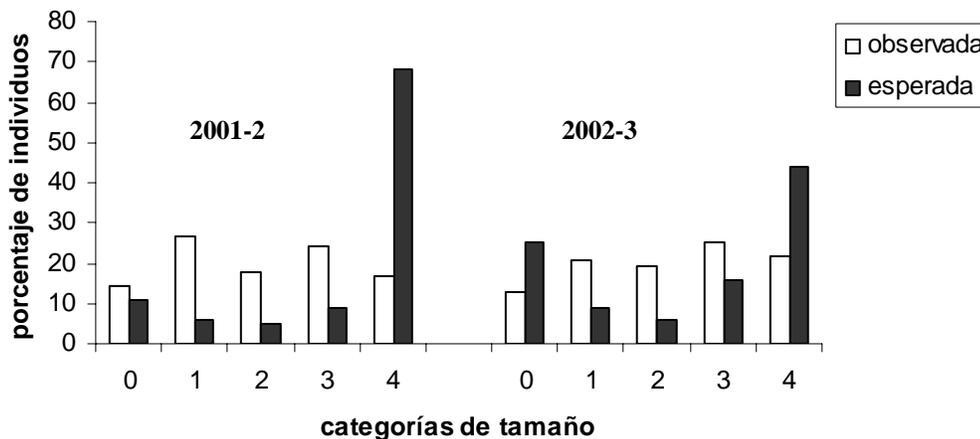


Figura V.6. Estructura poblacional observada y esperada al equilibrio para la población estudiada de *P. laevigata*, de acuerdo con el análisis de las matrices de los períodos 2001-2 y 2002-3.

La estructura poblacional observada difirió significativamente de la esperada en el equilibrio, de acuerdo a las matrices 2001-2 ($\chi^2 = 222.3$, g.l. = 4, $P < 0.001$) y 2002-3 ($\chi^2 = 89.3$, g.l. = 4, $P < 0.001$) (Figura V.6).

iii) *Matrices de proyección poblacional* – El análisis de las matrices de proyección poblacional para los períodos 2001-2- y 2002-3 muestran que, si las condiciones demográficas representadas por esas matrices se mantuvieran a través del tiempo, la población crecería a una tasa anual de entre 1 y 2% (Tabla V. 4). Sin embargo, los valores de λ no fueron significativamente distintos a la unidad, pues los intervalos de confianza fueron amplios (para el período 2001-2, $\lambda = 1.024 \pm 0.080$; y para el período 2002-3, $\lambda = 1.017 \pm 0.095$).

Tabla V.4. Matrices de proyección poblacional y de elasticidad de la población de *Prosopis laevigata* para los dos períodos estudiados. q_x = tasa de mortalidad, V = vector de los valores reproductivos, W = distribución estable de tamaños. Los valores $a_{0,1}$ de las matrices de ambos períodos tienen dos componentes: el primer valor corresponde a la probabilidad de retrogresión (0.030 para 2001-02 y 0.038 para 2002-03) y el segundo a la fecundidad (0.004 para 2001-02 y 0.003 para 2002-03).

$\lambda = 1.024 \pm 0.080$ 2001-02								$\lambda = 1.017 \pm 0.095$ 2002-03							
	0	1	2	3	4	V	W		0	1	2	3	4	V	W
0	0.778	0.030 + 0.004	0.009	0.026	0.032	0.17	0.11	0	0.937	0.038 + 0.003	0.012	0.017	0.033	0.18	0.25
1	0.167	0.727	0.000	0.000	0.000	0.19	0.06	1	0.062	0.807	0.041	0.000	0.000	0.18	0.08
2	0.056	0.242	0.636	0.000	0.000	0.20	0.05	2	0.000	0.153	0.070	0.032	0.000	0.19	0.06
3	0.000	0.000	0.364	0.800	0.000	0.21	0.09	3	0.000	0.000	0.250	0.806	0.037	0.21	0.16
4	0.000	0.000	0.000	0.200	0.999	0.22	0.68	4	0.000	0.000	0.000	0.161	0.961	0.22	0.44
q_x	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001			q_x	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000		
n	18	33	22	30	21			n	16	26	24	31	27		
Elasticidades 2001-02								Elasticidades 2002-03							
	0	1	2	3	4				0	1	2	3	4		
0	0.067	0.002	0.0004	0.002	0.017			0	0.201	0.003	0.0006	0.002	0.000		
1	0.015	0.037	0.000	0.000	0.000			1	0.013	0.060	0.002	0.000	0.000		
2	0.005	0.013	0.032	0.000	0.000			2	0.000	0.012	0.041	0.005	0.000		
3	0.000	0.000	0.02	0.077	0.000			3	0.000	0.000	0.015	0.13	0.01		
4	0.000	0.000	0.000	0.019	0.689			4	0.000	0.000	0.000	0.03	0.45		

El vector de los valores reproductivos (vector V) de la población de *Prosopis laevigata* en los dos períodos mostró que la contribución a la progenie futura es mayor por parte de los individuos que se encuentran en las categorías de tamaño mayores (Tabla V.4).

iv) *Análisis de elasticidad* - Los valores de las matrices de elasticidad fueron muy similares entre los dos períodos anuales. Los valores de elasticidad más altos correspondieron al componente demográfico de permanencia, explicando el 89% y 90% de su valor en 2001-2 y 2002-3, respectivamente. El crecimiento fue el segundo componente más importante (con 7% en ambos años), seguido de la retrogresión (2% en ambos) y por último de la fecundidad (0.002% y 3%). En la matriz con el mayor valor de λ (2001-02, $\lambda = 1.024$), la entrada que más contribuyó a la tasa de crecimiento poblacional fue la a_{44} (permanencia en la categoría de adultos 4), mientras que en el año con una menor λ (2002-3, $\lambda = 1.017$), las entradas más importantes fueron a_{00} , a_{33} y a_{44} (Tabla V.4, Figura V.7).

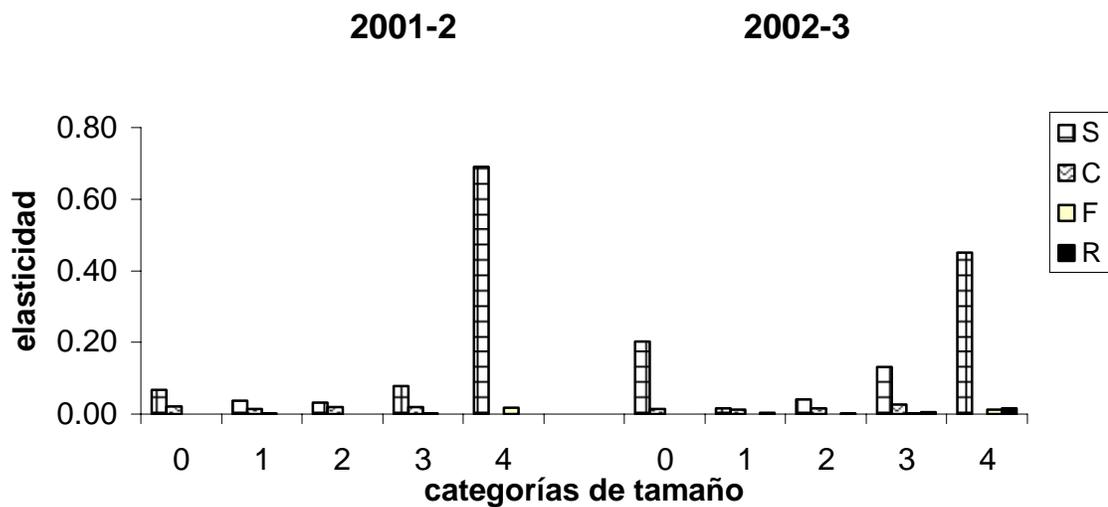


Figura V.7. Importancia relativa de los diferentes componentes demográficos en cada categoría de tamaño, en los dos períodos de estudio. S=permanencia, C=crecimiento, F=fecundidad y R =retrogresión.

Discusión

i) *Germinación* - En los experimentos de germinación en condiciones naturales, se observó un porcentaje muy bajo de germinación (menor al 4%). Este fenómeno también se ha observado en otras especies de leguminosas (Wiegand *et al.* 1999; Jiménez-Lobato y Valverde 2006). La limitante más importante para la germinación es la baja disponibilidad de agua. Las semillas de *P. laevigata* que se colocaron en el campo en el mes de julio germinaron hasta el mes de septiembre, cuando las lluvias eran más abundantes y continuas. La germinación se extendió hasta los últimos días del mes de octubre, cuando ya había terminado el período de lluvias.

Un aspecto que probablemente afectó la germinación fue el hecho de que las semillas no se escarificaron (*i.e.* no se les agujeró la testa antes de sembrarlas, como es común que se practique en leguminosas). Se ha observado que en otras especies de arbustos es común que las semillas no escarificadas presenten un bajo porcentaje de germinación (Everitt 1983, Flores y Jurado 1998). En condiciones naturales, las semillas de *P. laevigata* son escarificadas cuando pasan por el tracto digestivo de ciertos mamíferos (Simpson 1977; Brown y Archer 1990; Peinetti *et al.* 1993; Sánchez de la Vega 2005). La baja germinación observada pudo deberse a la depredación, pues la malla que se colocó alrededor de las semillas no fue diseñada para excluir a los depredadores. Se ha observado que las hormigas (*Pheidole* sp.) y algunos roedores consumen las semillas de arbustos en la zona de estudio y que la exclusión de estos depredadores aumenta significativamente el número de plántulas emergidas; sin embargo, existen evidencias de que estos depredadores no afectan la supervivencia de las plántulas (Flores *et al.* 2004). Las bajas tasas de germinación/supervivencia observadas en este experimento, reflejan que estos primeros estadios de desarrollo son altamente vulnerables, lo cual se vio reflejado en un valor bajo de probabilidad en la transición correspondiente de la matriz.

Según los resultados obtenidos en los experimentos de germinación, se observó una mayor germinación en lugares expuestos a la radiación solar que bajo nodrizas. Se esperaba que la germinación de las semillas y la supervivencia de las plántulas fuera facilitada en lugares con mayor humedad y acumulación de nutrientes, y con una menor exposición a la insolación (*e.g.* bajo nodrizas), como se ha observado en otras especies de leguminosas (García-Moya y Mckell 1970; Smith y Goodman 1987; Kenneni *et al.* 1990). Sin embargo, las semillas de *P. laevigata* germinaron en mayor proporción en sitios con alta exposición solar que bajo nodrizas. Lo mismo se observó en *Acacia bilimekii*, otra leguminosa que se distribuye en esta misma zona (Jiménez-Lobato 2003). Sin embargo, Flores y colaboradores (2004) observaron que la exposición a la radiación solar no afectó significativamente la proporción de plántulas emergidas en arbustos de zonas áridas y semiáridas, pero sí su establecimiento y supervivencia. Los altos porcentajes de germinación de las semillas de leguminosas en sitios expuestos podrían relacionarse con el efecto que los cambios drásticos de temperatura provocan en la testa de las mismas, pues las temperaturas extremas pueden romper la testa para permitir la entrada de agua al embrión (Moreno-Casasola 1985).

La supervivencia de las plántulas fue también muy baja. Menos del 21% de las semillas germinadas lograron sobrevivir como plántulas hasta mayo de 2003, todas ellas en el tratamiento de alta exposición a la radiación solar. Esto indica que las plántulas de *P. laevigata* muestran una alta resistencia ante la alta insolación, lo que seguramente les confiere ventajas, permitiéndoles explotar aquellos sitios que probablemente no son tan propicios para el establecimiento de otras especies en estos ecosistemas.

ii) *Demografía de Prosopis laevigata* - La estructura de la población de *P. laevigata* en el sitio de estudio se caracterizó por presentar un bajo número de individuos en la categoría de plántulas. Esto sugiere que el reclutamiento de plántulas es un evento poco frecuente en esta población. La sub-categorización que se hizo de la categoría 0, mostró baja frecuencia de individuos en las sub-categorías comprendidas entre los 0 y los 0.1 m³; de hecho, no se observaron plántulas recién emergidas, ni de un *ca.* año de edad. Las plántulas recién emergidas tienen aproximadamente 1.04 e⁻⁰⁶ m³ y las de un año 9.42 e⁻⁰⁶ (observación personal). Entonces, la mayoría de individuos de la categoría 0 correspondieron realmente a árboles de entre 0.1 a 0.4 m³ (*e.g.* individuos de *ca.* 1 m × 1.1 m × 1.4 de altura), que ya son árboles bien establecidos.

En esta población es frecuente encontrar individuos reproductivos de tamaño pequeño (*i.e.* de la categoría 1). Esta alta frecuencia de individuos reproductivos pequeños se presenta también en la población de *Acacia bilimekii* en la misma zona de estudio (Jiménez-Lobato 2003). Jiménez-Lobato sugiere que la alta frecuencia de individuos en esta categoría podría explicarse por eventos de reclutamiento masivo en el pasado, lo que determinaría la presencia de muchos individuos de las fases subsecuentes en años posteriores. Durante el periodo de estudio se observó una gran cantidad de frutos y semillas de *P. laevigata* en el año 2001, evento que coincidió con una época de lluvias abundantes. Esta misma respuesta se ha observado en otras especies leñosas de zonas semiáridas (Cervantes *et al.* 1998, Cervantes *et al.* 2001; Radford *et al.* 2002). Estos eventos de reproducción intensa podrían estar asociados también a un establecimiento masivo de plántulas en años favorables. Por otra parte, la alta frecuencia de árboles de la categoría 1 puede deberse también a que los individuos están sometidos a frecuentes perturbaciones, como la colecta de leña, el ramoneo y el pisoteo por parte de las cabras, lo que lleva a que permanezcan por más tiempo en categorías relativamente pequeñas.

Los resultados del análisis demográfico de la población de *P. laevigata* en Zapotitlán Salinas sugiere que la población está creciendo a una tasa de entre 1% y 2% anual. Es notorio que el crecimiento de esta población es moderado comparado con el de otras especies de *Prosopis* (en *P. glandulosa*, $\lambda = 1.29$ – Golubov *et al.* 1999), las cuales han sido consideradas como especies de rápido crecimiento, o como especies invasoras (Hastings y Turner 1965; Martin y Turner 1977; Felker *et al.* 1981; Cantú 1990; Gibbens *et al.* 1992). *Acacia bilimekii* en esta misma zona de estudio presentó valores de λ más elevados ($\lambda \approx 1.3$ – Jiménez-Lobato y Valverde 2006) que los reportados para *P. laevigata*. Es posible que *P. laevigata* presente características que limitan su crecimiento poblacional de manera intrínseca, como bajas tasas de crecimiento y establecimiento de plántulas en comparación con otras especies del mismo género o la misma familia. De hecho, *P. laevigata* se establece mejor en zonas húmedas, a la orilla de las cañadas y es poco tolerante a la sequía (Gómez *et al.* 1970). Sin embargo, nótese que la tasa de crecimiento de la población de *P. laevigata* podría ser realmente mayor que la reportada aquí, ya que no se tomó en cuenta el

posible establecimiento de nuevos individuos por propagación vegetativa, y utilizamos un valor estimado de mortalidad de 0.001 para los individuos de la categoría 4; si este valor de mortalidad fuera aun menor, el valor de λ aumentaría ligeramente (e.g., si a_{44} valiera 0.9999, en lugar de 0.999, el valor de λ subiría de 1.024 a 1.025). En la zona de estudio se observó que existen varios individuos conectados entre sí por estolones o rizomas, por lo que probablemente la propagación vegetativa es un componente importante de la demografía de esta especie.

Al igual que en otras especies de árboles y arbustos tolerantes al estrés y que habitan sitios perturbados, en la población estudiada de *P. laevigata*, el componente demográfico al que λ fue más sensible fue el de la permanencia (Silvertown *et al.* 1993, Silvertown *et al.* 1996; Golubov *et al.* 1999; Jiménez-Lobato y Valverde 2006). Los componentes de fecundidad y crecimiento influyeron poco sobre λ y la retrogresión se presentó sólo en raras ocasiones. Esto significa que, según lo propuesto por Silvertown *et al.* (1993), la población de *P. laevigata* se mantiene fundamentalmente debido a la permanencia de los individuos establecidos y no por el reclutamiento de nuevos individuos. Sin embargo, en años favorables se esperaría que la fecundidad y el crecimiento fueran los componentes que permitieran el crecimiento de la población.

iii) *Consecuencias para la dinámica metapoblacional de Tillandsia recurvata* - La baja tasa de reclutamiento de nuevos árboles de *P. laevigata* puede tener como consecuencia la baja disponibilidad de nuevos parches para el establecimiento de nuevas poblaciones locales de *T. recurvata*. De esta forma, posiblemente la persistencia de las poblaciones locales de *T. recurvata* establecidas sobre árboles grandes de *P. laevigata* sean las que estén manteniendo a la metapoblación y, por ende, los eventos de colonización de los árboles pequeños probablemente sean muy escasos, debido a su escaso reclutamiento.

Por otro lado, tal vez la persistencia de las poblaciones de *Prosopis* se debe, al menos en parte, a su capacidad de propagación vegetativa, que en la región de estudio es notoria (observación personal). Este fenómeno permitiría el crecimiento de la población a partir de los individuos ya establecidos y aseguraría el éxito de los pequeños ramets al suministrar recursos desde la planta madre a través de estructuras especializadas, como los estolones o raíces, tal y como se ha observado en otras especies de leguminosas de la región (Jiménez-Lobato 2003). Sin embargo, este aspecto no fue considerado en el análisis demográfico de este estudio, a pesar de que seguramente es preponderante en la dinámica de aparición de nuevos parches.

Como se mencionó con anterioridad, durante el seguimiento de la población de *P. laevigata* no se observó la muerte de ningún individuo establecido. La baja frecuencia de eventos de muerte en la

población de *P. laevigata* puede ser favorable para la persistencia y crecimiento de la metapoblación de *T. recurvata*, pues significa que las poblaciones de la epífita tendrían la posibilidad de permanecer por períodos prolongados de tiempo.

Las especies de *Prosopis* son utilizadas frecuentemente en algunas regiones del país (Gómez *et al.* 1970; Simpson *et al.* 1977; Galindo y García 1986; Arriaga 1991; Felker 1991; Arias 1993; Fagg y Steward 1994; Lesney y Felker 1995; Tapia 1999). En la región de Zapotitlán Salinas los árboles de *P. laevigata* se utilizan para la obtención de leña mediante la poda, aunque es poco frecuente que se corten árboles completos. La poda podría favorecer el aumento en el tamaño y la fecundidad de estos árboles (Felker 1991). Además, es común que los campesinos conserven a los individuos de *P. laevigata* para brindar sombra al ganado. Es de suponerse que, debido al bajo nivel de impacto de la explotación de esta especie, su desaparición en el paisaje sea lenta y sea un hospedero importante para el establecimiento de poblaciones de *T. recurvata*. Por lo tanto, el arreglo espacial de los forofitos y su tasa de aparición y desaparición en el ambiente son factores importantes en la permanencia y crecimiento de las metapoblaciones de epífitas anemócoras.

Por último, es importante recordar que *T. recurvata* no sólo se establece sobre las copas de *P. laevigata*, sino que otras especies de árboles y arbustos pueden ser utilizadas como parches ocupables. De esta manera, la composición específica de la comunidad de árboles, así como su estructura de tamaños, su dinámica y la distancia entre ellos, son factores que tienen el potencial de afectar a su vez la dinámica de las metapoblaciones de *T. recurvata*.

Capítulo VI. Dispersión de semillas de *Tillandsia recurvata* y su relevancia en un contexto metapoblacional.

Introducción

La capacidad de dispersión de propágulos a grandes distancias es una característica que ha evolucionado en un gran número de especies vegetales y que involucran adaptaciones morfológicas y fenológicas muy variadas (por ejemplo, la presencia de estructuras especializadas que facilitan la dispersión por viento, por animales, por agua, etc. – van der Pijl 1982; Willson 1993; van Rheede y van der Rooyen 1999). A pesar de que la dispersión de semillas frecuentemente representa altos riesgos de mortalidad, este proceso es fundamental en el ciclo de vida de muchas especies de plantas y en muchas instancias ha resultado ventajosa, permitiendo que evolucionen y se fijen una serie de características que favorecen la dispersión de las semillas. Entre las principales ventajas que confiere la dispersión, Howe y Smallwood (1982) reconocen las siguientes: 1) escape a la competencia y la depredación cerca de las plantas parentales; 2) dispersión dirigida hacia sitios seguros para el establecimiento; 3) la posibilidad de colonizar parches efímeros. En el contexto de la teoría metapoblacional, en el cual se desarrolla esta tesis, es el tercer punto el que más interesa, por constituir el proceso a través del cual pueden fundarse poblaciones locales que permitan que las especies se mantengan a nivel regional, logrando un balance con las extinciones.

A pesar de la gran relevancia del proceso de dispersión desde el punto de vista ecológico y evolutivo y al gran interés que ha despertado su estudio en el contexto de la ecología del paisaje (Hanski y Gilpin 1997; Tilman y Kareiva 1997; Bascompte y Solé 1998), no son muchos los trabajos que hayan obtenido datos precisos sobre el alcance de la dispersión de semillas a corta, mediana y larga distancia (Silvertown 1991; Wang y Smith 2002). Esto se debe, en gran parte, a la dificultad metodológica de determinar los destinos de las semillas, debida a la complejidad del proceso mismo (Wang y Smith 2002). En este contexto, trabajos como el de Overton (1994) han destacado por su originalidad y relevancia.

En las plantas, las diásporas pueden realizar varios movimientos y alcanzar diferentes distancias durante las Fases I (*i.e.* el movimiento de la diáspora desde la planta de origen hasta que aterriza por primera vez en alguna superficie) y II (el movimiento desde ese primer contacto hasta otro punto) de la dispersión como consecuencia directa de la morfología de las semillas, la altura de liberación, las características de la vegetación circundante y de los vectores de dispersión (Willson 1993; Chambers y MacMahon 1994). Durante la fase II de la dispersión, las semillas pueden alcanzar distancias mayores a las de los mecanismos primarios o de Fase I y pueden ser distribuidas de forma heterogénea en el espacio (Augsburger y Franson 1987; Willson 1993). Esta distribución influye en el patrón espacial y el riesgo de

depredación de las diásporas, el establecimiento y supervivencia de las plántulas y el crecimiento de los juveniles (Janzen 1970; Kaufmann *et al.* 1991; Levey y Byrne 1993; Ims y Yoccoz 1997; Feer 1999; Nathan y Muller-Landau 2000; Andersen 2001; Wang y Smith 2002).

La distancia que pueden recorrer las semillas, en general, es limitada (Ouborg 1993). Por ejemplo, se ha observado que las semillas de *Tillandsia dapeana* que son dispersadas por viento recorren hasta 35 m (García-Franco y Rico-Gray 1988), aunque se presume que en realidad pueden recorrer distancias mucho mayores (García-Franco 1996). Cuando una semilla es dispersada por hormigas, puede llegar a una distancia de *ca.* 20 m a partir de la planta parental y generalmente es depositada dentro del área de forrajeo de estos insectos (Willson 1993). Las semillas dispersadas por mecanismos de tipo balístico (*i.e.* la expulsión de las semillas debida a la respuesta de ciertas estructuras especializadas a algún estímulo externo, como la humedad o un cambio de temperatura) no alcanzan más de 3 m, mientras que las que se adhieren a la piel o plumas de los animales, o viajan en su tracto digestivo, son capaces de alcanzar grandes distancias (Willson 1993; Hughes *et al.* 1994). En realidad, los eventos de dispersión en los que las semillas alcanzan grandes distancias son raros y “costosos”, debido al alto riesgo de mortalidad y al gasto de energía que representa la pérdida de un gran número de semillas y la formación de estructuras especializadas (Silvertown y Lovett-Doust 1993). Es por esa razón que muy pocas semillas alcanzan el extremo distante de la sombra de dispersión (Silvertown 1991; Willson 1993; van Rheede y van Rooyen 1999). En consecuencia, la cuantificación del número exacto de semillas que puede alcanzar grandes distancias (*i.e.* la llamada cola de la dispersión) es extremadamente complicada debido a los múltiples movimientos que las semillas realizan durante todo el recorrido hasta alcanzar los sitios en los que se establecerán (Bullock y Clarke 2000; Wang y Smith 2002). No obstante, son este tipo de eventos de dispersión a grandes distancias los que tienen una mayor importancia en términos de la expansión del área geográfica de las especies, la homogeneización de la estructura genética de las poblaciones (Wade y McCauley 1988; Hanski 1999; Cruzan 2001) y la colonización de nuevos parches en las metapoblaciones a nivel regional, sobre todo en aquellas metapoblaciones en las cuales la distancia entre parches es grande (Cipollini *et al.* 1993; Hanski *et al.* 1994; Huges *et al.* 1994; Hanski, *et al.* 1995a,b; Hanski 1999; Gutiérrez *et al.* 1999; Gutiérrez, *et al.* 2001).

Al graficar el número de semillas dispersadas contra la distancia de deposición, se obtiene la curva de dispersión de semillas. Estas curvas en general tienen una forma leptocúrtica negativa, como por ejemplo, la que se presenta en especies de plantas epífitas dispersadas por el viento (García-Franco y Rico-Gray 1988; Castro-Hernández *et al.* 1999; Mondragón 2001) o especies tropicales dispersadas por animales (Janzen 1970; Harper 1977; Howe y Smallwood 1982; Willson 1993; Wehncke *et al.* 2003). Otro tipo de curvas posibles son la exponencial negativa y la de “ley de potencias inversas” (Inverse power law

– Okubo y Levin 1989). En las plantas, la forma y el tamaño de la curva de dispersión y de la sombra de dispersión definen en gran medida la distribución espacial y la dinámica de las poblaciones (Bullock y Clarke 2000; Nathan y Muller-Landau 2000; Wang y Smith 2002). El movimiento de las diásporas en un ambiente altamente heterogéneo determina la distribución espacial y la dinámica de las especies de plantas provocando cierta estructuración espacial. Lo anterior puede llevar a la formación de parches o poblaciones locales dando lugar a metapoblaciones (*sensu* Levins 1969,1970; Hanski *et al.* 2000) y a la ubicación de las especies en sitios específicos dentro de las comunidades (Janzen 1970; Picket y White 1985; Chambers y MacMahon 1994; Husband y Barret 1996; Fagan 1999; Nathan y Muller-Laundau 2000; Drezner *et al.* 2001).

Las consecuencias fundamentales que el proceso de dispersión ejerce en la dinámica de las poblaciones y metapoblaciones son la regulación del tamaño de las poblaciones locales debida a la emigración denso- dependiente y la persistencia de la metapoblación a nivel regional como resultado del arribo de inmigrantes a parches vacantes y la consecuente formación de nuevas poblaciones (Watson *et al.* 1984; Hanski 1999; Saether *et al.* 1999; Crone *et al.* 2001). Cuando se analiza la dinámica de una población, generalmente la dispersión no se considera, pues las poblaciones frecuentemente son tratadas como sistemas cerrados y se asume que el número de individuos que inmigran y emigran es el mismo, de tal modo que estos procesos se compensan (Begon *et al.* 1996). No obstante, los procesos de dispersión son muy importantes en la cohesión de los sistemas metapoblacionales desde la perspectiva demográfica y genética (Levins 1969, 1970; Álvarez-Buylla y García-Barrios 1991, Hanski *et al.* 1994; Olivieri *et al.* 1995; Ims y Yoccoz 1997; Hanski 1998, 1999). En las metapoblaciones, la dispersión permite la formación de nuevas poblaciones, puede sincronizar y estabilizar la dinámica local, y puede dar lugar a la formación de un patrón específico de distribución espacial, entre otras cosas (Hanski 1999; Akcakaya 2000; Wang y Smith 2002).

Para analizar su relevancia sobre la dinámica metapoblacional, la dispersión de individuos puede dividirse en tres fases: **a)** cuando el individuo abandona el parche de origen (proceso que se denomina emigración), **b)** la fase de movimiento que el individuo realiza entre el parche de origen y el nuevo parche (dispersión) y **c)** la fase en la que el individuo ingresa en el nuevo parche, estableciéndose o no en éste (denominado inmigración). La emigración causa la disminución del número de individuos en la población de origen (Hanski 1999). En la inmigración, si el individuo se establece exitosamente en un parche completamente desocupado, tiene lugar la colonización (Ims y Yoccoz 1997) y si ingresa a un parche ocupado que se encuentra cercano a la extinción puede contribuir al “rescate” de esa población al aumentar el tamaño poblacional (Brown y Kondric-Brown 1977; Hanski *et al.* 1995a; Olivieri *et al.* 1995; Hanski 1999).

Se sabe poco de la dispersión de las semillas de las plantas epífitas. Entre las investigaciones que se han realizado para evaluar la dispersión de semillas en plantas epífitas anemócoras, destacan las de García-Franco y Rico-Gray (1988) con *Tillandsia depeanna* y el de Mondragón (2001) con *T. brachycaulos*. En los experimentos de García-Franco y Rico-Gray (1988) la distancia máxima registrada fue de 35 m en semillas de *T. depeanna* y en el de Mondragón (2001) se observó que las semillas de *T. brachycaulos* viajaron 15 m de distancia. En este capítulo se buscó cuantificar la dispersión de semillas de *Tillandsia recurvata* con el objeto de evaluar la importancia de este proceso a nivel metapoblacional. En este contexto, se obtuvo la curva de dispersión de semillas para poder calcular la probabilidad de arribo de las semillas a arbustos potencialmente colonizables localizados a diferentes distancias. La estimación de algunos de los parámetros de la dispersión, por ejemplo, la distancia que las semillas pueden viajar y la probabilidad de que alcancen otros árboles, es de suma importancia para analizar la dinámica metapoblacional.

Métodos

Para evaluar la dinámica de la dispersión de semillas de *T. recurvata* entre poblaciones locales, se llevaron a cabo dos experimentos de campo en el jardín botánico Helia Bravo, ubicado en la región de Zapotitlán Salinas a aproximadamente 14 km al norte de la hectárea de trabajo (ver Capítulo II y Figura II.3, para una descripción del sitio de estudio).

a) Experimento de dispersión de semillas hacia puntos específicos del paisaje

Este experimento se basó en los métodos desarrollados por Mondragón (2001). En el mes de mayo de 2002 se eligieron dos árboles relativamente aislados, no colonizados por *T. recurvata*. Uno de ellos fue un *Prosopis laevigata* y el otro un *Cercidium praecox*, ambos aproximadamente del mismo tamaño (ca. 2.5 m de altura). La idea de elegir dos árboles de diferentes especies fue la de incluir, aunque fuera de manera preliminar, esta variable en el experimento, tomando en cuenta que la arquitectura y características de la copa de los árboles de diferentes especies pueden afectar significativamente la dispersión de semillas de *T. recurvata*.

Alrededor de cada árbol se colocaron ocho mamparas construidas con dos bordones de madera de 2.5 m de altura, los cuales sostenían una malla de mosquitero de nylon impregnada con grasa automotriz (para facilitar la adhesión de las semillas) y sujeta a los bordones mediante clavos (Figuras VI.1 y VI.2). El área total de captura de cada mampara fue de 1.125 m² (0.45 m de ancho, y 2.5 m de altura). Cada

mampara fue subdividida en tres partes iguales que correspondieron a tres categorías de altura: baja, media y alta (Figura VI.1).

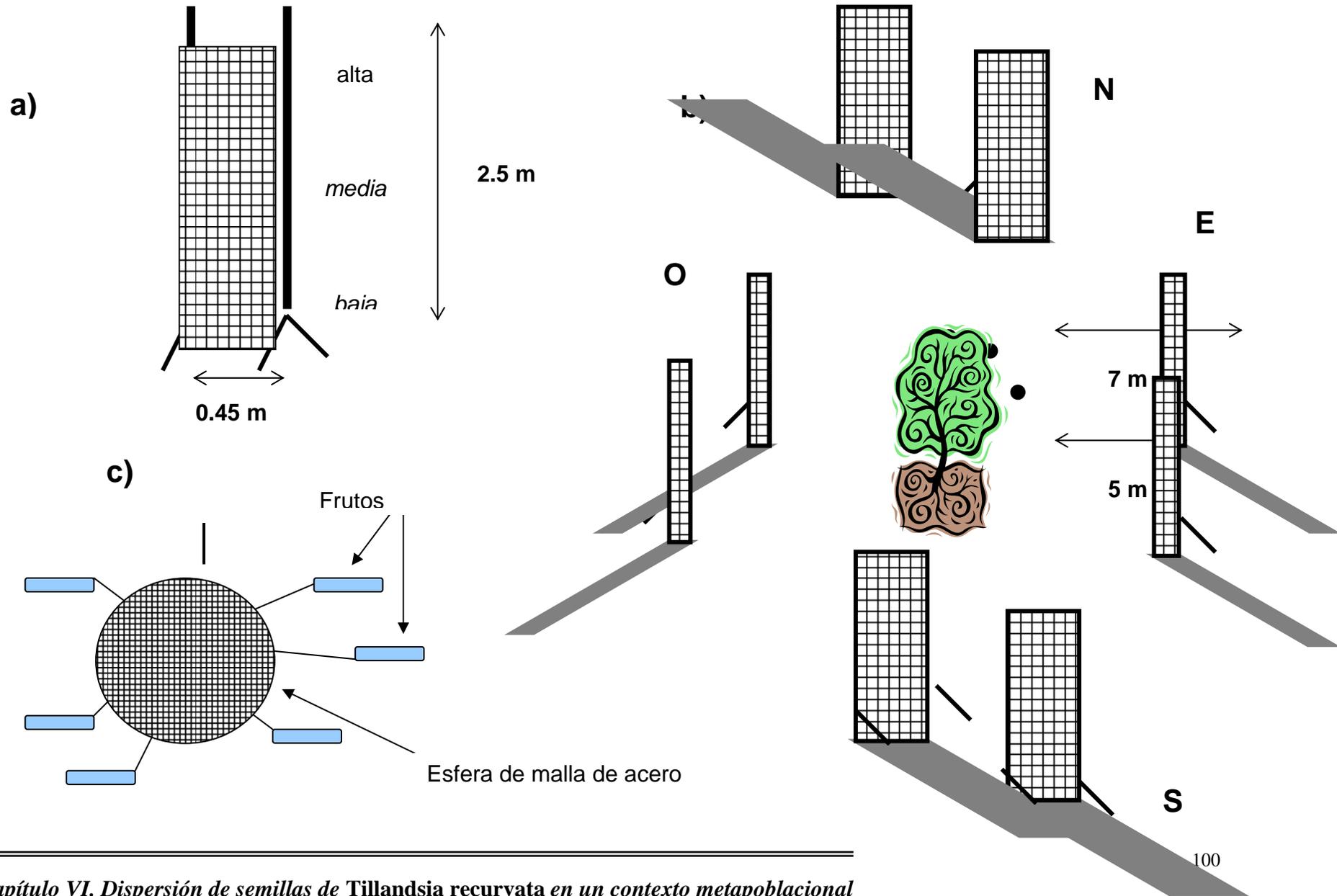
Las mamparas se colocaron en dirección de los cuatro puntos cardinales (norte, sur, este y oeste) y a dos diferentes distancias del árbol focal o fuente de semillas (5 y 7 m, ligeramente desfasadas una con respecto a la otra – Figura VI.1b), con el objeto de probar el efecto de estos dos factores (orientación y distancia al árbol focal) sobre la dispersión de semillas (Figura IV.2a). Las distancias se eligieron de acuerdo con los resultados de otros experimentos de dispersión de semillas anemócoras, esperando cubrir el intervalo en el que se esperaba observar semillas dispersadas.

En febrero de 2002 se colectaron frutos de *T. recurvata*, los cuales se sumergieron aún cerrados en una solución acuosa con colorante rojo (0.5 g de “Bright dyes tablets”, de Kingstone Chemicals, disueltas en 100 ml de agua destilada). Con la ayuda de una jeringa fina se inyectó la solución en cada uno de los carpelos de cada fruto. Éstos se mantuvieron sumergidos por 24 h y después se dejaron secar en papel absorbente por 2 h y al aire por otras 24 h más. Posteriormente, los frutos se colocaron en una esfera construida con malla de acero, fijando el pedúnculo de cada fruto a la esfera con la ayuda de una gota de silicón, de tal manera que el fruto quedara completamente libre para dispersar las semillas (Figura VI.2b). En cada árbol focal se colocaron seis de estas esferas con 40 frutos de *T. recurvata* cada una (aproximadamente 13,920 semillas en cada árbol, considerando que cada fruto contiene en promedio 57.62 ± 18.02 semillas; $n = 50$); las esferas se colocaron dentro de la copa del árbol, simulando la distribución natural de las epífitas.

En el momento de colocar las esferas colgadas en las ramas de los árboles, cada fruto se abrió cuidadosamente siguiendo las ranuras de dehiscencia natural, con la ayuda de una navaja fina para permitir la liberación de las semillas como ocurre de forma natural. Al momento en que las semillas salieron de los frutos, se pudo comprobar que estaban coloreadas homogéneamente y no presentaban grumos de colorante, ni estaban adheridas entre sí, por lo que puede suponerse que la técnica de coloración no afectó ni el peso, ni la movilidad de las semillas (la coma de las semillas estaba completamente seca, lo que permitió su liberación – Figura VI.2b).

El experimento se dejó en el campo durante un mes y los conteos de semillas en las mamparas se realizaron a los tres días, 15 días y 30 días después de montar el experimento. En cada conteo se retiraron todas las semillas encontradas en las mamparas, en el árbol focal y, de ser el caso, en el suelo. Al final del experimento se retiraron las esferas y se contaron todas las semillas no dispersadas. Durante el transcurso del experimento no se midió ni la dirección, ni la velocidad del viento, pues se visitó el sitio sólo en las tres ocasiones mencionadas y se consideró que cualquier medida puntual no hubiera sido representativa de lo ocurrido durante el mes entero que duró el experimento.

Figura VI. 1. Diseño del experimento de dispersión de semillas de *Tillandsia recurvata* hacia puntos específicos del paisaje. a) mampara de malla de mosquitero; b) ubicación de las ocho mamparas alrededor del árbol focal; c) detalle de las esferas con frutos teñidos.



a)



b)



Figura VI. 2. a) Montaje del experimento de dispersión de semillas, mostrando la colocación de las mamparas alrededor del árbol focal. b) Imagen que muestra una de las esferas de malla de acero con los frutos coloreados.

Con los datos obtenidos se obtuvo la probabilidad de que una semilla arribara a una distancia de 5 o de 7 m, y hacia cada una de las cuatro orientaciones, así como la probabilidad de que se quedara en las ramas del árbol focal, que cayera en el suelo o que no fuera dispersada al quedarse dentro del fruto. Para generar la curva de dispersión se utilizaron los datos de las semillas que se encontraron en el árbol focal y las que arribaron a 5 y 7 m de distancia, graficándolas y ajustando una curva a los datos, con el programa Statística (1999). Las semillas encontradas (ya fuera en el suelo, en el árbol focal, en los frutos, o en las mamparas) se restaron al número que se estimó fue colocado originalmente, con el objeto de estimar, a su vez, el número de semillas que se “perdieron”.

b) Experimento de dispersión de semillas hacia los arbustos aledaños

Este experimento se realizó del 7 de mayo al 3 de junio de 2003, durante el final del período de dispersión natural de las semillas de *T. recurvata* (la dispersión coincide con los fuertes vientos que tienen lugar desde principios de marzo hasta fines de mayo). Para tal efecto, se colectaron frutos que se colorearon de rojo siguiendo el procedimiento anteriormente descrito y se montaron en esferas de malla metálica, las cuales se colgaron de las ramas de los árboles (Figura VI.2b); los frutos se abrieron con una navaja en el momento del montaje. Se eligieron cuatro árboles sin colonizar (*i.e.* sin plantas de *T. recurvata*) en el Jardín Botánico Helia Bravo, en Zapotitlán Salinas, y en cada uno se colocaron, el 7 de mayo, cinco esferas metálicas con 10 frutos de *T. recurvata* cada una. Se estima que cada esfera contenía alrededor de 580 semillas y que en cada árbol se colocaron cerca de 2900 semillas (considerando que cada fruto contiene, en promedio, 58 semillas). Se permitió que la dispersión se realizara de manera natural y posteriormente se llevó a cabo la búsqueda de semillas por todos los alrededores, al igual que en la copa de los árboles focales. Esta búsqueda de semillas se hizo los días 20 de mayo y 3 de junio de 2003. Para cada semilla encontrada se midió la distancia al árbol focal y la orientación. En cada conteo se retiraron todas las semillas encontradas en los árboles aledaños, en el árbol focal y, de ser el caso, en el suelo. Al final del experimento, el 3 de junio, cuando comenzaron las lluvias, se retiraron las esferas y se contaron todas las semillas no dispersadas.

Resultados

a) Experimento de dispersión de semillas hacia puntos específicos del paisaje

De las *ca.* 13,920 semillas colocadas en el árbol de *P. laevigata*, la mayoría no se encontraron (56%); otra proporción se quedó sujeta en las ramas y las hojas del árbol focal (*i.e.* el 19%, Tabla VI.1a y b); mientras que 931 semillas (*i.e.* 6.6%) se encontraron en las trampas colocadas al oeste del árbol focal y una sola

semilla se encontró en la trampa colocada al sur. De las semillas encontradas en las mamparas, la mayoría se encontró a los 5 m y sólo unas cuantas a los 7 m de distancia a partir del árbol focal. Asimismo, se encontraron 429 semillas (*i.e.* 3.1%) en el suelo, pues en algunos casos, grupos de semillas cayeron entrelazadas de algunos frutos.

De las *ca.* 13,920 semillas colocadas sobre el árbol de *C. praecox*, el 62%, no se encontró; se observaron semillas en las trampas de las cuatro orientaciones, con predominancia hacia el norte (190 semillas, 1.3%, Tabla VI.1). El 2.9% se quedó en las ramas del árbol focal y el 4.26% en el suelo. Asimismo, únicamente el 2% de las semillas alcanzó los 5 m y el 0.24% los 7 m de distancia.

De acuerdo con estos resultados, el destino más probable de una semilla es “perderse” (56% y 62%; de las semillas recolectadas en *P. laevigata* y *C. praecox* respectivamente); de las semillas que se dispersaron y alcanzaron un destino cuantificable, la mayoría se quedaron en el árbol focal (19% y 3%, respectivamente). Un número considerable se quedó adherido a la inflorescencia (14% y 29%, Tabla VI.2). La probabilidad de salir de la fuente de semillas y arribar a árboles localizados a 5 m fue de 0.05 y 0.02, y a 7 m fue de 0.01 y 0.002, respectivamente. Es importante señalar que a lo largo de este experimento, se observó una semilla coloreada sobre un árbol que se encontraba a 25 m del árbol focal.

En la Figura VI.3 puede observarse la curva de dispersión de semillas que se obtuvo de los datos de este experimento fue de tipo exponencial negativo ($y = 0.089e^{-0.33x}$). Aunque el ajuste presentado en la gráfica no fue significativo ($R^2 = 0.45$, $G.I. = 4$, $P = 0.14$), fue el mejor que se pudo lograr.

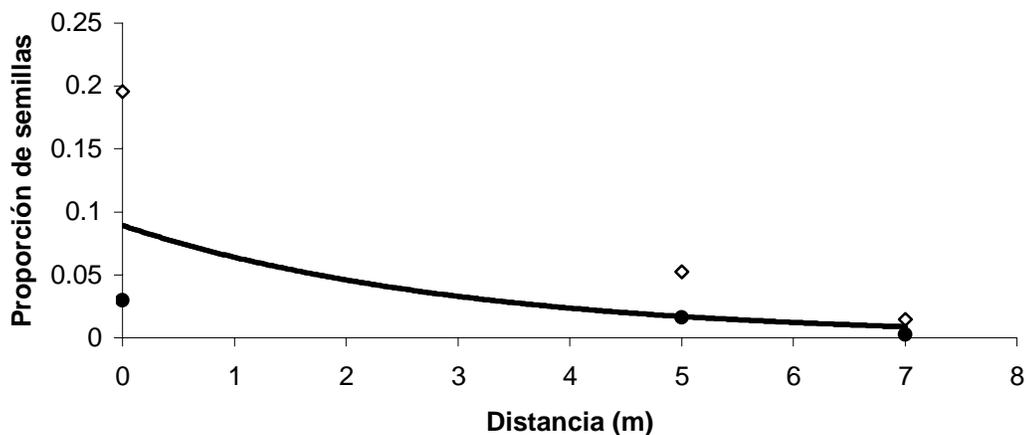


Figura VI.3. Curva de dispersión de semillas de *Tillandsia recurvata* ajustada a los datos del experimento de dispersión de semillas hacia puntos específicos del paisaje. Los círculos abiertos corresponden a los resultados de *Prosopis laevigata* y los círculos rellenos son los de *Cercidium praecox*. Solamente se incluyeron las semillas que se quedaron en el árbol (0 m), y las que llegaron a 5 y 7 m de distancia.

Tabla VI.1. Resultados del experimento de dispersión de semillas de *Tillandsia recurvata* hacia puntos específicos del paisaje en el Valle de Tehuacán, Puebla.

Orient.	Dist. (m)	Alturas	<i>Prosopis laevigata</i>		<i>Cercidium praecox</i>	
			No. de semillas recuperadas	Probabilidad	No. de semillas recuperadas	Probabilidad
Norte	5	Baja (0 a 0.83 m)	0	0	118	0.0084
		Media (0.84 a 1.66 m)	0	0	45	0.0032
		Alta (1.67 a 2.5 m)	0	0	7	0.0005
Norte	7	B	0	0	7	0.0005
		M	0	0	8	0.00057
		A	0	0	5	0.00035
Sur	5	B	0	0	15	0.001
		M	1	0.000072	3	0.00021
		A	0	0	0	0
Sur	7	B	0	0	1	0.000071
		M	0	0	1	0.000071
		A	0	0	0	0
Este	5	B	0	0	1	0.000071
		M	0	0	6	0.00043
		A	0	0	1	0.000071
Este	7	B	0	0	0	0
		M	0	0	0	0
		A	0	0	1	0.000071
Oeste	5	B	296	0.021	18	0.0012
		M	356	0.025	8	0.00057
		A	76	0.00545	3	0.00021
Oeste	7	B	107	0.0077	11	0.0079
		M	67	0.0048	0	0
		A	29	0.0021	0	0

Tabla VI.2. Destinos de las semillas observados en el experimento de dispersión hacia puntos específicos del paisaje.

Destino de las semillas	<i>Prosopis laevigata</i>				<i>Cercidium praecox</i>			
	No. de semillas		Probabilidad		No. de semillas		Probabilidad	
	5 m	7 m	5 m	7 m	5 m	7 m	5 m	7 m
No. total de semillas que alcanzaron un <u>destino externo</u> cuantificable	729	203	0.05	0.01	225	34	0.02	0.002
No. de semillas encontradas en las ramas del árbol focal	2724		0.19		417		0.03	
No. de semillas encontradas en el suelo	429		0.03		593		0.04	
No. de semillas no dispersadas aún en los frutos	1987		0.14		4040		0.29	
No. total de semillas no encontradas	7848		0.56		8611		0.62	
No. aproximado de semillas colocadas en cada árbol	13920		1		13920		1	

b) Experimento de dispersión de semillas hacia los arbustos aledaños

Los resultados obtenidos en este experimento ratifican en gran medida a los obtenidos en el experimento anterior. En este caso, el 67% de las semillas se perdió (Tabla VI.3), el 6% se quedó en los árboles focales, el 25% no se dispersó y el 1% de las semillas cayeron al suelo. De las *ca.* 11,600 semillas colocadas en este experimento, únicamente 71 semillas (es decir, el 1%) se encontraron sobre los arbustos aledaños y la mayor distancia de dispersión registrada fue de 7.1 m con respecto al árbol focal. En la Tabla VI.4 se presentan las distancias que alcanzaron las semillas y la probabilidad de quedarse en los diferentes arbustos aledaños. Las probabilidades de dispersión más altas correspondieron a las distancias entre 0 y 25 cm de la fuente y las más bajas fueron las correspondientes a más de 4 m. En la Figura VI.4 se observa que la curva que mejor se ajustó a los datos de dispersión de este experimento correspondió a una función hiperbólica

($y=0.004x^{-0.39}$); sin embargo, al igual que en el experimento anterior, tampoco resultó significativo dicho ajuste ($R^2=0.61$, G.l.= 9, $P=0.21$).

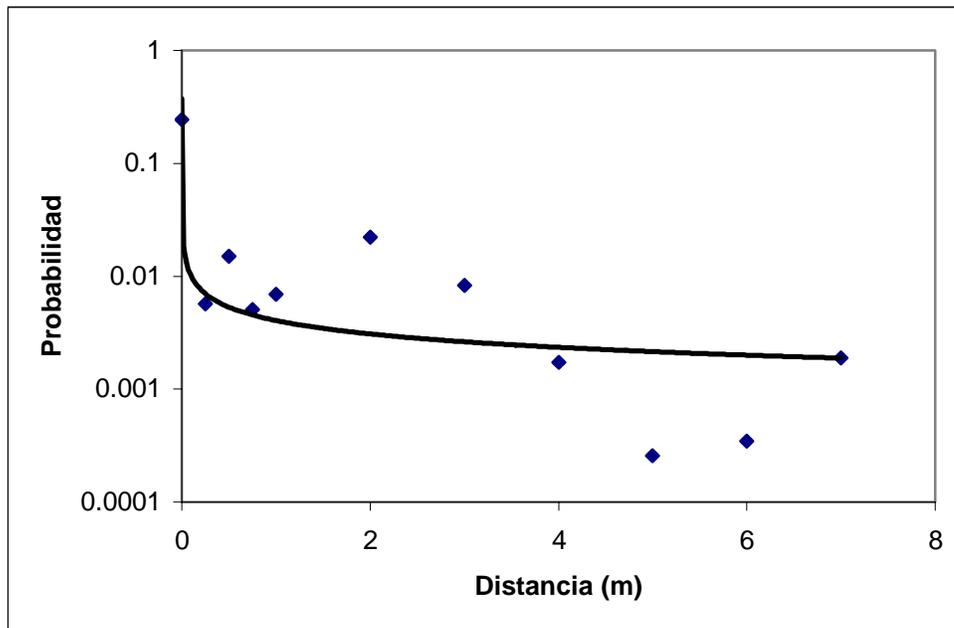


Figura VI.4. Curva de dispersión de semillas de *T. recurvata* ajustada según los resultados del experimento de dispersión hacia los arbustos aledaños (ver detalles del ajuste en el texto). En la gráfica, cada punto representa la distancia a la que se encontraba el árbol al cual arribaron las semillas. Las proporciones de semillas que se quedaron en cada uno de los cuatro árboles fuente se promediaron y se graficaron en la distancia correspondiente a los 0 m.

Tabla VI.3. Resultados del experimento de dispersión de semillas hacia los arbustos aledaños. Las probabilidades se calcularon a partir de las 11,600 semillas colocadas en los cuatro árboles.

Destino	No. de semillas	Probabilidad
Destino externo cuantificable (sobre arbustos)	71	0.006
En ramas del árbol focal	662	0.057
En el suelo	107	0.009
No dispersadas (en los frutos)	2888	0.25
No encontradas	7872	0.68
Colocadas en cada árbol (muestra inicial)	11600	1

Discusión

La dispersión de semillas es un proceso fundamental en la dinámica metaoblacional de plantas al promover la colonización de parches vacíos y el rescate de poblaciones que se encuentran propensas a la extinción. Por ende, la dispersión es el proceso que permite la persistencia de las metapoblaciones (Hanski 1991; Hanski 1994 a y b, 1998; Ims y Yoccoz 1997; Levins 1969; Olivieri *et al.* 1995).

Utilizando un método parecido usado por otros autores (García-Franco y Rico-Gray 1988), en este trabajo se evaluó la distancia que recorren las semillas de *T. recurvata* y la probabilidad de arribo a sitios específicos en el paisaje. Los dos experimentos realizados se complementan, el primero pretendiendo determinar la probabilidad de arribo de semillas a distancias particulares y direcciones específicas, y el segundo planteado en el contexto del paisaje natural en el que se distribuye *T. recurvata*. En particular, este segundo experimento permitió evaluar la dispersión *in situ*, de forma más aproximada de lo que ocurre naturalmente.

La forma de la curva de dispersión de semillas en plantas anemócoras, así como la de muchas otras especies con otros mecanismos de dispersión, es de tipo leptocúrtico (Fenner 1985; Chambers y MacMahon 1994; Venable y Brown 1993; Willson 1993), en donde la mayor parte de las semillas son depositadas cerca de la planta madre y relativamente pocas logran arribar a puntos muy lejanos de la fuente de dispersión. En el caso de nuestros experimentos con *T. recurvata*, las curvas que mejor se ajustaron a los datos de dispersión fueron de tipo exponencial negativo e hiperbólico. En alguna medida, éstas representan un comportamiento similar al leptocúrtico, en el sentido de que la mayor proporción de semillas se depositan cerca del árbol focal. Sin embargo, en ninguno de los dos casos el ajuste realizado fue estadísticamente significativo, por lo que los resultados aquí presentados no nos permiten llegar a conclusiones sólidas al respecto.

Las semillas de *T. recurvata* pueden alcanzar diferentes destinos durante su dispersión. Muchas de ellas tuvieron un destino incierto (59% y 67%, en el primer y segundo experimentos, respectivamente). En estos casos, las semillas pudieron arribar a sitios más lejanos en comparación con las distancias en las que nosotros realizamos la búsqueda. Si así fuera, estas semillas formarían parte de la llamada “cola de la curva de dispersión” (Silvertown 1991) y, aunque proporcionalmente tal vez se trate de un número muy bajo de semillas, precisamente son éstas las que permiten ampliar el área de distribución de las especies (Carter y Prince 1981) y, en el contexto metapoblacional, llevan a la colonización de parches aislados (Hanski 1999). La probabilidad de que las semillas alcancen dichos destinos es difícil de cuantificar de manera experimental (Silvertown 1991; Bullock y Clarke 2000), aunque se podrían hacer estimaciones de la probabilidad de arribo de una semilla a largas distancias a través de extrapolación numérica, empleando los modelos ajustados a las curvas de dispersión. De acuerdo con las ecuaciones de las curvas ajustadas en este

estudio, una semilla tendría una probabilidad de entre el 1.13×10^{-3} y 2.26×10^{-5} de alcanzar un destino localizado a 25 m del árbol de origen. Si se toma en cuenta la observación que se hizo de una semilla que alcanzó los 25 m de distancia con respecto al árbol focal durante el primer experimento (que correspondió a una probabilidad de 7.18×10^{-5}), podemos darnos cuenta que dichas estimaciones probablemente no se encuentren tan lejos de la realidad, a pesar de que el ajuste de nuestras curvas no resultara significativo. De cualquier forma, es importante tener precaución al realizar este tipo de estimaciones indirectas, ya que no se conoce realmente el comportamiento de la “cola” de la curva de dispersión. Por ejemplo, en nuestro caso podría pensarse que la primera curva (la exponencial negativa) es más confiable, pues presenta un mejor ajuste ($P=0.14$) que la segunda (la hiperbólica, con una $P= 0.22$); sin embargo, la extrapolación de la segunda se acerca más a la probabilidad de dispersión hasta 25 m de distancia observada en el campo (7.18×10^{-5}).

Un destino común de las semillas de *T. recurvata* fue quedarse en las ramas del árbol de origen, contribuyendo probablemente al crecimiento de su propia población local. Sin embargo, en otras especies se ha observado que el quedarse dentro de la población original puede implicar un aumento en las probabilidades de muerte a causa de la acción de depredadores, o por falta de recursos como resultado de la competencia. Según Benzing (1981a y 1981b) estos factores no parecen ser importantes en las poblaciones de epífitas, dada la naturaleza de su hábitat, en el que existen muchos espacios disponibles distribuidos en diferentes microsítios dentro de la copa de los forofitos. Sin embargo, no todos esos espacios son ocupados con el mismo éxito; por ejemplo, en el caso de *T. recurvata*, la germinación y el establecimiento parecen ser más exitosos en la parte más expuesta de la copa (Hernández-Rosas 2003, Bernal *et al.* 2005).

Por otra parte, los eventos de dispersión de semillas a corta distancia afectan la estructura genética de las poblaciones locales y de las metapoblaciones, favoreciendo una mayor diferenciación entre poblaciones locales a causa de la alta representación de pocos genotipos y de la elevada probabilidad de entrecruzamiento entre parientes, y disminuyendo la diversidad genética de las poblaciones como producto de la endogamia (Cruzan 2001; Menéndez y Thomas 2002). En *T. recurvata*, las semillas que se quedan en las ramas del árbol de origen (6 a 11%, de acuerdo con los resultados de los experimentos aquí reportados) generalmente tienden a esparcirse quedando muy cerca del organismo parental. Otras veces sus apéndices plumosos se enredan entre sí y forman grupos de semillas que se dispersan juntas, aumentando el peso de la unidad de dispersión y limitando su movilidad para alcanzar distancias más largas (Mondragón 2001). No obstante, pese a la gran proporción de semillas que permanecen en las poblaciones de origen, se ha observado que únicamente germinará aproximadamente el 5% (Hernández-Rosas 2003; Bernal *et al.* 2005).

En los experimentos de esta tesis fueron relativamente pocas las semillas que salieron de la población fuente y alcanzaron destinos cuantificables a cierta distancia; por ejemplo, solamente 954

semillas viajaron 5 m y 237 semillas alcanzaron los 7 m de distancia (de *ca.* 27840 semillas del primer experimento), lo que corresponde a una probabilidad del 0.034 y del 0.008 respectivamente. A pesar de esta baja probabilidad de alcanzar arbustos a estas distancias, es importante tomar en cuenta que la cantidad de semillas que se dispersan a nivel de toda la metapoblación debe ser muy alta, por lo que es de esperarse que la tasa de colonización de nuevos arbustos sea también relativamente elevada. Esto se constata en el hecho de que *T. recurvata* es muy abundante en la zona de estudio. En un contexto metapoblacional esto implica que los eventos de colonización deben exceder a los de extinción. En el presente estudio se observó que las semillas de *T. recurvata* pueden alcanzar 7 m de distancia y, en casos excepcionales, hasta 25 m de distancia a partir del árbol fuente. Por esta razón, puede concluirse que la dispersión no es una limitante para que tengan lugar eventos de colonización, al menos en el área de estudio, en donde la distancia promedio entre árboles es menor de 2 m (Bernal *et al.* 2005). García-Franco y Rico-Gray (1988) llegaron a una conclusión similar sobre *T. depeanna* a partir de sus experimentos de dispersión de semillas. Estos autores enfatizaron que un impedimento relativamente mayor para la colonización de nuevos espacios es la disponibilidad de micrositios favorables dentro de los árboles, así como la baja probabilidad de que las semillas los alcancen, germinen y se establezcan en ellos.

La dispersión anemócora que se presenta en muchas especies de epífitas es altamente azarosa debido a que depende de la presencia, la velocidad y la dirección del viento (Augsburger y Franson 1987; García-Franco y Rico-Gray 1988; Willson 1993; Harvey 1996). Si los forofitos se encuentran relativamente aislados entre sí, el contacto de una semilla con un forofito adecuado puede ser un evento poco probable (Benzing 1981a, 1981b; Bullock y Clarke 2000). La capacidad de “captura” de semillas por parte de un hospedero dependerá de sus características intrínsecas, tales como su arquitectura (Migenis y Ackerman 1993; Yeaton y Gladstone 1992), tamaño (Harrison, 1991; Hanski 1998; Hanski 1999), la morfología de sus ramas y cortezas (Johanson, 1974; Benzing y Renfrow, 1971; Zimmerman y Olmsted, 1992; Benzing, 1978a, 1978b; 1990; Caldiz *et al.* 1993; Castro-Hernández *et al.* 1999; Callaway *et al.* 2001 y 2002) y de la disponibilidad de dichos forofitos en el paisaje (Levins 1969, 1970; Bennet 1988; Hanski 1999). Sobre este último punto, se vio que en el segundo experimento las semillas de *T. recurvata*, se adhirieron frecuentemente a arbustos de *Mimosa luisana*, que es uno de los arbustos más abundantes en el Jardín Botánico Helia Bravo. Sin embargo, como describimos en el Capítulo III, los arbustos del género *Mimosa* no son los hospederos “preferidos” por *T. recurvata* (Bernal *et al.* 2005). Así, es posible suponer que la mayoría de estos eventos de dispersión no se hubieran traducido en la formación de nuevas poblaciones locales.

La distancia que pueden recorrer las semillas y la distancia entre parches afectan el grado de interconexión entre las poblaciones locales que conforman a una metapoblación. Los parches muy aislados

difícilmente reciben inmigrantes, por lo que su grado de conexión con otras poblaciones es bajo (Hanski 1999). En cambio, si los parches están muy cercanos y la capacidad de dispersión de la especie es alta, la interconexión entre los parches será considerable, e incluso puede provocar la sincronización de las poblaciones locales (Akçakaya 2000). Es posible suponer que, en las metapoblaciones de *T. recurvata*, la interconexión entre poblaciones locales debe ser variable. Cuando los arbustos colonizados son muchos y se encuentran muy cerca, como ocurre en el sitio de estudio (*i.e.* la hectárea descrita en el Capítulo III), podría esperarse un alto flujo de semillas entre ellos. En estas circunstancias tal vez sean pequeños grupos de árboles (y no los árboles individuales) los que puedan considerarse como las poblaciones locales que conforman a la metapoblación. Sin embargo, en un paisaje en el que los parches colonizables se encuentran más dispersos (como ocurre, por ejemplo, en el Jardín Botánico Helia Bravo), y entre los que el intercambio de individuos por migración es seguramente más limitado, cada árbol colonizado puede concebirse más claramente como la unidad que constituye la población local. De hecho, la existencia de una migración limitada entre parches (*i.e.* un contacto “débil” entre poblaciones locales) se considera una condición necesaria para que se pueda hablar de la existencia de una metapoblación (Hanski 1999). Sin embargo, cuantificar el nivel de contacto por migración entre poblaciones locales es ciertamente un reto que apenas empieza a ser abordado a través, por ejemplo, de las nuevas herramientas genéticas con las que ahora se cuenta. En este sentido, el trabajo que está realizando Ramírez Padilla (en preparación) con microsatélites en *Tillandsia recurvata*, ofrecerá datos muy interesantes para contestar ésta y muchas otras preguntas relacionadas con la relevancia de la dispersión en esta epífita.

Capítulo VII. Dinámica metapoblacional de *Tillandsia recurvata*: demografía local integrada con la dinámica del paisaje.

Introducción

En ecología ha sido frecuente el uso de modelos, haciendo uso particularmente del lenguaje matemático que obliga a la claridad y que permite dilucidar propiedades importantes de los sistemas ecológicos (Gillman y Hails 1997). Los modelos matemáticos han sido una herramienta fundamental de la ecología de poblaciones. En los primeros modelos poblacionales, la dinámica de las poblaciones se explica fundamentalmente a partir de las tasas de mortalidad y natalidad, pues se parte del supuesto de que la inmigración y la emigración son poco importantes, por lo que su papel en la dinámica poblacional se había pasado por alto (Begon *et al.* 1996). A esta categoría pertenecen los modelos exponencial y logístico de crecimiento poblacional, las tablas de vida y las matrices de proyección poblacional (Begon *et al.* 1996). Estas últimas han tenido diversas aplicaciones en ecología. Una de ellas, quizás la más importante, ha sido el modelaje de la dinámica poblacional de especies de plantas y animales con el objeto de contestar diversas preguntas ecológicas, desde aspectos relacionados con la conservación (Menges 1986; van Groenendael *et al.* 1988; Allphin y Harper 1997; Menges y Dolan 1998; Meekins y McCarthy 2001; Contreras y Valverde 2002), el análisis de las historias de vida (Meekins y McCarthy 2001), el efecto de la propagación clonal (Hoffmann 1999; Mandujano *et al.* 2001) y cuestiones que tienen que ver con el manejo de recursos (Menges 1986; Olmsted y Álvarez-Buylla 1995; Allphin y Harper 1997; Menges y Dolan 1998; Meekins y McCarthy 2001; Ticktin *et al.* 2002; Ticktin y Nantel 2004).

En la década de los 70s surge una nueva generación de modelos que incorporan el análisis de la estructura espacial de las poblaciones. En este contexto se dio el desarrollo de los modelos metapoblacionales. El primer modelo metapoblacional (Levins 1969) contribuyó a la noción general de que algunas especies permanecen a nivel regional en forma de un ensamblaje de poblaciones locales propensas a la extinción (Hanski y Simberloff, 1997, Hanski, 1999). Este modelo se concentra en la dinámica de la ocupación de los parches colonizables; sin embargo, aunque se considera que esta dinámica es producto de la dispersión, el modelo no incorpora este proceso de manera explícita.

Pese a su importancia, las ideas de Levins no fueron retomadas sino hasta casi 20 años después de su publicación, a través del diseño de modelos que pretenden explicar la dinámica de formación-extinción de poblaciones locales en los parches del paisaje que resultan adecuados para el establecimiento de la especie en cuestión (Hanski, 1999). Los modelos matriciales también han sido utilizados en este contexto.

Por ejemplo, Horvitz y Schemske (1986) combinaron el enfoque metapoblacional y los modelos matriciales de proyección poblacional para evaluar los cambios numéricos en poblaciones que ocupan parches de diferentes tipos en el paisaje (*i.e.* claros en el dosel del bosque) y en donde tanto la dinámica demográfica específica de cada parche como la dinámica de los parches mismos, tienen relevancia para determinar el cambio en el número de individuos a nivel global. Este tipo de modelos matriciales complejos se han utilizado para evaluar los efectos de la dispersión (Horvitz y Schemske, 1986, Valverde y Silvertown 1997b), de la densidad-dependencia (Álvarez-Buylla 1994), de la estructuración sexual en poblaciones de especies dioicas (Cipollini *et al.* 1993), y de las perturbaciones humanas sobre la persistencia de recursos forestales no maderables (Pulido 2006; Hernández-Apolinar *en preparación*), entre otros. La estructura general de este tipo de modelos es la de una “matriz de matrices”, en donde se parte del modelo markoviano de dinámica de parches, incorporando en cada una de las “entradas” de esa matriz, a otra matriz que representa la dinámica poblacional específica de cada tipo de parche. Así, la “megamatriz” resultante tiene un gran número de entradas, que representan las probabilidades de transición entre tipos de parches (representadas por p en la Figura VII.1) y las probabilidades de transición o contribución entre categorías dentro de las poblaciones locales (entradas x en la Figura VII.1).

El objetivo principal del presente capítulo fue modelar la dinámica metapoblacional de *T. recurvata* incorporando la información que se obtuvo de su funcionamiento metapoblacional en los capítulos anteriores. Este modelaje metapoblacional se llevó a cabo a través de dos modelos diferentes que pretenden ser complementarios: el primero se refiere a los cambios en el número de poblaciones que conforman a la metapoblación, y el segundo hace referencia a la tasa de crecimiento con respecto al número de individuos de *Tillandsia recurvata* a nivel global en la metapoblación. Es importante señalar que, hasta ahora, los modelos metapoblacionales han abordado sólo uno o el otro de estos dos aspectos metapoblacionales, pero en ningún caso se han abordado ambos al mismo tiempo. Por esta razón, una de las contribuciones más importantes de esta tesis, y de este capítulo en particular, es el intento por estudiar tanto los cambios en el número de poblaciones, como los cambios en el número de individuos a nivel del paisaje, pues se reconoce que ambos niveles tienen un efecto importante sobre el comportamiento de las metapoblaciones (Valverde y Silvertown 1997 a y b; 1998; Hanski 1999) y no se puede entender cabalmente el funcionamiento de una metapoblación sin estudiarlos a ambos.

El primer modelo que se presenta proyecta el cambio en el número de poblaciones en la metapoblación. Se parte de la base de que las poblaciones locales de *T. recurvata* se establecen principalmente sobre árboles de *Prosopis laevigata*, por lo que este modelo está basado únicamente en la dinámica poblacional de *P. laevigata* (Capítulo V), incorporando además las probabilidades de que estos individuos de *P. laevigata* sean colonizados o no por la epífita.

		Parche tipo 1				Parche tipo 2				Parche tipo 3				Parche tipo 4			
		<i>p</i>	<i>a1</i>	<i>a2</i>	<i>a3</i>												
Tipo 1	<i>p</i>	x	x	x	x									x	x	x	x
	<i>a1</i>	x	x	x	x									x	x	x	x
	<i>a2</i>	x	x	x	x									x	x	x	x
	<i>a3</i>	x	x	x	x									x	x	x	x
Tipo 2	<i>p</i>	x	x	x	x	x	x	x	x								
	<i>a1</i>	x	x	x	x	x	x	x	x								
	<i>a2</i>	x	x	x	x	x	x	x	x								
	<i>a3</i>	x	x	x	x	x	x	x	x								
Tipo 3	<i>p</i>					x	x	x	x	x	x	x	x				
	<i>a1</i>					x	x	x	x	x	x	x	x				
	<i>a2</i>					x	x	x	x	x	x	x	x				
	<i>a3</i>					x	x	x	x	x	x	x	x				
Tipo 4	<i>p</i>									x	x	x	x	x	x	x	x
	<i>a1</i>									x	x	x	x	x	x	x	x
	<i>a2</i>									x	x	x	x	x	x	x	x
	<i>a3</i>									x	x	x	x	x	x	x	x

Figura VII.1. Estructura general de una megamatriz. Las matrices con entradas positivas (x) describen las probabilidades de transición de los individuos entre las categorías de plántulas (*p*), adultos 1 (*ad1*), adultos 2 (*ad2*) y adultos 3 (*ad3*). Las letras *p* representan las probabilidades de transición entre tipos de parches. Cada sub-matriz es multiplicada por este valor *p* que representa la probabilidad de que los parches transiten entre categorías de un tiempo al siguiente. De esta megamatriz se obtiene una tasa finita de crecimiento (λ_m) que refleja la tasa de cambio del número de individuos de toda la metapoblación, entre *t* a *t+1*, al equilibrio.

El segundo modelo que se presenta en este capítulo proyecta la tasa de crecimiento de la metapoblación, pero en términos del *número de individuos* de *T. recurvata* que la componen a nivel global. Siguiendo las ideas de Horvitz y Schemske (1986), el modelo es una matriz de matrices del tipo de la que se encuentra representada en la Fig. VII.1, pero en este caso, incorpora un mayor número de procesos: la dinámica de parches (es decir, la dinámica poblacional de los árboles de *P. laevigata*), las probabilidades de colonización de los parches, y el comportamiento poblacional de la epífita establecida en parches de diferente tamaño.

Los dos modelos antes mencionados fueron utilizados para evaluar la importancia de diferentes procesos ecológicos sobre la dinámica de la metapoblación a ambos niveles. En particular, se evaluó la relevancia de la dispersión de semillas y de los posibles cambios en la fecundidad de las poblaciones locales sobre la dinámica de la metapoblación, tanto sobre el número de poblaciones como sobre el número de individuos. Con el objeto de que la estructura y resultados de cada modelo se entiendan con claridad, se presentan ambos por separado.

A. Modelo sobre los cambios en el número de poblaciones

Métodos

Este modelo toma en cuenta dos elementos: la dinámica demográfica de la población de *Prosopis laevigata* (que finalmente refleja la dinámica de los parches ocupables de *T. recurvata*) y la dinámica de colonización de los parches. A continuación se describen estos dos componentes.

A.1 - Dinámica de parches: demografía de *Prosopis laevigata*

Para modelar la aparición y desaparición de los parches ocupables en la metapoblación de *T. recurvata*, se utilizó la matriz que representa el comportamiento demográfico de la población de *P. laevigata* (Capítulo V). Sin embargo, a diferencia de la matriz reportada en el Capítulo V, en este caso se utilizó una de dimensiones 4×4 (Tabla VII.1), pues sólo se tomaron en cuenta las categorías de tamaño 1 a 4. Los árboles de categoría 0 (de 0 a 0.4 m^3 , según las categorías de tamaño definidas en el capítulo V) no son colonizados por *T. recurvata*, por lo que estrictamente no pueden considerarse como parches ocupables; y puesto que este modelo tenía la intención de modelar la dinámica de los parches ocupables, los árboles pequeños se excluyeron. Sin embargo, claramente los árboles de la categoría 1 (de 0.4 a 1.5 m^3) provienen de árboles más pequeños, proceso que sí se tomó en cuenta al incorporar las probabilidades de transición correspondientes en el renglón de la fecundidad, como se verá más adelante. Así, las categorías de tamaño de los árboles de *Prosopis laevigata* consideradas para este capítulo fueron: categoría 1 =

árboles de 0.4 a 1.5 m³; categoría 2 = árboles de 1.51 a 3.2 m³; categoría 3 = árboles de 3.21 a 6.9 m³; y categoría 4 = más de 6.9 m³. Aunque esta epífita se puede establecer en otras especies de árboles (y no sólo en *P. laevigata* – ver capítulo III), aquí se consideró que la demografía de *P. laevigata* es representativa de lo que ocurre en el paisaje como un todo.

Se consideró que la dinámica poblacional representada por esta matriz (Tabla VII.1), que se calculó como un promedio de las matrices de 2001-02 y 2002-03 de la población de *P. laevigata*, refleja adecuadamente la dinámica de aparición y desaparición de los parches ocupables para la metapoblación de *T. recurvata*. Como se mencionó con anterioridad, la matriz de la Tabla VII.1, a diferencia de las matrices de *P. laevigata* reportadas en el capítulo V, es una matriz de 4 × 4. Esta matriz incluye las probabilidades de permanencia en una misma categoría de tamaño (diagonal principal), de retrogresión a categorías menores (*i.e.* entradas a_{12} y a_{23}), de crecimiento a categorías mayores (subdiagonal), y de fecundidad (primer renglón). Es preciso mencionar que, en este caso, las entradas de fecundidad están dadas en términos del número de individuos que ingresan a la categoría 1, producto de la “reproducción” de los individuos de cada categoría; en estas entradas se encuentran integrados varios procesos: la producción de semillas, la germinación, el establecimiento de plántulas y su supervivencia hasta alcanzar un tamaño de 0.4 m³.

Tabla VII.1. Matriz de proyección poblacional de la población de *P. laevigata* (matriz P) estudiada en el Valle de Tehuacán, Puebla, calculada como un promedio de los períodos 2001-2 y 2002-3*. En el primer renglón algunas entradas son compuestas, pues incorporan la fecundidad (subrayada) y la permanencia o retrogresión. La fecundidad representa un resumen de los procesos de reproducción, germinación y sobrevivencia hasta el momento de ingresar a la categoría 1 (para mayor detalle, consultar capítulo V).

$\lambda_p = 1.026$				
	1	2	3	4
1	0.785 + <u>0.004</u>	0.021 + <u>0.010</u>	<u>0.021</u>	<u>0.032</u>
2	0.195	0.675	0.015	0
3	0	0.305	0.800	0.020
4	0	0	0.180	0.979

* Nota: Algunas de las entradas de esta matriz no son un promedio directo de las entradas correspondientes de las matrices de 2001-2 y 2002-3 del capítulo V, pues las matrices difieren en cuanto a sus dimensiones. Además, el hecho de que la presente matriz tiene entradas compuestas (*i.e.*, resumen varios procesos demográficos a la vez) requirió de promediar por separado cada proceso, antes de generar las entradas de esta nueva matriz.

A.2 - Dinámica de colonización de los parches

Para evaluar la dinámica de la metapoblación de *T. recurvata* en términos de los cambios en el número de parches ocupados (poblaciones) a través del tiempo, se utilizó como base la matriz de proyección poblacional de *Prosopis laevigata* (matriz P – Tabla VII.1), pero se incorporó un proceso más al análisis: la probabilidad de que los árboles de *P. laevigata* estén colonizados (i.e. alojando poblaciones locales de *T. recurvata*), o vacíos.

La población de árboles de *P. laevigata* puede dividirse en dos grupos: los árboles colonizados y los árboles vacíos; en ambos casos los individuos de *P. laevigata* pueden clasificarse, según su tamaño, en las categorías 1 a 4 antes mencionadas. El destino de los árboles, además de incluir los cambios entre categorías de tamaño, incluirá cambios de estado: un árbol vacío puede colonizarse y, al año siguiente, transitar a la categoría de árbol colonizado. Esta dinámica se modeló aquí mediante una matriz de matrices (llamada \mathbf{Q}). Cada entrada de la matriz \mathbf{Q} , q_{ijkl} , representa la probabilidad de que un árbol de la categoría j con estado de colonización l , contribuya o transite a la categoría i con estado de colonización k (Tabla VII.2). Los estados posibles para l y k son colonizado y vacío, mientras que las categorías posibles para i y j son las cuatro categorías de tamaño definidas para la población de *P. laevigata* (i.e. 1, 2, 3 y 4). Esta matriz, \mathbf{Q} , está formada por cuatro submatrices: \mathbf{Q}_{CC} , \mathbf{Q}_{VC} , \mathbf{Q}_{CV} y \mathbf{Q}_{VV} (Figura VII.2; Tabla VII.2).

La submatriz \mathbf{Q}_{CC} incluye las transiciones o contribuciones de árboles colonizados a árboles colonizados. En realidad, esta submatriz es casi idéntica a la matriz de dinámica poblacional de *Prosopis laevigata*, pero con una modificación en las entradas de fecundidad: cada entrada de fecundidad está multiplicada por A , que representa la probabilidad de colonización de árboles de tamaño 1 (Tabla VII.2). Es decir, la producción de individuos colonizados de la categoría 1 por parte de los árboles colonizados de las categorías 1, 2, 3 y 4 está dada por su propia fecundidad, pero modificada por la probabilidad de que estos nuevos individuos ingresen ya colonizados a la población (i.e. que se colonicen muy tempranamente).

En la submatriz \mathbf{Q}_{VC} se representan las transiciones o contribuciones de árboles colonizados a árboles vacíos. La mayor parte de esta submatriz está constituida por ceros, pues se consideró que una vez que un árbol es colonizado por *T. recurvata*, éste permanece colonizado hasta su muerte (i.e. la extinción local se da sólo al morir el árbol). Sin embargo, los árboles colonizados sí producen árboles vacíos a través de su fecundidad: una proporción $1-A$ de los individuos nuevos que ingresan a la población permanecen vacíos. De esta forma, los valores de fecundidad de la submatriz \mathbf{Q}_{VC} no son cero, sino que son la fecundidad de los árboles colonizados, multiplicada por $1-A$.

En la submatriz \mathbf{Q}_{CV} se representan las transiciones o contribuciones de árboles vacíos a árboles que se colonizan. Al igual que la submatriz \mathbf{Q}_{CC} , la matriz \mathbf{Q}_{CV} es casi idéntica a la matriz de dinámica

poblacional de *Prosopis laevigata*, pero en este caso también las entradas de fecundidad se multiplicaron por A. Para modelar la transición de los árboles que se encuentran vacíos hacia la categoría de árboles colonizados, todas las entradas restantes se multiplicaron por B, C o D, que representan las probabilidades de colonización de cada tipo de parche. (Los valores de los factores A, B, C y D se obtuvieron a partir de la proporción de árboles de *P. laevigata* colonizados por *T. recurvata* observados en el campo. Como el 63% de los individuos de *P. laevigata* de la categoría 1 estaban colonizados, así como el 90%, 90% y 100% de los árboles de las categorías 2, 3 y 4 respectivamente, los valores de los factores son: $A = 0.63$; $B = 0.90$; $C = 0.90$ y $D = 1.00$).

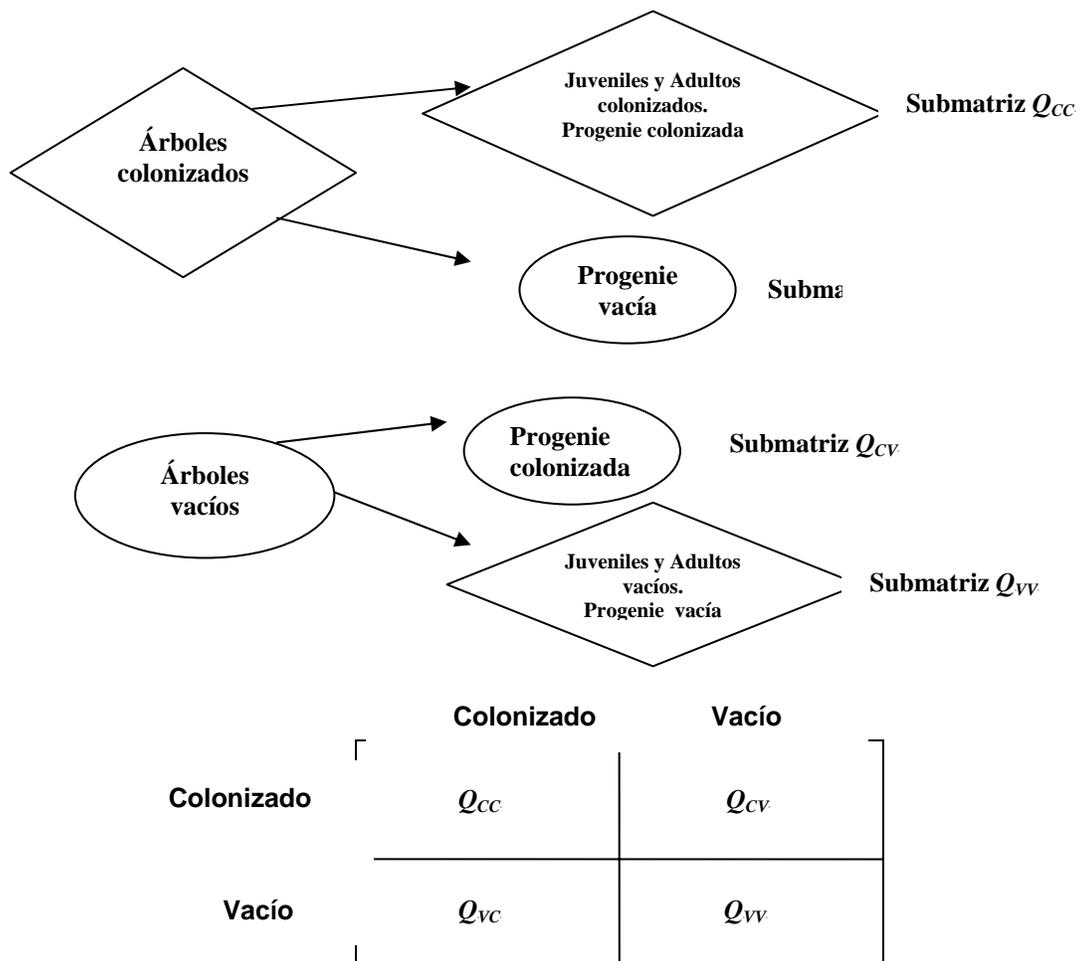


Figura VII.2 Diagrama del estado de colonización de los árboles de *Prosopis laevigata* y sus posibles transiciones de estado a través del tiempo para el modelo que proyecta el cambio en el número de parches. Los rombos representan árboles que están colonizados por la epífita *Tillandsia recurvata*. Estos árboles dan lugar a nuevos individuos que pueden ser colonizados o quedarse vacíos de t a $t+1$. Los círculos representan a los árboles vacíos, que también producen progenie que se coloniza o que permanece vacía de t a $t+1$. En la parte de abajo se presenta la matriz correspondiente.

Los árboles que se encuentran vacíos pueden también quedarse como árboles vacíos. Este paso se modeló en la matriz Q_{VV} . Los valores de todas las transiciones de esta matriz se multiplicaron por el factor 1-B, 1-C y 1-D según el caso, los cuales representan la probabilidad de que los árboles permanezcan como individuos no colonizados. Asimismo, los valores de fecundidad fueron multiplicados por el factor 1-A, para representar a los individuos jóvenes de *P. laevigata* que están ingresando a la población pero que permanecen sin colonizar (Figura VII.2).

La matriz Q (Tabla VII.2) se multiplicó por un vector de ocho renglones que contenía el número de árboles colonizados y no colonizados de *P. laevigata* de cada categoría al tiempo t :

$$n^{kl}(t+1) = Q \times n^{kl}(t) \quad (1)$$

donde $n^{kl}(t)$ es un vector con el número de individuos de *P. laevigata* por categoría de tamaño en el tiempo t , tanto en la categoría de colonizados (k) como en la categoría de vacíos (l), y Q es la matriz cuadrada de valores q_{ijkl} que representan la contribución de los individuos de la categoría i a la j de un período anual al siguiente.

Al iterar esta operación, se calculó la tasa de crecimiento de la población de *P. laevigata* y se evaluó el porcentaje de los árboles que mantendrían poblaciones de *T. recurvata* al equilibrio (*i.e.* el porcentaje de árboles colonizados con respecto al número total de árboles proyectado por el modelo de acuerdo al eigen-vector derecho). Es decir, este ejercicio de iteración de la matriz produjo dos resultados: a) el primero fue el eigen-valor dominante, λ , que representa la tasa a la que crecería la población de *P. laevigata* si se mantuvieran las condiciones demográficas especificadas por la matriz; b) el segundo fue el eigen-vector derecho, que proyecta la estructura que alcanzaría la población de *P. laevigata* en el futuro según el comportamiento demográfico representado por la matriz; de este eigen-vector derecho se puede extraer qué proporción de los parches ocupables estaría en las categorías de colonizados y vacíos (*i.e.* cuántos, del total de árboles de las categorías 1 a 4 contenidos en el vector, se encuentran en la parte del vector que corresponde a árboles colonizados, y cuántos en la parte que representa árboles vacíos).

Tabla VII.2 Matriz Q , que incorpora la probabilidad de que un árbol con cierto estado de colonización (C , colonizado, o V , vacío) y de cierta categoría de tamaño (1, 2, 3 ó 4) contribuya o transite a otro estado de colonización y otra categoría de tamaño. Los valores de las transiciones de esta matriz son los promedios de los de las matrices de los períodos 2001-2 y 2002-3 de *Prosopis laevigata* (subrayadas se distinguen las entradas correspondientes a la fecundidad); además, se incorporaron los factores multiplicativos A, B, C y D, que representan la probabilidad de que sean colonizados los árboles de las categorías 1, 2, 3 y 4, respectivamente (cuyos valores son de 0.63, 0.9, 0.9 y 1, respectivamente – ver texto). Asimismo, 1-A representa la probabilidad de que un árbol de la categoría 1 permanezca vacío de un año al siguiente, y así sucesivamente.

		C				V			
		1	2	3	4	1	2	3	4
C	1	$0.785 + \underline{0.004} * A$	$0.021 + \underline{0.010} * A$	$\underline{0.021} * A$	$\underline{0.032} * A$	$0.785 * A + \underline{0.004} * A$	$0.021 * A + \underline{0.010} * A$	$\underline{0.021} * A$	$\underline{0.032} * A$
	2	0.195	0.675	0.015	0	$0.195 * B$	$0.675 * B$	$0.015 * B$	0
	3	0	0.305	0.800	0.020	0	$0.305 * C$	$0.800 * C$	$0.020 * C$
	4	0	0	0.180	0.979	0	0	$0.180 * D$	$0.979 * D$
V	1	$\underline{0.004} * (1-A)$	$\underline{0.010} * (1-A)$	$\underline{0.021} * (1-A)$	$\underline{0.032} * (1-A)$	$0.785 * (1-A) + \underline{0.004} * (1-A)$	$0.021 + \underline{0.010} * (1-A)$	$\underline{0.021} * (1-A)$	$\underline{0.032} * (1-A)$
	2	0	0	0	0	$0.195 * (1-B)$	$0.675 * (1-B)$	$0.015 * (1-B)$	0
	3	0	0	0	0	0	$0.305 * (1-C)$	$0.800 * (1-C)$	$0.020 * (1-C)$
	4	0	0	0	0	0	0	$0.180 * (1-D)$	$0.979 * (1-D)$

A.3 - Simulaciones para modelar los cambios en el número de poblaciones

Este modelo se utilizó para abordar dos preguntas fundamentales:

a) ¿Cómo afectan a la metapoblación de *T. recurvata* las variaciones en el reclutamiento de nuevos árboles de *P. laevigata*? Esta pregunta se respondió teóricamente a través de cambios en las entradas correspondientes a la fecundidad de la población de *Prosopis laevigata* (*i.e.* primer renglón de la matriz), para lo cual se utilizó un factor multiplicativo que aumentó y disminuyó la fecundidad. Dicho factor multiplicativo tomó valores de 0.1 (disminución en un 90% de la fecundidad), 0.5 (disminución en un 50%), 1 (valor original), 1.5 (aumento del 50% de la fecundidad), 2 (aumento del 100%) y 3 (aumento del 200%).

b) ¿Cómo afectan a la metapoblación de *T. recurvata* las variaciones en la tasa de colonización de los árboles disponibles? El efecto de estas variaciones se evaluó al cambiar los valores de los factores A, B, C y D en la matriz \mathbf{Q} , que representan las probabilidades de que los árboles de tamaño 1, 2, 3 y 4, respectivamente, sean colonizados por *T. recurvata* (el valor máximo que pueden alcanzar estos factores es de 1). Estos factores son los que se verían afectados al cambiar la intensidad de la dispersión; por lo tanto, en este inciso se evaluó indirectamente el efecto de la dispersión sobre el estado de la metapoblación (*i.e.* sobre la proporción de parches ocupados esperada al equilibrio).

Resultados (Modelo A)

a) Efecto de los cambios en la fecundidad de los árboles de *P. laevigata* – Al aumentar los valores de fecundidad, se observó un aumento en la tasa de crecimiento de la población de *P. laevigata* (λ_p) (Fig. VII.3a). Con los valores originales de fecundidad, cuando la población de *P. laevigata* alcanzara la tasa de crecimiento λ_p , se esperaba que el 98.7% de los árboles estuvieran ocupados por poblaciones de *T. recurvata* (Fig. VII.3b). Al aumentar la fecundidad de la población de *P. laevigata*, la proporción de parches ocupados al equilibrio disminuiría (Fig. VII.3b). Es decir, un aumento en la tasa de crecimiento de la población de *P. laevigata* (por un aumento en su fecundidad) llevaría a una proporción cada vez menor de parches ocupados por *T. recurvata*.

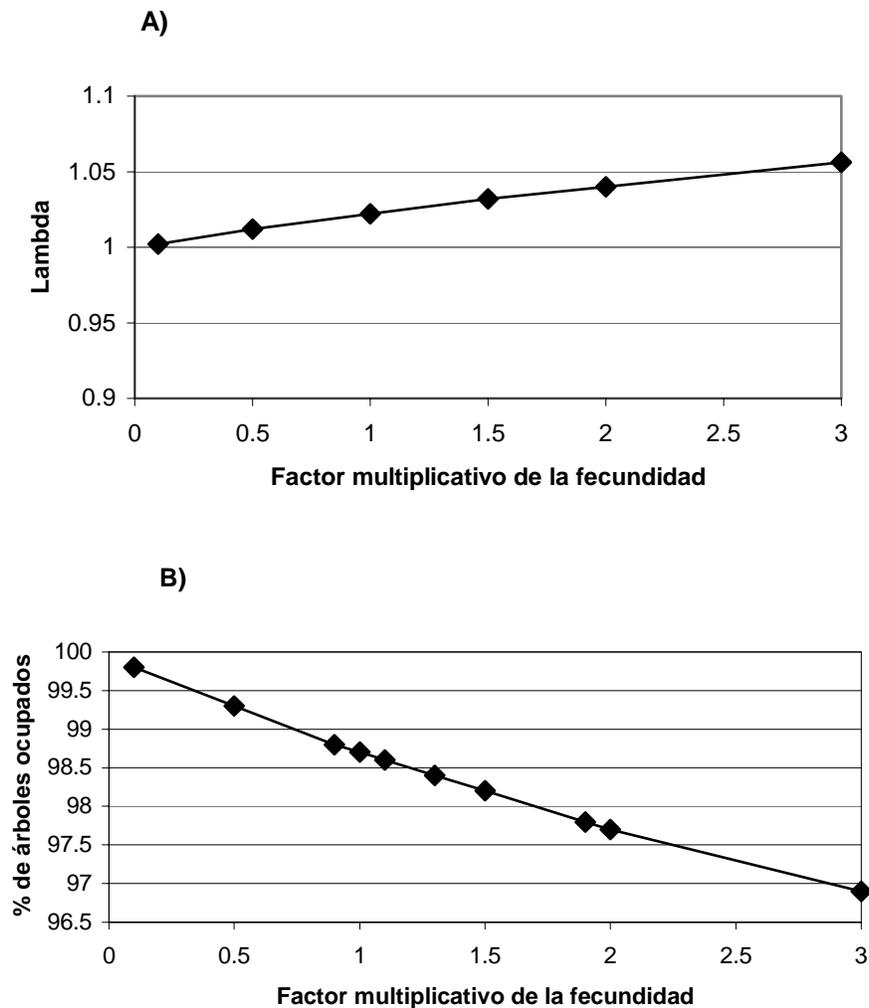


Figura VII.3 Resultados de las simulaciones que evalúan el efecto de los cambios en la fecundidad de la población de parches (*P. laevigata*) sobre a) la tasa de crecimiento de la población de *P. laevigata* (λp); y b) el porcentaje de parches que estarían ocupados por poblaciones de *T. recurvata* al equilibrio. Los cambios en la fecundidad se representan en el eje de las x a manera de factores multiplicativos (*i.e.* las condiciones originales se obtienen al multiplicar la fecundidad original por uno, mientras que al multiplicar la fecundidad original por dos se representa un aumento del 100% en la fecundidad).

b) Efecto de cambios en la probabilidad de colonización – El modelo predice que la proporción de parches ocupados al equilibrio aumentaría poco a poco al aumentar las probabilidades de colonización (Fig. VII.4). De manera contraria, al disminuir las probabilidades de colonización se observaría una disminución de la proporción de parches ocupados; inicialmente esta disminución sería paulatina, pero si la

probabilidad de colonización alcanza valores por debajo de 0.25, se daría una caída abrupta en la proporción de parches ocupados al equilibrio (Fig. VII.4). Por otro lado, el valor de λ_p , que representa la velocidad a la que crecería la población de parches (ya sea que éstos estén ocupados o desocupados), se mantiene constante al cambiar las probabilidades de colonización. En realidad, los cambios en la probabilidad de colonización no tendrían por qué afectar a λ_p , sino solamente a la proporción de los parches disponibles que estarían ocupados por la epífita *T. recurvata*.

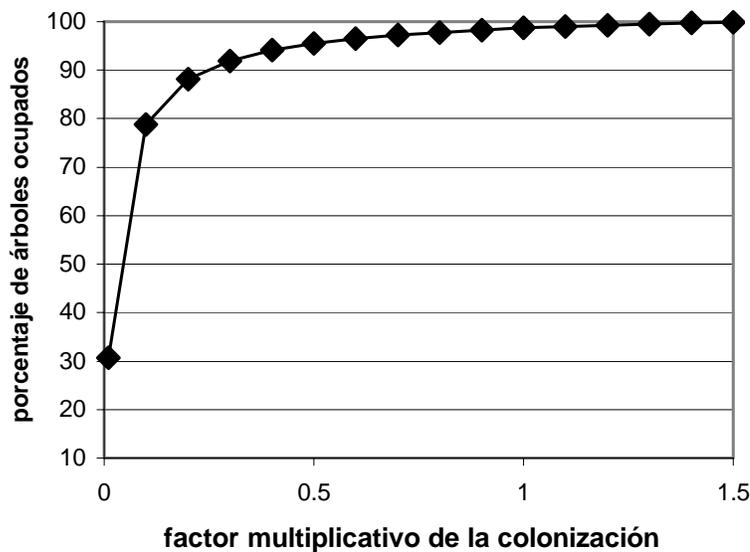


Figura VII.4 Resultado de las simulaciones que evalúan el efecto de la probabilidad de colonización de los árboles de *P. laevigata* sobre el porcentaje de parches que estarán ocupados por poblaciones de *Tillandsia recurvata* al equilibrio. Los cambios en la probabilidad de colonización se representan en el eje de las x a manera de factores multiplicativos (*i.e.* las condiciones originales se obtienen al multiplicar la probabilidad original por uno, mientras que al multiplicar la probabilidad original por 1.5 se representa un aumento del 50% en la probabilidad de colonización). Puesto que los factores de colonización representan probabilidades, el valor máximo que tomaron fue de uno (*i.e.* en el punto de la gráfica que representa un factor multiplicativo de 1.5 para la probabilidad de colonización, los valores de A, B, C y D fueron todos de 1 – y nunca mayores).

B. Modelo sobre los cambios en el número de individuos

Métodos

Este segundo modelo metapoblacional toma en cuenta la dinámica local de las poblaciones de *T. recurvata* y la dinámica de parches (incluyendo la colonización de parches, es decir, la formación de poblaciones nuevas modelada en el inciso anterior) para proyectar los cambios temporales en el número de individuos de *T. recurvata* que componen a la metapoblación a nivel global. A continuación se describen los elementos tomados en cuenta.

B.1 - Dinámica de las poblaciones locales de *T. recurvata*

En el capítulo IV se describió la dinámica de nueve poblaciones de *T. recurvata* establecidas en árboles de diferentes categorías de tamaño y con tres densidades distintas (baja, media y alta); esto se hizo para dos períodos anuales (*i.e.* 2001-02 y 2002-03). En este capítulo se reagruparon estas nueve poblaciones en cuatro grupos, según la categoría de tamaño del árbol en el que están establecidas (tomando en cuenta las cuatro categorías de tamaño de *P. laevigata* descritas en la sección A.1 de este capítulo). Las cuatro matrices resultantes (obtenidas de promediar las matrices de ambos años de las poblaciones correspondientes – ver abajo) se presentan en la Tabla VII.3. Estas cuatro matrices promedio incorporan, entonces, información de dos períodos anuales y de varias poblaciones de cada categoría de tamaño, por lo que se asume que representan adecuadamente el comportamiento demográfico de *T. recurvata* en parches (*i.e.* árboles) de diferentes tamaños. A estas matrices se les llamó ***T*** (de *Tillandsia*).

B.2 - Demografía global: cambios en el número de individuos.

Para diseñar un modelo que representara la dinámica metapoblacional de *T. recurvata* en términos de los cambios en el número de individuos a través del tiempo, se utilizó como base una matriz semejante a la matriz ***Q*** de la sección anterior (Tabla VII.2), que modela los cambios en el número de poblaciones. Sin embargo, en este caso se incorporaron las matrices que describen la demografía local en parches de diferentes tamaños descritas en la sección B.1 (matrices ***T***, Tabla VII.3). De esta forma, se construyó una matriz ***M*** (de Metapoblación), que toma en cuenta varios procesos: a) la dinámica de parches y los cambios en su estado de colonización, y b) la demografía de las poblaciones locales y la manera en la que ésta va cambiando a través del tiempo conforme los árboles en los que están establecidas van cambiando de categoría de tamaño. Un ejemplo de la estructura de esta matriz ***M*** se presenta en la Tabla VII.4.

La matriz M está dividida, primero, en cuatro sub-matrices D . Cada sub-matriz, D_{kl} , incorpora las probabilidades de que los árboles de diferentes categorías de tamaño transiten del estado de colonización l al estado de colonización k . A su vez, cada sub-matriz D se divide en 16 sub-sub-matrices tipo T . Cada una de estas sub-sub-matrices tipo T incorpora ya dos procesos: la demografía de $T. recurvata$ en parches de diferentes tamaños y la probabilidad de que los parches transiten de una categoría de tamaño a otra entre t y $t+1$.

Como se mencionó, las cuatro sub-matrices D representan la dinámica de colonización de parches (es decir, las transiciones de árbol colonizado a árbol colonizado D_{CC} , árbol colonizado a árbol vacío D_{RC} , árbol vacío a árbol colonizado D_{CR} , y árbol vacío a árbol vacío D_{RR}). Nótese que, de las cuatro sub-matrices D , la transición de un parche colonizado a uno vacío representa la formación de poblaciones nuevas. Por esa razón, este caso implica el surgimiento de un parche “recién colonizado” (*i.e.* la llegada de semillas a árboles vacíos) al que, por tanto, nombramos **R** (de **R**ecién colonizado). A su vez, la transición de un parche vacío (**R**) a uno colonizado representa el establecimiento de esas poblaciones (*i.e.* el establecimiento exitoso de las plántulas emergidas a partir de las semillas inmigrantes – Tabla VII.4). Es decir, sugerimos que un árbol se puede considerar colonizado no nada más a partir de que recibe semillas, sino sólo hasta que esas semillas germinan y se establecen (*i.e.* quizá uno o dos años después).

Tabla VII.3. Matrices de proyección poblacional (T) que representan el comportamiento demográfico de las poblaciones locales de *Tillandsia recurvata* establecidas sobre árboles de *Prosopis laevigata* de diferentes categorías de tamaño. En el primer renglón algunas entradas son compuestas, pues incorporan la fecundidad (en negritas) y la permanencia o retrogresión. Las categorías de tamaño de los individuos de *T. recurvata* son p = plántulas, a1 = adultos 1, a2 = adultos 2, y a3 = adultos 3 (para las definiciones de dichas categorías de tamaño, consultar el capítulo IV). Para cada matriz se presenta el valor de λ .

Categoría de tamaño del árbol de <i>P. laevigata</i>		$\lambda = 0.92$	p	a1	a2	a3	
1	p		0.38	0.06	0.33	0	
	a1		0.43	0.64	0.12	0	
	a2		0.05	0.24	0.47	0	
	a3		0	0	0.30	0.70	
2	$\lambda = 1.18$						
	p		0.52	0.04+ 0.03	0.44	0.005+ 3.57	
	a1		0.22	0.60	0.03	0.01	
	a2		0.01	0.22	0.58	0.06	
3	$\lambda = 1.13$						
	p		0.43	0.03+ 0.08	0.006+ 0.24	1.63	
	a1		0.38	0.69	0.08	0.03	
	a2		0	0.23	0.61	0.15	
4	$\lambda = 1.10$						
	p		0.49	0.05+ 0.03	0.007+ 0.05	0.003+ 1.8	
	a1		0.302	0.619	0.116	0.011	
	a2		0.008	0.214	0.597	0.072	
			a3	0.000	0.004	0.209	0.841

Nota: La matriz para el parche de la categoría 1 se obtuvo de promediar las dos matrices anuales (2001-02 y 2002-03) de la población de tamaño pequeño y densidad baja reportadas en el capítulo IV; la de la categoría 2 surgió de promediar las matrices de las poblaciones pequeño-media y pequeño-alta; la de la categoría 3 se obtuvo de promediar las de las poblaciones mediana-baja, mediana-media y mediana-alta; y la de la categoría 4 se obtuvo de las poblaciones grande-baja, grande-media y grande-alta. Esto de acuerdo al tamaño de cada árbol al inicio del estudio y según la categorías definidas para *P. laevigata* (ver Tabla IV.1).

Así, cada una de las entradas de la matriz M , M_{abijkl} , representa la probabilidad de que un individuo de *T. recurvata* de tamaño b , establecido en un árbol de categoría j y con estado de colonización l , transite o se convierta en un individuo de categoría de tamaño a , en un árbol de tamaño i y con estado de colonización k . A continuación se explica la manera en la que se calcularon las entradas de cada una de las cuatro sub-matrices D .

Sub-matriz D_{CC} .

La sub-matriz D_{CC} incorpora las transiciones de los individuos de *T. recurvata* que se encuentran en árboles colonizados de diferentes tamaños y que permanecen en esos mismos árboles colonizados, los cuales pueden transitar, a su vez, a otras categorías de tamaño. La sub-matriz D_{CC} está compuesta por 16 sub-sub-matrices T . Por ejemplo, la sub-sub-matriz T_{11} representa el comportamiento demográfico de las poblaciones de *T. recurvata* establecidas en árboles de tipo 1 y que permanecen como árboles de tipo 1 entre t y $t+1$, mientras que la sub-sub-matriz T_{21} se refiere a las poblaciones establecidas en árboles de tipo 1 pero que se convierten en árboles de tipo 2 (Tabla VII.5 – Horvitz y Schemske 1986; Valverde y Silvertown 1977b). Esta misma lógica se aplica para las sub-sub-matrices T_{22} , T_{32} , T_{33} , T_{43} y T_{44} . Así, las entradas de la matriz M que corresponden a la sub-matriz D_{CC} (M_{abijcc}), se calcularon de la siguiente forma:

$$M_{abijcc} = q_{ijcc} * t_{ab} \quad (2)$$

donde t_{ab} representa la probabilidad de que un individuo de *T. recurvata* de la categoría b transite a la categoría a (obtenida de las matrices T de la tabla VII.3) y q_{ijcc} es la probabilidad de que un árbol de tipo j (colonizado) se convierta en un árbol de tipo i (colonizado) entre t y $t+1$ (obtenida de las matrices Q de la Tabla VII.2, correspondiente al modelo del cambio en el número de poblaciones locales). Varias sub-sub-matrices de la sub-matriz D_{CC} están formadas por ceros, pues representan transiciones imposibles entre tipos de poblaciones (por ejemplo, una población establecida en un árbol de tamaño 2 no puede convertirse, en un año, en una población en un árbol de tamaño 4; sin embargo, una población de tipo 4 sí puede recibir semillas provenientes de una población de tipo 2, como se verá más adelante).

Las entradas que representan fecundidad en las 16 sub-sub matrices T que forman a la sub-matriz D_{CC} se modificaron para incorporar el efecto de la dispersión de semillas entre poblaciones (Horvitz y Schemske 1986; Valverde y Silvertown 1977b). En este efecto, se incorporó también la proporción de parches donadores y receptores de semillas, de acuerdo con la estructura del paisaje de la hectárea muestreada, como se verá más adelante. Entre estas entradas de “fecundidad” de estas 16 sub-sub-matrices, se pueden distinguir dos tipos, que se estimaron de diferente forma:

Tabla VII.4. Matriz M que representa el arreglo de las submatrices D_{CC} , D_{RC} , D_{CR} y D_{RR} (C= colonizado; R= recién colonizado). Las entradas que podrían tomar valores diferentes de cero se representan con letras, mientras que las transiciones marcadas en cero no ocurren. Las entradas de fecundidad están marcadas con la letra F, acompañada de un número; éstos últimos representan diversos procesos, según se explica en el texto. Las entradas p_{ab} representan el establecimiento de las plántulas en árboles recién colonizados.

Categoría	tamaño de P.	C																R																			
		1				2				3				4				1				2				3				4							
<i>laevigata</i>		p	a1	a2	a3																																
C	1	p	X	F1	F1	F1	0	F2	F2	F2																											
		a1	X	X	X	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
		a2	X	X	X	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
		a3	X	X	X	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
	2	p	X	F1	F1	F1	X	F1	F1	F1	0	F1	F1	F1	0	F2	F2	F2																			
		a1	X	X	X	X	X	X	X	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
		a2	X	X	X	X	X	X	X	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
		a3	X	X	X	X	X	X	X	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
	3	p	0	F2	F2	F2	X	F1	F1	F1	X	F1	F1	F1	0	F2	F2	F2																			
		a1	0	0	0	0	X	X	X	X	X	X	X	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
		a2	0	0	0	0	X	X	X	X	X	X	X	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
		a3	0	0	0	0	X	X	X	X	x	X	x	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
4	p	0	F2	F2	F2	0	F2	F2	F2	X	F1	F1	F1	X	F1	F1	F1	0	F1	F1	F1																
	a1	0	0	0	0	0	0	0	0	X	X	X	X	X	X	X	X	0	X	X	X	X	0	X	X	X	0	X	X	X	0	X	X	X			
	a2	0	0	0	0	0	0	0	0	X	X	X	X	X	X	X	X	0	X	X	X	X	0	X	X	X	0	X	X	X	0	X	X	X			
	a3	0	0	0	0	0	0	0	0	X	X	X	X	X	X	X	X	0	X	X	X	X	0	X	X	X	0	X	X	X	0	X	X	X			
R	1	p	0	F3	F3	F3																															
		a1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
		a2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
		a3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
	2	p	0	F3	F3	F3																															
		a1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
		a2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
		a3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
	3	p	0	F3	F3	F3																															
		a1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
		a2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
		a3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
	4	p	0	F3	F3	F3																															
		a1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
		a2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
		a3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			

i) Las entradas de fecundidad de las sub-sub-matrices que están en la diagonal principal y en la sub-diagonal de la sub-matriz D_{CC} (marcadas como **F1** en la Tabla VII.4), en las que se incorporaron tres procesos: la probabilidad de que las plántulas producidas por un individuo de una población de tipo j permanecieran entre t y $t+1$ en el mismo árbol (contribución al crecimiento y permanencia de la población “de origen”) y la probabilidad de que las plántulas producidas por un individuo de una población de tipo j se establecieran en otra población de tipo j (*i.e.* de una población colonizada a otra población colonizada – Figura VII.5a).

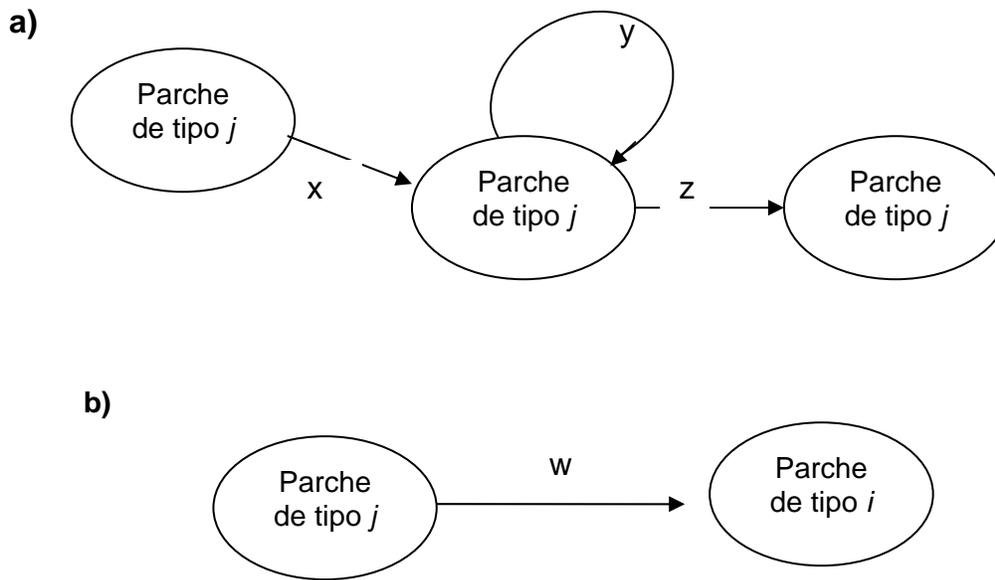


Figura VII.5 Las entradas de fecundidad de las 16 sub-sub-matrices de la sub-matriz D_{CC} son de dos tipos: a) las que representan tanto la llegada de plántulas (x)(es decir, el establecimiento de éstas), como la permanencia (y) y la salida de plántulas (z) entre parches del mismo tipo; y b) la salida de plántulas de parches de tipo j (w) y su llegada a parches de tipo i (ver texto).

ii) Las entradas de fecundidad de las demás sub-sub-matrices (marcadas en la Tabla VII.4 como **F2**) en las que se modeló únicamente la llegada de plántulas a un parche de tipo i , provenientes de parches de tipo j (Figura VII 5b).

Las entradas descritas en i), correspondientes al primer renglón de las siete sub-sub-matrices del primer tipo (marcadas como **F1** en la Tabla VII.4; ver Figura VII.5a), se calcularon como:

$$M_{pl\ b,ij,cc} = (q_{ijcc} \times t_{plb}) + F_{bj} + (F_{bj} \times S \times P_j \times P_i) - (F_{bj} \times S) \quad (3)$$

donde $(q_{ijcc} \times t_{plb})$ representan el valor de la transición correspondiente y F_{bj} es la fecundidad (producción de “plántulas”) de los individuos de la categoría de tamaño b en el parche donador (j); el siguiente término, $(F_{bj} \times S \times P_j \times P_i)$, representa la entrada de “plántulas” por dispersión, provenientes de otras poblaciones locales (en donde S = fracción de plántulas que se dispersa, P_j = proporción del área ocupada por parches de tipo j – donadores–, P_i = proporción del área ocupada por parches de tipo i – receptores); y el último término, $(F_{bj} \times S)$, representa la salida de “plántulas” por dispersión. Puesto que el parámetro S no se conoce con exactitud, se le asignaron valores entre 0.1 y 0.8 para evaluar su efecto en la metapoblación (ver abajo). Los parámetros P_j y P_i se calcularon con base en la proporción del área estudiada que ocupan los árboles de categorías de tamaño 1, 2, 3 y 4, no sólo de *P. laevigata*, sino de todas las especies de árboles presentes en la hectárea de trabajo, con la finalidad de modelar, de una forma más realista, la estructura del paisaje actual. En la ecuación 3, el término que refleja la entrada de “plántulas” por dispersión generalmente es menor que el que se refiere a la salida de “plántulas”, lo cual pretende modelar una realidad biológica que suponemos es acertada para este sistema. Así, efectivamente a mayores valores de S se tendrán valores cada vez menores de plántulas nuevas en cada población local ($M_{plb,ij,cc}$).

Las entradas descritas en **ii)** que se encuentran en el primer renglón de las otras nueve sub-sub-matrices (marcadas como **F2** en la Tabla VII.4; ver Fig. VII.5b) se calcularon solamente como:

$$M_{plb,ij,cc} = (F_{bj} \times D \times P_j \times P_i) \quad (4)$$

pues reflejan únicamente el proceso de llegada de plántulas desde parches de tipo j a parches de tipo i .

Sub-matriz D_{RC} .

La sub-matriz D_{RC} representa la contribución que hacen los individuos de *T. recurvata* que se encuentran en árboles colonizados de diferentes tamaños en el tiempo t , a árboles vacíos, que por la llegada de estas semillas se transforman en “recién colonizados”. Puesto que los individuos de *T. recurvata* establecidos en un árbol de cualquier tipo pueden contribuir a árboles vacíos únicamente a través de la dispersión de semillas y la posterior emergencia de las plántulas, sólo las entradas de fecundidad de las sub-sub matrices que componen a la sub-matriz D_{RC} serán diferentes de cero (marcadas como **F3** en la Tabla VII.4). Estas entradas se calcularon de la siguiente forma:

$$M_{plb,ij,rc} = ((F_{bj} \times S) \times (P_j \times P_j + N)) \times A \quad (5)$$

donde F_{bj} es la fecundidad (producción de “plántulas”) de los individuos de la categoría de tamaño b en el parche donador (j); S es la fracción de plántulas que se dispersa; P_j y P_i representan la proporción del área ocupada por parches de tipo j y de tipo i , respectivamente; N es el número de árboles de tipo 1 que recién se incorporan a la población de parches (lo cual combina la fecundidad de la población de *P. laevigata* y la

probabilidad de que los árboles que van naciendo alcancen el tamaño mínimo colonizable – en este caso el valor de N fue de 0.0028); por último, A representa la probabilidad de colonización, *i.e.* la probabilidad de que las plántulas que se dispersan colonicen un árbol de la categoría de tamaño 1. Este último valor se estimó de acuerdo con la proporción de árboles de *P. laevigata* de la categoría de tamaño 1 que se encuentran ocupados por *T. recurvata* en el área de trabajo (0.63). Los valores de A y de S fueron alterados para simular diferentes grados de dispersión y de colonización, como se verá más adelante en la sección de simulaciones.

Sub-matriz Q_{CR} .

La sub-matriz Q_{CR} representa la transición de los individuos de *T. recurvata* que se encuentran en árboles recién colonizados, *i.e.* plántulas, y que pasan a considerarse árboles ya colonizados a partir de que dichas plántulas se establecen y se convierten en juveniles. Por esta razón, las únicas entradas diferentes de cero en las sub-sub-matrices de la sub-matriz Q_{CR} son las que representan la transición de plántulas a juveniles en cada una de ellas (Tabla VII.4). Los valores de estas entradas se tomaron directamente de la probabilidad de transición de plántulas a juveniles en una población de tipo 1 ($P_{ab}=0.434$), en una población de tipo 2 ($P_{ab} = 0.222$), en una población de tipo 3 ($P_{ab}= 0.377$) y en una población de tipo 4 ($P_{ab}= 0.302$) (tomados de la Tabla VII.3). Debe considerarse que las plántulas pueden no transitar a la categoría siguiente en un año, sino que pueden permanecer como plántulas. Sin embargo, esas plántulas no contribuyen todavía a que la población de *T. recurvata* ya se considere propiamente “establecida”, proceso que se pretende reflejar con esta sub-matriz. Por esa razón, las entradas de permanencia de plántulas no se incluyeron (*i.e.* se les dio un valor de cero) en este caso.

Sub-matriz D_{RR} .

Todas las entradas de esta sub-matriz tienen un valor de cero, puesto que se consideró que los individuos de *T. recurvata* en una población recién establecida (*i.e.* árbol recién colonizado) no permanecen en esta categoría de colonización.

B.3 - Simulaciones para evaluar los cambios en el número de individuos

De este modelo se puede obtener una tasa de crecimiento global que refleja los cambios en el número de individuos de *T. recurvata* en la metapoblación. En este caso, el modelo se utilizó para abordar las siguientes preguntas:

a) ¿Cómo afecta a la tasa de crecimiento del número de individuos de *T. recurvata*, la proporción del área ocupada por árboles (parches) colonizables de diferentes tamaños (P_j y P_i en la ecuación 3)? Para responder a esta pregunta se hicieron dos simulaciones, aumentando dos veces y dos veces y media el “área colonizable” en el paisaje. De la hectárea de trabajo (10,000 m²), nuestros datos indican que el 38% corresponde a “espacio colonizable” (3,859 m² – que es la suma de la cobertura de todos los árboles de *P. laevigata*, *Cercidium praecox*, *Acacia bilimekii*, *A. constricta* y *Mimosa adenanthoides* de las categorías 1 a 4; los árboles de estas cinco especies son los que soportan al 93% de los individuos de *T. recurvata* encontrados en la hectárea de trabajo – ver capítulo III). Ese 38% está conformado de la siguiente manera: los árboles de la categoría de tamaño 1 representan 4.73%; los de la categoría 2 corresponden al 6.18%; los de la 3 son el 10.03%; y los de la 4 suman el 17.66%. Estos valores corresponden a las P_j y P_i citadas con anterioridad. Para simular un aumento en este “área colonizable”, se multiplicaron dichos valores por 2 y por 2.5 (lo cual llevaría a que el 76% y el 99% del área correspondiera a “espacio colonizable”, respectivamente – Tabla VII.5).

Tabla VII.5. Proporción observada y simulada del área del paisaje correspondiente a “espacio colonizable”, según la abundancia de árboles de diferentes categorías de tamaño.

Tipo de parche	Porcentaje del área ocupada por árboles de cada categoría	Proporción observada correspondiente a árboles de cada categoría	Proporción observada \times 2	Proporción observada \times 2.5
1	4.72	0.047	0.094	0.140
2	6.17	0.062	0.124	0.155
3	10.03	0.100	0.200	0.251
4	17.66	0.177	0.354	0.442
Total	38.6	0.386	0.762	0.988

b) ¿Cómo afectan a la tasa de crecimiento de la población global de *T. recurvata* (en términos del número de individuos) los cambios en la fracción de semillas que se dispersa fuera de los parches ocupados? Para simular este efecto, se modificaron los valores de S en las ecuaciones 3, 4 y 5. Los valores que se le asignaron a S fueron: 0, 0.01, 0.1, 0.3, 0.5, 0.7 y 1 (*i.e.* desde una dispersión casi nula, hasta la posibilidad de que todas las “plántulas” se dispersen fuera de sus parches locales). Según los resultados del capítulo VI, el valor real de S debe estar entre 0.6 y 0.7 (Tabla VI.2: 0.021 + 0.59, que representan la probabilidad promedio de arribar a 5 ó 7 m, sumada a la probabilidad promedio de perderse y de caer al suelo; y Tabla

VI.3: $0.006 + 0.68$ que son las probabilidades que presentaron las semillas que llegaron a un destino cuantificable o que se perdieron).

c) ¿Cómo afectan a la tasa de crecimiento de la población global de *T. recurvata* (en términos del número de individuos), las variaciones en la probabilidad de colonización de árboles? Este efecto se analizó modificando los valores de A de la ecuación 5. El valor original (*i.e.* observado) de A fue de 0.63 (*i.e.* proporción de árboles de *P. laevigata* de la categoría 1 que están ocupados por *T. recurvata*). Para simular diferentes probabilidades de colonización, a esta variable se le dieron valores de 0, 0.1, 0.5, 0.7 y 1.

d) ¿Cómo afectarían a la tasa de crecimiento de la población global de *T. recurvata* (en términos del número de individuos), los cambios en la fecundidad de *T. recurvata*? Para evaluar este efecto, se modificaron los valores de la fecundidad de las poblaciones locales de *T. recurvata*, *i.e.* F_{bj} en las ecuaciones 3, 4 y 5. Para esto, los valores de fecundidad se multiplicaron por diferentes factores, aumentando o disminuyendo la fecundidad en ciertas proporciones.

Resultados (Modelo B)

a) Efecto de la variación en la proporción del área ocupada por árboles colonizables y en la fracción de semillas que se dispersa – Al aumentar la proporción del área ocupada por parches colonizables (por ejemplo, de 38% a 99%), se observa un aumento en la λ_m , que representa la tasa a la que crecería la metapoblación en términos del número de individuos (Fig. VII.6). Sin embargo, este cambio es función, a su vez, de la fracción de semillas que se dispersa: cuando las semillas se dispersan en un paisaje en donde sólo el 38% del área está ocupada por parches colonizables, se observa una disminución en λ_m al aumentar la dispersión de semillas; cuando se contempla un escenario en donde el 76% del paisaje está cubierto por parches colonizables, λ_m alcanza mayores valores y éstos nunca decrecen por debajo de 1.07, aún cuando el 100% de las plántulas se dispersa; por último, en un paisaje en el que el 99% del área está cubierta por árboles colonizables, un aumento en la fracción de semillas que se dispersa lleva, en general, a un aumento en λ_m (Fig. VII.6).

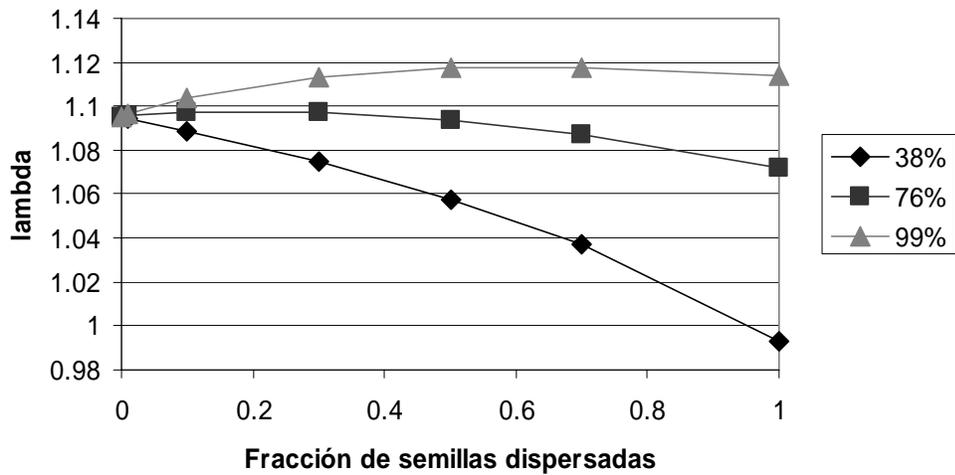


Figura VII.6 Resultados de las simulaciones que evalúan el efecto de los cambios en la fracción de semillas dispersadas sobre la tasa de crecimiento del número de individuos de *Tillandsia recurvata* en paisajes con distintas estructuras (*i.e.* diferentes proporción del área colonizable – dadas por las diferentes líneas en la gráfica). La probabilidad de colonización utilizada para estas corridas fue de 0.63, que es la proporción observada de árboles de *P. laevigata* que están colonizados por *T. recurvata*.

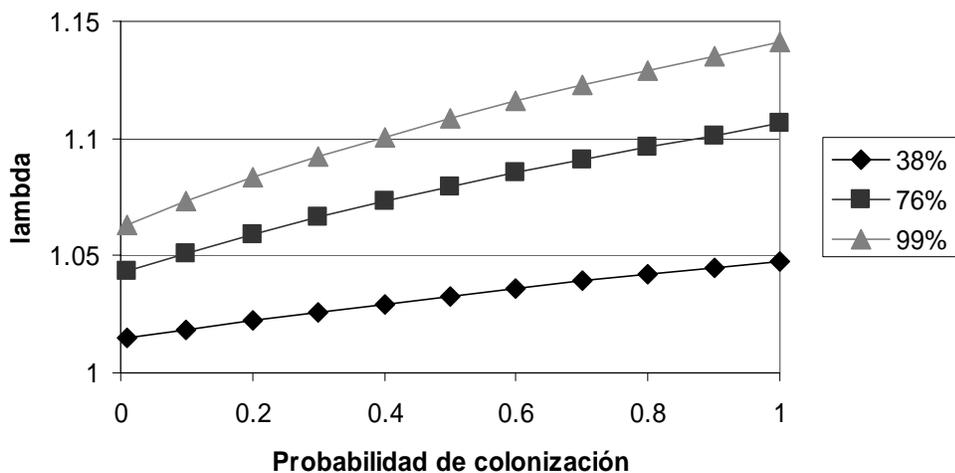


Figura VII.7 Resultados de las simulaciones que evalúan el efecto de los cambios en la probabilidad de colonización sobre la tasas de crecimiento de la población global de *Tillandsia recurvata* en paisajes con distintas estructuras (en términos del porcentaje del área que es colonizable, dados por las diferentes líneas). La fracción de dispersión fue de 0.7 (según datos del experimento de dispersión del capítulo VI).

b) Efecto de la variación en la proporción del área ocupada por árboles colonizables y de los cambios en la tasa de colonización – Al aumentar la probabilidad de colonización (cuyo valor original era de 0.63), aumentó la tasa de crecimiento de la población global (Figura VII.7). Incluso en un paisaje en el que el 38% del área corresponde a parches colonizables se observa una tasa de crecimiento mayor de la unidad, lo que implica que habría un incremento en el número de individuos de *T. recurvata*. En un paisaje más densamente poblado de parches colonizables, se observaría un aumento notorio en la tasa de crecimiento de la población global (Fig. VII.7).

c) Efecto de la variación en la proporción del área ocupada por árboles colonizables y de los cambios en la fecundidad de las poblaciones locales – En un paisaje con un 38% del área ocupada por parches colonizables, una disminución de la fecundidad a la mitad de su valor original llevaría a la población global a disminuir de tamaño, con valores de λ_m por debajo de la unidad (Fig. VII.8); por otro lado, al aumentar la fecundidad a tres veces su valor original, el valor de λ_m sería de 1.15. En un paisaje en el que una mayor proporción del área estuviese cubierta por parches colonizables, se observaría un aumento general de λ_m ; en estas condiciones, una disminución en la fecundidad también llevaría a una disminución marcada de la tasa de crecimiento de la población global (Fig. VII.8).

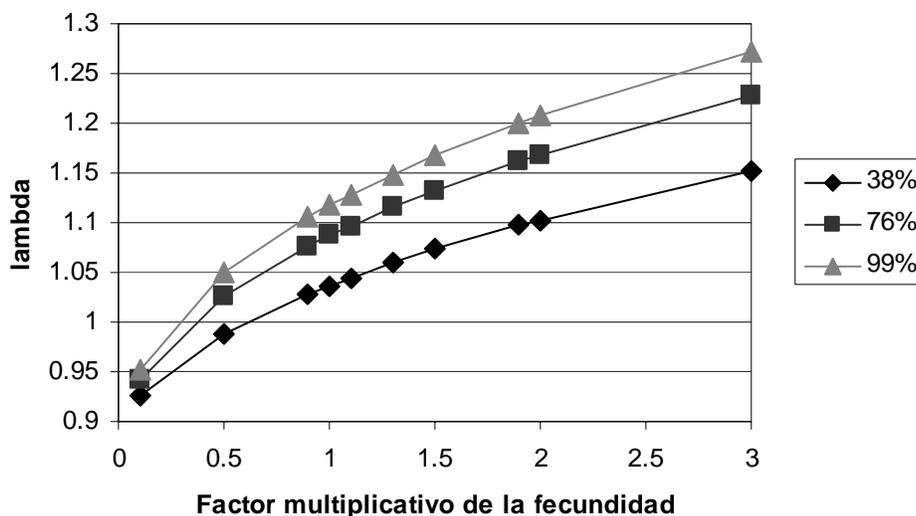


Figura VII.8 Resultados de las simulaciones que evalúan el efecto de los cambios en la fecundidad de *T. recurvata* sobre la tasa de crecimiento de la población global en paisajes con distintas estructuras (en términos de la proporción del área ocupada por árboles colonizables – dado por las diferentes líneas). Los cambios en la fecundidad se representan en el eje de las x como factores multiplicativos (*i.e.* las condiciones originales se obtienen al multiplicar la fecundidad original por uno, mientras que al multiplicar la fecundidad original por dos se representa un aumento del 100% en la fecundidad). Se utilizó un valor de 0.63 para la tasa de colonización y un valor de 0.7 para la fracción de semillas que se dispersa.

Discusión

En este capítulo se presentan dos modelos que intentan explicar de forma espacialmente implícita, el comportamiento de la metapoblación de *T. recurvata*. Para cada uno de ellos se consideraron los factores que pueden jugar un papel importante en el comportamiento de la metapoblación. Una de las grandes ventajas de trabajar con modelos matemáticos es que a partir de ellos se puede evaluar la importancia de variables cuyo efecto no se conoce en detalle (Gillman y Hails 1997). En este caso nosotros evaluamos la importancia de diversas variables sobre: a) el número de poblaciones locales (*i.e.* la proporción de los parches colonizables que estarían colonizados), y b) la tasa de cambio en el número de individuos de *T. recurvata* a nivel de toda la metapoblación. Es necesario aclarar que la mayoría de los modelos metapoblacionales sólo abordan el nivel que se refiere al número de poblaciones (Valverde y Silvertown 1997a), mientras que los modelos demográficos complejos abordan los cambios en el número de individuos (Horvitz y Schemske 1986; Cipollini *et al.* 1993; Valverde y Silvertown 1997b). En este caso hemos abordado ambos niveles, reconociendo que presentan dinámicas acopladas: lo que ocurre en un nivel afecta al otro y viceversa. Es importante abordar ambos niveles de estudio para entender la dinámica de ocupación del paisaje de una especie que se comporta como una metapoblación. Por ejemplo, el número de poblaciones (no. de árboles colonizados) podría ir en aumento a pesar de que el número de individuos a nivel global fuera disminuyendo. El caso contrario también podría ocurrir. Esto dependería básicamente de la probabilidad de dispersión y del éxito de establecimiento de las semillas dispersadas. Los modelos aquí planteados permitieron evaluar bajo qué condiciones se presentaría cada uno de estos escenarios.

A. Proyección de los cambios en el número de poblaciones

El modelo que proyecta el cambio en el número de poblaciones de la metapoblación de *T. recurvata* consideró el efecto de la dinámica de colonización de parches. En este modelo se estimó el comportamiento del número de parches ocupados de una forma similar a como lo hizo Levins (1969) con su modelo espacialmente implícito, *i.e.*, evaluando el cambio en la *proporción* de los parches disponibles que están ocupados por la especie de interés. Como era de esperarse, al aumentar la fecundidad de la población de *P. laevigata* se observó un aumento en la tasa de crecimiento de la población de parches, sin embargo, se notó simultáneamente una disminución en la proporción de parches ocupados. Lo anterior está relacionado con el hecho de que, en una población que está creciendo más rápidamente, aumenta la proporción de individuos pequeños en la estructura poblacional. En este caso los individuos pequeños son los que tienen una menor probabilidad de ser colonizados (0.63). Esto explicaría por qué disminuiría la proporción de parches ocupados al aumentar la tasas de crecimiento de la población de *P. laevigata*. Sin embargo, en este caso una disminución de la proporción de parches ocupados no está asociada

necesariamente a una disminución en el número neto de poblaciones de *T. recurvata*, por lo que la metapoblación sería capaz de persistir.

Según los resultados de este modelo, los cambios en la probabilidad de colonización (que se presume es función de la cantidad y de la eficiencia de la dispersión, entre otras cosas) afectarían la proporción de parches ocupados y desocupados (Fig.VII.5). Sin embargo, se necesitaría que la colonización disminuyera muy marcadamente para que se observaran cambios importantes en la proporción de árboles ocupados. De acuerdo con esto, las tasas de colonización observadas (estimadas con base en la ocupación actual de los árboles) son suficientemente altas para permitir la persistencia de la metapoblación. Algunos de los factores que llevarían a una disminución de la tasa de colonización sería el excesivo ramoneo o poda de los árboles, lo cual los mantendría en categorías de tamaño muy pequeñas y con probabilidades bajas de ser colonizados; la eliminación de árboles del paisaje llevaría también a un paisaje más ralo, con una frecuencia mucho menor de parches ocupables, lo cual afectaría la probabilidad de que los árboles se colonizaran. Es importante notar que la gráfica de la Fig. VII.5 parece mostrar una especie de punto crítico para el valor de la tasa de colonización, pues multiplicando la probabilidad de colonización observada por 0.1, la proporción de parches ocupados decae abruptamente. Este comportamiento en el que un pequeño cambio en uno de los parámetros del sistema, lo lleva a un cambio drástico en su estado, es característica de los sistemas complejos (Bascompte y Solé 1996). Por otro lado, la probabilidad de colonización de los árboles podría aumentar, por ejemplo, si incrementara la cercanía entre parches, lo cual promovería la llegada de las semillas a los árboles cercanos, o si el tamaño promedio de los árboles tendiera a incrementar.

Ya que la población de árboles es la base sobre la que se establece la metapoblación de *T. recurvata*, la dinámica de la población de árboles se consideró como un aspecto fundamental de este modelo. Así, la matriz de *P. laevigata* sirvió como base para el mismo. Dicha matriz proyecta una población en crecimiento moderado, lo cual parece reflejar la realidad en alguna medida, pues la población estudiada de *Prosopis laevigata* parece “robusta”. Sin embargo, *P. laevigata* no es el único hospedero de *T. recurvata*. Por lo tanto, un elemento a considerar sería la inclusión explícita de parches colonizables de diferentes especies, no nada más de distintas categorías de tamaño, como hicimos en el presente capítulo, reflejando de manera más precisa la estructura del paisaje (Hanski 1994 a y c; Vos *et al.* 2001; Verheyen *et al.* 2004; Jepsen *et al.* 2005; Lee y Thompson 2005). El modelo metapoblacional aquí propuesto toma en cuenta un número limitado de variables y no incluye al espacio como una variable explícita, lo cual hace quizá que sea poco realista; sin embargo, sí tiene cierta generalidad, pues permite abordar el estudio de procesos biológicos relevantes para la dinámica de cualquier metapoblación.

B. Tasa de crecimiento de la población global en términos del número de individuos de *Tillandsia recurvata*.

En este modelo se evaluó el papel que juega la dispersión de semillas (fracción de semillas que sale de su población de origen), la probabilidad de colonización de los árboles y la producción de plántulas de *T. recurvata* en las poblaciones locales, sobre la tasa de crecimiento de la población global de *T. recurvata* (λ_m) en distintos escenarios que simulaban diferentes densidades de árboles disponibles en la metapoblación. En una metapoblación, la dispersión de semillas es el factor que promueve la colonización de nuevos parches y retrasa o evita la extinción de las poblaciones propensas a extinguirse (Levins 1969; Brown y Kodrik-Brown 1977; Hanski 1991; Hanski 1994a, 1994b, 1994c, 1998; Olivieri *et al.* 1995; Ims y Yoccoz 1997). Sin embargo, conforme aumenta la dispersión de semillas, disminuye la tasa de crecimiento de las poblaciones locales, pues una gran proporción de las semillas dispersadas se pierde y no alcanza a establecerse en sitios seguros para la germinación y el establecimiento (Sterns 1976; Horvitz & Schemske 1986; Valverde y Silvertown 1997b; Zotz 1998). En *T. recurvata*, aparentemente una alta proporción de las semillas producidas sale de su población de origen (ca. el 70% - Capítulo VI). Esto significa que, en las condiciones actuales, una alta proporción de las semillas se “pierden” durante el proceso de dispersión; sin embargo, la población global de *T. recurvata* aparentemente está creciendo, fundamentalmente gracias a las semillas que se establecen en las poblaciones existentes. En realidad, la colonización de nuevos árboles y el consecuente aporte de nuevos individuos a la metapoblación como producto de la formación de nuevas poblaciones locales son, tal vez, de poca importancia en cuanto a al crecimiento de la población global. Si en el modelo se aumenta el número de semillas que sale de las poblaciones locales y no se modifica la densidad de parches receptores, ni la probabilidad de colonización, lo que se observa es, efectivamente, una disminución de la tasa de crecimiento de la población global de *T. recurvata* (Fig.VII.6). De esta forma, queda claro que el número de individuos que forman a la metapoblación en las condiciones actuales, se mantiene debido a los individuos establecidos en las poblaciones existentes y que los eventos de colonización difícilmente aumentarán la tasa de crecimiento de la población global (en términos del número de individuos), aunque definitivamente de estos eventos depende la persistencia de la metapoblación por el hecho de que representan la única forma de creación de nuevas poblaciones.

Por otro lado, si se aumenta la densidad de parches colonizables en el paisaje (*i.e.* del 38 al 76 o 99% - Figura VII.6), la tasa de crecimiento de la población global de *T. recurvata* (λ_m) se mantendrá en valores más altos, aun cuando exista una pérdida considerable de semillas como consecuencia de la dispersión. Esto refleja que las probabilidades de que los individuos se establezcan en otros árboles serán más altas en un paisaje con mayor densidad de árboles.

Ahora, una modificación en la estructura del paisaje que lleve a que el 76 o 99% del área esté constituida por parches ocupables, es un evento improbable en las condiciones de aridez que predominan en la región de estudio. Para que el 76 o 99% del área estuviera ocupada por parches ocupables, sería necesaria una mayor humedad y condiciones más mésicas. Sin embargo, bajo esas condiciones *T. recurvata* raramente se establece (Hietz y Hietz-Seifert 1994).

Al modificar en el modelo la probabilidad de colonización de los parches disponibles, se observó un aumento considerable de la tasa de crecimiento de la población global de *T. recurvata* en todos los escenarios (Fig.VII.7), alcanzando los mayores valores cuando el 99% del área estuvo constituida por parches ocupables. La probabilidad de colonización de los árboles dependería del éxito de la germinación y establecimiento de plántulas, lo cual, a su vez, depende indirectamente del tamaño del árbol y de su identidad específica. Es decir, a mayores probabilidades de colonización, la “pérdida” de las semillas que se dispersan es menor, por lo que la tasa de crecimiento de la población global se ve favorecida. Esto ocurriría en años (o en sitios) en los que las condiciones para la germinación y el establecimiento sean favorables.

La fecundidad de los individuos de *T. recurvata* varía notoriamente, tanto en el tiempo como en el espacio (Capítulo IV). Esta variación debe estar relacionada con la incidencia de condiciones ambientales más o menos favorables para la producción de semillas, la germinación y el establecimiento de plántulas, por ejemplo, con años de mayor o menor precipitación. Es de esperarse que si existe una mayor producción de semillas en las poblaciones locales de *T. recurvata*, aumente la tasa de crecimiento de la población global y que este aumento se potencie al incrementarse el área constituida por parches colonizables en el paisaje (Fig. VII.8). Sería necesario investigar qué tipo de condiciones determinarían aumentos del 50, 100 y hasta 200% en la fecundidad de *T. recurvata* en condiciones reales. Después de analizar las variables anteriores, podría concluirse que las variables de las cuales depende más claramente el crecimiento de la población global de *T. recurvata* son la fecundidad y la probabilidad de colonización.

El modelo matricial que se utilizó para proyectar el cambio en el número de individuos de la población global de *T. recurvata* partió del seguimiento de los destinos de los individuos en diferentes tipos de parches, así como del seguimiento de los parches mismos y sus cambios a través del tiempo; además, se incorporó la interacción entre parches como producto de la dispersión. Hasta este nivel de análisis, el modelo es similar al propuesto por Horvitz y Schemske (1986) y posteriormente aplicado por Cipollini *et al.* (1993) y Valverde y Silvertown (1997b), con la diferencia de que en nuestro caso, la dinámica de parches representa en sí misma un proceso poblacional, por lo que, a diferencia de los modelos mencionados, sí refleja un proceso de ganancias y pérdidas de parches.

Por otro lado, nuestro modelo incorporó un nivel más de análisis: el proceso de colonización de nuevos árboles. Esto se logró a través de la división de la matriz de 32×32 en cuatro sub-matrices, lo cual permitió separar los procesos de colonización de las nuevas poblaciones (sub-matriz D_{RC}), incorporar el proceso de establecimiento de plántulas de *T. recurvata* en estas nuevas poblaciones incipientes (sub-matriz D_{CR}), y analizar lo que ocurre en los parches ya ocupados (sub-matriz D_{CC}). Además, se integró a todo esto el efecto de la dispersión de semillas entre parches, tomando en cuenta la estructura del paisaje en términos de la proporción del área que está ocupada por diferentes tipos de parches. Este último punto es importante, pues a pesar de que nuestro modelo no es espacialmente explícito, sí contempla la posibilidad de incorporar esta última variable espacial de manera más detallada en comparación con otros modelos espacialmente implícitos. Todo esto da como resultado un modelo innovador en ecología de poblaciones, el cual puede ser de mucha utilidad para comprender la dinámica global de especies que ocupan un hábitat naturalmente fragmentado, como es el caso de las epífitas (Snaell *et al.* 2003; Snall *et al.* 2005; Snaell *et al.* 2005; Ticktin 2005).

Capítulo VIII. Discusión General

En esta tesis se han abordado diferentes aspectos que en conjunto intentan explicar la dinámica metapoblacional de la epífita *Tillandsia recurvata*. El enfoque metapoblacional utilizado para el análisis de este sistema es, en sí mismo, una de las principales contribuciones de este trabajo, pues en se trata de un tema que se ha abordado sólo en contadas ocasiones utilizando especies vegetales. A partir del análisis de este sistema podemos concluir que el enfoque metapoblacional es útil y adecuado para el estudio de especies epífitas, pues el concepto de metapoblación realmente permite analizar estos sistemas desde una perspectiva novedosa y entender aspectos particulares de su dinámica espacio-temporal que no se habían abordado desde otros puntos de vista. Asimismo, este trabajo contribuye al conocimiento del comportamiento demográfico de la especie de estudio, así como al de su especie hosdepera principal, *Prosopis laevigata*, que es una especie dominante en la zona de estudio en el Valle de Zapotitlán Salinas en Puebla.

Se reconoce que la preferencia de hospederos constituye un aspecto primordial para el establecimiento de las poblaciones de *T. recurvata*, pues la presencia de ciertos forofitos determinará su abundancia y distribución. Por ejemplo, en la zona de estudio, los árboles o arbustos dominantes son *Prosopis laevigata*, *Acacia bilimekii* y *Mimosa adenanthoides*, de los cuales únicamente los primeros dos representan parches ocupables para la epífita en cuestión. Del estudio realizado se deriva que ciertas características del árbol, como su identidad específica y su tamaño, son aspectos determinantes para el establecimiento de la epífita.

El estudio de la estructura y dinámica de poblaciones de plantas epífitas puede contribuir de manera importante a ofrecer un cuerpo de datos empíricos que consoliden a la teoría metapoblacional. Ésta ha cobrado relevancia en fechas recientes debido principalmente a la fragmentación del paisaje como consecuencia de las actividades humanas (Harris y Silva López 1992). De esta forma, mientras más conocimiento se tenga sobre los factores que afectan la dinámica metapoblacional de las especies, se podrá contribuir en mayor medida a su conservación, debido al vínculo que se ha establecido entre la biología de la conservación y la teoría de metapoblaciones (Hanski 1989; Hanski y Gilpin 1991; Marsh y Trenham 2001; Ticktin 2005). En este contexto, el estudio de especies como *Tillandsia recurvata*, que viven en un hábitat naturalmente fragmentado, que presentan una dinámica de extinción/colonización de las poblaciones locales y en la cual la dispersión de semillas es el proceso que determina la colonización de nuevos forofitos, puede contribuir de manera importante a la comprensión del comportamiento de las metapoblaciones en la naturaleza y a la biología de la conservación, pues probablemente muchas otras

especies presentan estructuras espaciales y dinámicas temporales análogas; particularmente en el contexto de ambientes altamente fragmentados, es fundamental tener conocimiento sobre los procesos que determinan la extinción local y que permiten la recolonización de los parches ocupables por parte de las especies de interés, de tal manera que sea posible diseñar estrategias de conservación que tomen en cuenta estos elementos (Schemske *et al.* 1994).

Sin embargo, es preciso reconocer que no todas las especies que se distribuyen en un hábitat fragmentado presentan una dinámica metapoblacional (Harrison 1994; Hanski 1999; Freckleton y Watkinson 2003) y, por otro lado, la existencia de metapoblaciones de plantas ha sido un tema controversial (Husband y Barrett 1996). Una condición fundamental para considerar a un sistema como una metapoblación es que exista un balance entre la colonización y la extinción de las poblaciones locales, y que la dispersión sea el factor promotor de los eventos de colonización (Hanski 1999; Freckleton y Watkinson 2003). Claramente esto limita en gran medida el tipo de sistemas que podríamos concebir como metapoblaciones. En el mejor de los casos, lo anterior enfatiza la dificultad para concluir inequívocamente acerca de la naturaleza metapoblacional de muchos sistemas espacialmente fragmentados. Sin embargo, muchos autores han argumentado que para que el concepto metapoblacional tenga validez y utilidad, debe tener también cierta generalidad. En este sentido, se ha destacado la importancia de adquirir un enfoque metapoblacional siempre que el supuesto de que las poblaciones locales son entidades aisladas claramente no se cumpla (Hanski y Simberloff 1997; Ticktin 2005).

En el sistema formado por *Tillandsia recurvata* y sus forofitos, las poblaciones locales surgen y desaparecen a través del tiempo, y la dispersión de semillas es el proceso responsable de que se colonicen nuevos forofitos. Estas características definen a este sistema de manera inequívoca como una metapoblación. En esta tesis, la metapoblación de *T. recurvata* se estudió utilizando un enfoque reduccionista, en el sentido de que se partió de la base de que al entender aspectos importantes de los elementos que componen al sistema, será posible comprender aspectos importantes del sistema como un todo. Así, los “elementos” que se estudiaron, fueron los siguientes: a) se definieron los parches colonizables de esta especie en un paisaje semi-árido en la región de Tehuacan (Capítulo III); b) se evaluó el comportamiento demográfico de diferentes poblaciones de *T. recurvata* (Capítulo IV); c) se describió la dinámica de aparición/desaparición de los parches ocupables (Capítulo V); y d) se analizó la dispersión de sus semillas (Capítulo VI). Con la información obtenida sobre el comportamiento de estos “elementos” del sistema, se diseñaron dos modelos matriciales que proyectan los cambios en el número de poblaciones y el número de individuos de *T. recurvata* que componen a la metapoblación a través del tiempo (Capítulo VII); con estos modelos se evaluó la importancia de diferentes procesos que toman lugar a nivel metapoblacional, como la disponibilidad de parches, la fracción de semillas que se dispersa, la

probabilidad de colonización de nuevos árboles y la estructura del paisaje. A continuación se discute la relevancia de cada uno de estos aspectos del estudio en su contribución a la comprensión de la dinámica del “todo”, *i.e.*, de la metapoblación.

a) Identificación de los parches colonizables

A diferencia de lo que ocurre en otras metapoblaciones, en las que la ocupación del espacio es un fenómeno de tipo binario (*i.e.* sólo hay parches ocupables y hábitat no colonizable), en el caso de muchas epífitas se puede reconocer un conjunto de parches ocupables que claramente difieren en su nivel de ocupación, lo que seguramente es resultado de diferencias en su “calidad”, por ejemplo, en lo que se refiere al tipo de microambientes que ofrecen para la germinación, el establecimiento, el crecimiento y la supervivencia de las epífitas (Johansson, 1974; Benzing, 1981b; Bennet, 1986; Benzing, 1990; Andrade y Nobel, 1997; Callaway et al. 2001; Hofstede et al. 2001). En este sentido, la comprensión de la dinámica metapoblacional depende de que se aborde este nivel de complejidad, partiendo del reconocimiento de los diversos parches colonizables y de su diferente nivel de idoneidad para la formación de poblaciones locales. En esta tesis se abordó este tema a través de la identificación de los parches colonizables de *T. recurvata* en la zona de estudio (Capítulo III). Desgraciadamente no fue posible incorporar toda la complejidad encontrada en este rubro a los modelos metapoblacionales de los capítulos subsecuentes, sino que la diversidad de parches colonizables y sus diversos niveles de ocupación debió de ser simplificada al considerar sólo los parches que mostraron un mayor nivel de ocupación. En este sentido, quedó claro que *T. recurvata* en el área de estudio se establece preferentemente sobre tres especies de árboles: *Acacia bilimekii*, *Cercidium praecox* y *Prosopis laevigata*, aunque es capaz de germinar y sobrevivir sobre otros forofitos. Una consecuencia fundamental de este hecho es que la distribución y abundancia de *T. recurvata* dependerá de la composición específica y de la distribución en el paisaje de las diferentes especies de forofitos.

Un aspecto que fue difícil delimitar en la metapoblación estudiada fue si cada árbol funciona realmente como una población local, o si más bien son grupos de árboles cercanos los que podrían funcionar como poblaciones locales, pues en algunos casos varios árboles se encontraban muy cerca entre ellos, casi con sus copas combinadas. Si los árboles individuales están funcionando como poblaciones locales, entonces claramente ocurren eventos de colonización (cuando los árboles que van apareciendo son colonizados) y de extinción (cuando los árboles mueren o son derribados). Sin embargo, si las poblaciones locales fueran los grupos de árboles, entonces los procesos de colonización/extinción no serían tan claros. La existencia de una dinámica metapoblacional sería más clara si son los árboles individuales los que funcionan como poblaciones locales. Esto dependerá de la estructura del paisaje, *i.e.* de la distribución

espacial y las abundancias relativas de las diferentes especies de árboles. En la hectárea de trabajo, los árboles se encuentran muy próximos entre ellos (*ca.* 2 m), de tal forma que no se detectó un efecto de la distancia entre árboles sobre la probabilidad de que éstos estuvieran colonizados, es decir, la distancia entre árboles en este caso no parece representar una limitante para la colonización. Sin embargo, aun si fueran los grupos de árboles los que funcionan como poblaciones locales, de todas formas la dinámica del sistema estaría influida por procesos característicos de las metapoblaciones, particularmente por la dispersión de semillas. Actualmente se están llevando a cabo análisis genéticos detallados en *Tillandsia recurvata* con la ayuda de microsátélites que pretenden evaluar la importancia de la dispersión y el efecto de la distancia entre árboles sobre el nivel de “contacto” genético entre poblaciones locales (García Morales, en preparación; Ramírez Padilla, en preparación).

Las consecuencias de la disposición espacial de los parches en una metapoblación no han sido exploradas profundamente. Un análisis espacial detallado, como el que brindan los modelos espacialmente realistas, por ejemplo, el Modelo de Función de Incidencia (Hanski 1994a, 1994c) ayudaría a evaluar lo anterior. Según las investigaciones de Hanski (1994a; 1999) y otros autores (Cruzan 2001; Menéndez y Thomas 2002), la distancia entre parches es uno de los factores fundamentales que promueve o evita la colonización de los mismos. Otra característica que resultó ser importante para la colonización de los parches fue su tamaño (volumen del árbol). Mientras más grande es un árbol, existe una mayor probabilidad de que se encuentre colonizado, quizá porque lleva más tiempo de estar expuesto a la colonización, porque es más fácilmente encontrado por las semillas dispersadas desde otros parches ocupados, y/o porque alberga una mayor cantidad de micrositios adecuados para el establecimiento (Bennett, 1986; Zimmerman y Olmsted, 1992; Hietz *et al.* 1996; Annaselvam y Parthasarathy, 2001; Nieder *et al.* 2000, 2001; entre otros). En otros sistemas se ha observado que los árboles de mayor tamaño efectivamente sostienen poblaciones densas de epífitas (Johansson, 1974; Bennet, 1986; Zimmerman y Olmsted, 1992; Hietz *et al.* 1996; Annaselvam y Parthasarathy, 2001; Nieder *et al.* 2000, 2001; Mondragón, 2001), lo cual confirma la observación hecha en el contexto de la teoría metapoblacional de que los parches de mayor tamaño albergan poblaciones más grandes (Uezu *et al.* 2005).

b) Dinámica poblacional de Tillandsia recurvata

Dada la falta de conocimiento sobre los procesos poblacionales en plantas epífitas, uno de los objetivos de este estudio fue analizar la demografía de *Tillandsia recurvata* en sí misma, además de utilizar este conocimiento para modelar su dinámica metapoblacional. Al igual que en *Tillandsia brachycaulos* (Mondragón *et al.* 2004), en *T. recurvata* también parece haber una gran variación temporal en la dinámica demográfica. En particular, durante los dos años de estudio se observó un bajo reclutamiento de nuevos

individuos, lo que en términos efectivos representó disminuciones en el tamaño de las poblaciones locales. Sólo cuando se utilizaron los valores estimados de producción de semillas y de germinación (λ mecanicista) se proyectaron aumentos en el número de individuos al interior de las poblaciones locales. Sin embargo, en otros años se han observado eventos masivos de reclutamiento de plántulas que seguramente incrementan los valores de la tasa de crecimiento poblacional.

Uno de los puntos de gran interés de nuestro trabajo fue la descripción del comportamiento demográfico de *T. recurvata* en parches de diferentes tamaños y con distintas densidades poblacionales. Este análisis pretendía esclarecer una serie de aspectos, como la posible existencia de denso-dependencia en las tasas de crecimiento de las poblaciones y el efecto potencial del tamaño del parche sobre la dinámica poblacional local, aspectos que han mostrado ser de gran importancia para la dinámica de las metapoblaciones (Woiwood y Hanski 1992; Hanski *et al.* 1996; Crone *et al.* 2001). Sin embargo, los resultados a este nivel fueron poco concluyentes: no se encontraron evidencias de crecimiento poblacional denso-dependiente y tampoco se encontró una relación entre el tamaño del parche y el comportamiento demográfico de las poblaciones (en lo que se refiere al valor de λ). Se encontró que el valor de λ se asoció positivamente sólo con el tamaño de la población (*i.e.* número de individuos), independientemente de su densidad (ind/m^3) o del tamaño del parche en el que se encontraba (volumen del árbol). Estos hallazgos enfatizan la necesidad de profundizar en nuestra comprensión de los factores que afectan la dinámica de las poblaciones locales. Es importante comprender qué variables determinan que se presenten mayores o menores tasas de reclutamiento o de mortalidad en las poblaciones locales, pues estos son los procesos principales de los que depende su dinámica demográfica. A pesar de que las variaciones en las condiciones climáticas podrían concebirse como relativamente homogéneas a nivel regional y, por lo tanto, como una fuente de probable sincronización en la dinámica de las poblaciones locales (Capítulo IV), también es cierto que las diferencias microclimáticas entre distintos árboles (Hernández Rosas 2003) podrían ser una fuente importante de variaciones demográficas entre las poblaciones locales, contribuyendo a su asincronía demográfica y, por lo tanto, a la persistencia de la metapoblación.

Vinculado al número de individuos en las poblaciones locales, se ha detectado que ciertos procesos pueden tener una influencia a nivel metapoblacional, como es el caso de la dispersión denso-dependiente (Watson *et al.* 1984; Nilsson 1989; Veit y Lewis 1996; Crone *et al.* 2001). Este efecto se ha descrito sobre todo en metapoblaciones de animales, los cuales tienen cierta capacidad de “decidir” sobre el lugar en el que se establecen. Sin embargo, en el caso de las plantas es poco común hablar de dispersión denso-dependiente, aunque sí se ha enfatizado el papel del “escape” a la competencia como una fuerza selectiva importante en la evolución de la dispersión (Howe y Smallwood 1982; Murray 1987; Bazzaz 1991; Venable y Brown 1993; Diffendorfer 1998; Harms *et al.* 2000). En el caso de *T. recurvata* es probable que

sean otros factores (*i.e.* la incidencia de viento a nivel local, la altura de liberación de las semillas, etc.) los que tengan un mayor efecto sobre la dispersión, que la densidad poblacional en sí misma. En el sistema de estudio la dispersión de semillas a nivel local (*i.e.* dentro del mismo árbol de origen) parece ser la más común, lo que explicaría en alguna medida por qué las poblaciones con un mayor número de individuos fueron las que presentaron mayores valores de λ .

*c) Dinámica de parches (demografía de *Prosopis laevigata*)*

Un aspecto característico de la metapoblación de *T. recurvata* es que está formada por parches efímeros que presentan su propia dinámica (*i.e.* árboles), como se ha descrito para otras metapoblaciones (Overton 1994, Snäll et al. 2005). Los parches aparecen y desaparecen en el paisaje, ensamblándose con el proceso de aparición y desaparición de las poblaciones de la especie que los ocupa. Este hecho se tomó en cuenta para modelar la dinámica metapoblacional de *T. recurvata*, utilizando la demografía de su principal hospedero (*Prosopis laevigata*) como base para describir la dinámica de parches. La población estudiada de *Prosopis laevigata* aparentemente se encuentra cercana al equilibrio numérico, con un lento crecimiento, reclutamiento escaso y baja mortalidad de adultos. De hecho, no se observó la muerte de ningún individuo adulto y probablemente la propagación vegetativa sea un proceso importante en la permanencia de la población, pese a que no existen evidencias claras de su existencia. En caso de que realmente exista la propagación vegetativa mediante estolones en esta especie, podría significar que la población de árboles es muy persistente.

La aparentemente alta persistencia de la población de árboles sugiere que la metapoblación de *T. recurvata* no se vería limitada en su dinámica por la falta de parches colonizables. Sin embargo, como se ha mencionado antes, el hecho de que *T. recurvata* ocupe diferentes especies de forofitos con distinto grado de preferencia nos llevaría a concluir que la dinámica metapoblacional de la epífita estaría también asociada a los cambios en la composición específica y densidad de la comunidad de árboles. Hasta la fecha no tenemos conocimiento de que se hayan desarrollado modelos metapoblacionales con este enfoque particular.

d) Dispersión de semillas

Como se mencionó en el párrafo anterior, los resultados de nuestros experimentos sugieren que las semillas de *T. recurvata* que abandonan el forofito sobre el que se encuentra la planta madre y que además alcanzan otro árbol son muy pocas, apenas *ca.* 0.6% de las semillas que se producen. Aproximadamente un 30% de las semillas se queda en la población de origen, por lo que potencialmente puede contribuir a su

crecimiento. Bajo este supuesto, los eventos de colonización de nuevos forofitos serían poco frecuentes, aunque más que suficientes para asegurar la persistencia de la metapoblación, sobre todo en vista de que la extinción de las poblaciones locales también parece ser un evento poco frecuente.

Según la literatura sobre el tema, uno de los aspectos fundamentales relacionados con la estructura del paisaje que afecta el éxito de la dispersión es la distancia entre parches (Hanski 1994a); también se ha reconocido la importancia de barreras físicas, como grietas o pendientes, que modifican la circulación las corrientes de aire (lo cual es relevante sólo en el caso de especies anemócoras). En la hectárea de trabajo puede notarse una parte del terreno relativamente más elevada que el resto del área (cuadro de 20 m × 20 m localizado más al Sur – ver Anexo A). Curiosamente, en este cuadro se registraron árboles de *P. laevigata* y de *A. bilimekii* sin colonizar, pese a que presentan un tamaño adecuado para tal efecto. Aunque en principio se esperaría que los árboles localizados en partes elevadas estuvieran más expuestos a las corrientes de viento, es también poco probable que dichas corrientes lleven consigo semillas, pues quizá son las corrientes más bajas (y que van a menor velocidad) las que transportarían las semillas entre árboles, permitiendo su colonización. Esta reflexión ilustra de manera especulativa la forma en la que diversas barreras físicas pueden afectar la colonización de parches. Por otro lado, las epífitas anemócoras pueden verse favorecidas por su ubicación en los sitios altos del dosel o del paisaje, ampliando de esta forma su sombra de dispersión y aprovechando las ráfagas de viento que pasan a diferentes alturas y que pueden trasladar las semillas a forofitos lejanos (Sugden, 1982; Augspurger y Franson, 1987).

Dada la gran cercanía que existe entre los árboles de la hectárea de estudio, es probable que la dispersión homogeneice y sincronice en alguna medida a las poblaciones locales. Sin embargo, esta probabilidad es remota, dado que nuestros experimentos sugieren que las plántulas inmigrantes podrían ser muy escasas (contrariamente, los resultados preliminares de Ramírez Padilla con microsatélites, sugieren que de las plántulas presentes en un árbol, alrededor de 30% son inmigrantes). Es necesario tomar en cuenta, además, que no sólo la dispersión es fundamental para que se lleve a cabo la inmigración efectiva de individuos; también debe darse el proceso de establecimiento de las plántulas emergidas. Esto dependerá del hospedero en el que se encuentren y del micrositio en el que germinaron.

La dispersión y colonización de parches podría darse como lo prevé el modelo de “stepping stone” (i.e. piedras contiguas), es decir, avanzando de árbol en árbol a través de aquellos localizados más cercanamente. De hecho, en muchos casos los individuos de *T. recurvata* que se ubican en la periferia de la copa de un forofito se encuentran en contacto directo con las ramas de otros forofito. Como se mencionó antes, esto llevaría a la conformación de grandes parches constituidos por varios forofitos, a veces con niveles variables de “calidad”. Este modelo se parecería a lo que Harrison (1991) describió como población a manera de parches (“patchy population”), en la cual la dispersión entre poblaciones es muy

frecuente, lo que lleva a la cohesión demográfica de todas las poblaciones. Tal vez a una escala mayor (hectáreas) se generen grandes poblaciones de *T. recurvata*, cada una formada por un conjunto grande de árboles. En este escenario, al ir cambiando la composición específica de las comunidades de árboles en el espacio o en el tiempo, iría cambiando también la dinámica metapoblacional de *T. recurvata* (Thomas y Hanski 1997).

El tema de la dispersión de semillas es, para la mayoría de las especies de plantas, una especie de “caja negra”, pues se trata de una fase del ciclo de vida muy difícil de estudiar por muchas razones. En este estudio hemos logrado tener un acercamiento a la dinámica de la dispersión de semillas de *T. recurvata*, especie que depende de este proceso para permanecer a nivel regional. En otras epífitas anemócoras se han encontrado resultados similares a los encontrados por nosotros, aunque las distancias máximas de dispersión que encontramos para *T. recurvata* son ligeramente menores que las reportadas por otros autores (García-Franco y Rico-Gray 1988; Mondragón 2001). Es probable que nuestros métodos de estudio nos hayan llevado a subestimar la capacidad de dispersión de las semillas, pues su pequeño tamaño y la dificultad para buscarlas puede llevar a que muchas de ellas no sean detectadas. También es probable que existan eventos esporádicos de migración a largas distancias que claramente nosotros no hemos podido cuantificar. De cualquier manera, los resultados obtenidos permitieron tener una base sobre la cual modelar la dinámica metapoblacional de esta especie.

Dinámica metapoblacional

Nuestros resultados sugieren que en el sitio de estudio, la metapoblación de *T. recurvata* parece estarse manteniendo gracias a la presencia de poblaciones establecidas sobre árboles grandes, los cuales además difícilmente desaparecen del paisaje. Esto nos habla de que la dinámica metapoblacional de *T. recurvata* toma lugar a escalas temporales bastante extensas, a diferencia de lo que ocurre con otras metapoblaciones, por ejemplo, de mariposas o ranas, estudiadas por otros autores (Sjögren 1991; Hanski 1999). En la metapoblación de *Tillandsia recurvata* es incierta la manera en la que se da la extinción de las poblaciones locales. Una de ellas podría ser por la muerte del forofito, ya sea por causas naturales o por cosecha humana. Además, una población local podría extinguirse a causa de la muerte de todas las epífitas establecidas en un árbol. Sería necesario llevar a cabo estudios a mayor plazo y profundidad para determinar la tasa de extinción real de las poblaciones locales en este sistema, pues en nuestro estudio partimos de una tasa *estimada* de mortalidad de forofitos, pero no se ha logrado calcular la edad máxima de vida de los árboles colonizables, ni su tasa de mortalidad.

El modelo metapoblacional que proyecta los cambios en la proporción de parches ocupados en la metapoblación permitió evaluar la relevancia de la tasa de colonización y de la dinámica de aparición y

desaparición de parches en el paisaje. En la mayoría de los escenarios probados se vio que la proporción de parches ocupados al equilibrio sería bastante alta, casi siempre cercana al 100%. Esto refleja en gran medida lo que se observa en la metapoblación de *T. recurvata*, pues una proporción muy alta de los árboles de *P. laevigata* se encuentran colonizados. La variable que más dramáticamente afectó a la proporción de parches ocupados fue la tasa de colonización: al reducir las tasas de colonización por debajo de cierto umbral, el número de parches ocupados decrece notablemente. Es probable que la existencia de este tipo de valores umbrales (ya sea de dispersión o de colonización propiamente) sea uno de los aspectos que mayormente determine la dinámica de las metapoblaciones en la naturaleza. La teoría de sistemas complejos también habla de valores críticos de ciertas variables por encima o por debajo de los cuales la dinámica global del sistema se ve fuertemente alterada (Bascompte y Solé 1996). En este sentido, será de gran interés explorar las diversas maneras en las que las metapoblaciones se comportan como sistemas complejos.

Además de modelar los cambios en la proporción de los parches que se encuentran ocupados en la metapoblación, como lo concibió originalmente Levins (1969), nosotros utilizamos un segundo modelo que proyecta los cambios en el número de individuos en la metapoblación. En este sentido reconocemos, a diferencia de muchos otros modelos metapoblacionales que se enfocan a evaluar sólo la aparición y desaparición de poblaciones locales, que lo que sucede con el cambio en el número de individuos es fundamental para describir lo que pasa en la metapoblación. Se pueden concebir escenarios muy variados en los que a una mayor aparición o desaparición de poblaciones locales corresponda (o no) con una mayor aparición o desaparición de individuos en la metapoblación. Aunque se abordaron ambos niveles de estudio, no se hizo de manera acoplada. Uno de los rumbos por los que la teoría metapoblacional deberá avanzar en un futuro es precisamente este: comprender la dinámica de las metapoblaciones en términos de lo que toma lugar en los niveles de organización inferiores (*i.e.* poblaciones e individuos). Esta posibilidad involucra un gran reto desde el punto de vista conceptual y metodológico, un reto que se presenta no nada más en el contexto de la ecología, sino de muchas otras disciplinas, y que tiene que ver con la posibilidad de integrar fenómenos que suceden a diferentes escalas espacio-temporales.

REFERENCIAS

- Adams, W.W. III y Martin, E.C. 1986a. Heterophyll and its relevance to evolution within the Tillandsioideae. *Selbyana* 9: 121-125
- Adams, W.W. III y Martin, E.C. 1986b. Morphological changes accompanying the transmission from juvenile (atmospheric) to adult (tank) forms in the Mexican epiphyte *Tillandsia deppeana* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany* 73: 1207-1224.
- Adams, W.W. III y Martin, E.C. 1986b. Morphological changes accompanying the transmission from juvenile (atmospheric) to adult (tank) forms in the Mexican epiphyte *Tillandsia deppeana* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany* 73: 1207-1224.
- Agüero, C.P., Guadarrama, C.P., Martínez-Orea, Y., Mendoza-Hernández, P.E., Nuñez-Castillo, O., Romero-Romero, M.A y Sánchez-Gallén, I. 2002. Diásporas del Pedregal de San Ángel. Departamento de Ecología y Recursos Naturales. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 204 pp.
- Akçakaya, H.R. 2000. Viability analyses with habitat based metapopulation models. *Population Ecology* 42: 45-53.
- Allen, J.C., Schaffer, W.M. and Rosko, D. 1993. Chaos reduces species extinction by amplifying local population noise. *Nature*. 364: 229-232.
- Allphin, L. y Harper, K.T. 1997. Demography and life history characteristics of the rare Kachina daisy (*Erigeron kachinensis*, Asteraceae). *American Middle Naturalist* 138: 109-120
- Altweeg, R., Ringsby, T.H. y Saether, B.E. 2000. Phenotypic correlates and consequences of dispersal in a metapopulation of house sparrows *Paser domesticus*. *Journal of Animal Ecology*. 69: 762-770.
- Álvarez-Buylla, E. 1986. Demografía y dinámica poblacional de *Cecropia obtusifolia* Bétel (Moraceae) en la selva de los Tuxtlas, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad nacional Autónoma de México.
- Álvarez-Buylla, E. 1994. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forest: matrix models and applications to a tree species. *American Naturalist* 143(1): 155-191.
- Álvarez-Buylla, E. y García-Barrios, R. 1991. Seed and forest dynamics: A theoretical framework and example from the neotropics. *American Naturalist* 137: 133-154.
- Álvarez-Buylla, E. y García-Barrios, R. 1993. Models of patch dynamics in tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution*. 8(6): 201-204.
- Álvarez-Buylla, E.R. y Slatkin, M. 1991. Finding confidence limits on population growth rates. *Trends in Ecology and Evolution* 6(7): 221-224.
- Álvarez-Buylla, E. y Slatkin, M. 1993. Finding confidence limits on population growth rates: Monte Carlo test of a simple analytic method. *Oikos* 68: 273-282.
- Álvarez-Buylla, E.R. y Slatkin, M. 1994. Finding confidence limits on population growth rates: three real examples revised. *Ecology* 75(1): 255-260.
- Amarasekare, P. 1998. Allee effects in metapopulation dynamics. *The American Naturalist*. 152: 298-302.
- Andersen, E. 2001. Effects of dung presence, dung amount and secondary dispersal by dung beetles on the fate of *Micropholis guyanensis* (Sapotaceae) seeds in Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 17: 61-78.

- Andrade, J.L. y Nobel, P.S. 1997. Microhabitats and water relation of epiphytic cacti and ferns in lowland neotropical forest. *Biotropica* 29: 261-270.
- Andrewartha, M. y Birch, L. 1954. The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press. Chicago, USA.
- Annaselvam, J. y Parthasarathy, N. 2001. Diversity and distribution of herbaceous vascular epiphytes in a tropical evergreen forest at Veeragalaiar, Western Gaths, India. *Biodiversity and Conservation* 10: 317-329.
- Arellano, P.J.J. y Aguirre, P.M.A. 2002. Montecarlo Versión 1.0. Instituto de Ecología, UNAM, Campus Morelia, Michoacán, México.
- Arias, T. 1993. Manejo y consumo de leña en un municipio rural de subsistencia: Alcozauca, Guerrero. Tesis profesional (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Armella, V. M. A. 1990. Depredación y predisposición de semillas en la barranca de Meztlán. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Arriaga, V. 1991. Fenología de 12 especies de “La Montaña” de Guerrero, México: Elementos para su manejo en una comunidad campesina. Tesis profesional (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Augsburger, C.K. y Franson, S.N. 1987. Wind dispersal of artificial fruits varying in mass, area and morphology. *Ecology* 68(1): 27-42.
- Barnes, P.W. y Archer, S. 1996. Influence of an overstorey tree (*Prosopis glandulosa*) on associated shrubs in a savanna parkland: implications for patch dynamics. *Oecologia* 105: 493-500
- Barrington, S.D. 1993. Ecological and historical factors in fern biogeography. *Journal of Biogeography* 20, 275-280.
- Bascompte, J. y Solé, R.V. 1996. Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *Journal of Animal Ecology* 65(4): 465-473.
- Bascompte, J. y Solé, R.V. 1998. Effects of habitat destruction in a Prey-Predator Metapopulation Model. *Journal of Theoretical Biology* 195(3): 383-393.
- Bazzaz, F.A. 1991. Habitat selection in plants. *American Naturalist* (supplement), 137: S116-S130.
- Begon, M., Harper, J.L. y Townsend, C.R. 1996. *Ecology*. Blackwell, Oxford. 1049 p.
- Bennet, B.C. 1988. A comparison of life history traits in selected epiphytic and saxicolous of *Tillandsia* (Bromeliaceae) from Florida and Peru. Ph.D. Dissertation. University of North Carolina at Chapel Hill. USA.
- Benzing, D.H. 1978a. Germination and early establishment of *Tillandsia circinnata* Schlect. (Bromeliaceae) on some of its host and other supports in southern Florida. *Selbyana* 5: 95-106.
- Benzing, D.H. 1978b. The life history profile of *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae) and the rarity of extreme epiphytism among the angiosperms. *Selbyana* 2: 325-337.
- Benzing, D.H. 1980. The biology of the Bromeliads. Mad River Press. Eureka, California.
- Benzing, D.H. 1981a. The population dynamics of *Tillandsia circinnata* (Bromeliaceae): cypress crown colonies in southern Florida. *Selbyana* 5: 256-263.
- Benzing, D.H. 1981b. Bark surfaces and the origin and maintenance of diversity among angiosperm epiphytes: a Hypothesis. *Selbyana* 5(3-4): 248-255.

- Benzing, D.H. 1987. Vascular epiphytism: Taxonomic participation and adaptative diversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 183-204.
- Benzing, D.H. 1990. Vascular epiphytes. General biology and related biota. Cambridge University Press. USA.
- Benzing, D.H. 1994. How much is know about Bromeliaceae in 1994? *Selbyana* 15: 1-7.
- Benzing, D. H.1995. The physical mosaic and plant variety in forest canopies. *Selbyana* 16(2): 159-168.
- Benzing, D.H. 2000. Bromeliaceae: profile of an adaptative radiation. Cambridge University Press. Cambridge. 665 pp.
- Benzing D.H. y Refrow, A. 1971. The significance of photosynthetic efficiency to habitat preference and phylogeny among Tillandsioid Bromeliads. *Botanical Gazette* 132: 19-30.
- Beristain, O.O., Valiente-Banuet, A. Dávila, P. y Medina R. 1996. Tipos de vegetación y diversidad β en el Valle de Zapotitlán de las salinas, Puebla, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59: 35-58.
- Bernal, R., Valverde, T. y Hernández-Rosas, L. 2005. Habitat preference of the epiphyte *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae) in a semi-desert environment in Central Mexico. *Canadian Journal of Botany* 83: 1238-1247.
- Beyers, M. y Flather, C.H. 1999. Numerically exploring habitat fragmentation effects on populations using cell-based coupled map lattices. *Theoretical Population Biology* 55: 61-76.
- Biedermann, R. 2000. Metapopulation dynamics of the frog hopper *Neophlaenus albipennis* (F., 1798)(Homoptera, Cercopidae)- what is the minimum viable metapopulation size? *Journal of Insect Conservation*. 4: 99-107.
- Brown, J.H. 1971. Mammals on mountaintops: none equilibrium insular biogeography. *The American Naturalist* 105: 467-478.
- Brown, J.H. y Kondric-Brown, A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58: 445-449.
- Brown, J.R. y Archer, S. 1990. Water relations of a perennial grass and seedling vs. adult woody plants in a subtropical savanna. *Oikos* 57: 366-374.
- Bullock, J.M. y Clarke, R.T. 2000. Long distance seed dispersal by wind: measuring and modeling the tail of the curve. *Oecologia* 124: 506-521.
- Burkart, A. 1976a. A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae subfam. Mimosoideae). *Journal of the Arnold Arboreum* 57: 219-249.
- Burkart, A. 1976b. A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae subfam. Mimosoideae). *Journal of the Arnold Arboreum* 57: 450-525.
- Cain, M.L., Milligan, B.G. y Strand, A.E. 2000. Long distance dispersal in plant populations. *American Journal of Botany* 87(9): 1217-1227.
- Caldiz, D.O., Beltrano, J., Fernández, L.V. y Andía, I. 1993. Survey of *Tillandsia recurvata* L.: preference, abundance and its significance for natural forests. *Forest Ecology and Management* 57:161-168.
- Callaway, R.M., Reinhart, K.O., Tucker, S.C. y Pennings, S.C. 2001. Effects of epiphytic lichens on host preference of the vascular epiphyte *Tillandsia usneoides*. *Oikos* 94: 433-441.

- Callaway, R.M., Reinhart, K.O., Moore, G.W., Moore D.J. y Pennings, S.C 2002. Epiphyte preferences and host traits: mechanisms for species-specific interactions. *Oecologia* 132: 221-230.
- Canadell, J., Jackson, R.B., Ehleringer, J.R., Money, H.A., Sala, O.E. y Schulze, E.D. 1996. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* 108: 583-595.
- Cantú, A.C.M. 1990. Fenología de la floración y fructificación del mezquite *Prosopis laevigata* (Humb & Bompl. Ex Willd) M.C. Johnston en Nuevo León y el efecto de las cabras sobre la dispersión de sus semillas. Reporte Científico N. 27. Facultad de Ciencias Forestales. Linares. Nuevo León. México. 38p.
- Castro-Hernández, J.C., Wolf, J.H., García-Franco, J.G. y González-Espinosa, M. 1999. The influence of humidity, nutrients and light on the establishment of the epiphytic bromeliad *Tillandsia guatemalensis* in the highlands of Chiapas, Mexico. *Review of Biology Tropical* 47(4): 763-773.
- Caswell, H. 1985. The evolutionary demography of clonal reproduction en: Jackson, J.B.C., Buss, L.W. y Cook, R.E. (Eds.) Population biology and evolution of clonal organisms. Yale University Press, New Haven, Conn.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis and interpretation. 2nd ed. Sinauer. Sunderland.
- Catling, P.M. y Lefkovitch, P. 1989. Associations of vascular epiphytes in a Guatemalan cloud forest. *Biotropica* 21: 35-40.
- Cervantes, G.V., López, G. M., Salas, N.N. y Hernández, G.C. 2001. Técnicas para propagar especies nativas de selva baja caducifolia y criterios para establecer áreas de reforestación. UNAM, SEMARNAP, Programa Nacional de Reforestación. México.
- Cervantes, V. 1996. La reforestación en la montaña de Guerrero: una estrategia alternativa con leguminosas nativas. Tesis de Maestría (Biología). Facultad de Ciencias UNAM. México.
- Cervantes, V., Salas, M., López, M. y Vázquez-Yañez, C. 1998. Propagación de leguminosas leñosas y herbáceas a partir de semillas. VII Congreso Latinoamericano y XIV Congreso Mexicano de Botánica. México.
- Challenger, A. 1995. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro. CONABIO. Instituto de Ecología-UNAM y Agrupación Sierra Madre, S. C. México.
- Chambers, J.C. y MacMahon, J.A. 1994. A day in the life of a seed. Movements and fates of a seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review in Ecological Systematics*. 25: 263-292
- Cipollini, M., Whigham, D. y O'Neil, J. 1993. Population growth, structure, and seed dispersal in the understory herb *Cynoglossum virginianum*: a population and patch dynamics model. *Plant Species Biology* 8: 117-129.
- Cipollini, M., Wallace-Senft, D.A., y Whigham, D.F. 1994. A model of patch dynamics, seed dispersal, and sex ratio in the dioecious shrub *Lindera benzoin* (Lauraceae). *Journal of Ecology* 82: 621-633.
- Conrad, L., Zollner, P.A., Roper, T.J., Frank, K. y Thomas, C. 2003. Fofray Search: An effective systematic dispersal strategy in fragmented landscapes. *American Naturalist* 161(6): 905-915.

- Contreras, C. y Valverde, T. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* 51(1): 89-102.
- Crone, E.E., Doak, D. y Pokki, J. 2001. Ecological influences on the dynamics of a field vole metapopulation. *Ecology* 82(3): 831-843.
- Cronin, J.T. 2003. Movement and spatial population structure of a prairie planthopper. *Ecology*. 84(5): 1179-1188.
- Crosswhitte, F.S. y Crosswhitte, C.D. 1984. A classification of life form of the Sonoran desert, with emphasis on the seed plants and their survival strategies. *Desert Plant* 5: 131-161.
- Cruzan, B.M. 2001. Population size and fragmentation thresholds for the maintenance of genetic diversity in the herbaceous *Scutellaria montana* (Lamiaceae). *Evolution* 55(8): 1569-1580.
- Cummings, C.L. y Alexander, H.M. 2002. Population ecology of wild sunflower: effects of seed-density and post-dispersal vertebrate seed predator. *Oecologia* 130: 274-280.
- Dávila, P., Arizmendi, M.C., Valiente-Banuet, A., Villaseñor, J.L., Casas, A. y Lira, R. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 11: 421-442.
- De Kroon, H., A. Plaisier., J. van Groenendael. y Caswell, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.
- Diamond, J. M. 1975. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biological Conservation*. 7: 129-146.
- Differdorfer, J.E. 1998. Testing models of source-sink dynamics and balanced dispersal. *Oikos* 81: 417-433.
- Dirzo, R. y Domínguez, C.A. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. In: A. Estrada y Fleming, T.H. (Eds.) *Frugivores and seed dispersal*, W. Junk Publishers, Dordrecht. pp. 237-249.
- Dobson, A. 2003. Metalife! *Science* (Washington). 301(5639): 1488-1490.
- Drezner, D.T.; Fall, L.P. y Stromberg, C.J. 2001. Plant distribution and dispersal mechanism at the Hassayampa river Preserve, Arizona, USA. *Global Ecology and Biogeography* 10: 205-217.
- Ericson, L., Burdon, J.J. and Muller, W.J. 1999. Spatial and temporal dynamics of epidemics of the rust fungus *Uromyces valerianae* on populations of its host *Valeriana salina*. *Journal of Ecology* 87: 649-658.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari, A.R., Ramírez-Morillo, I., Holst, B., Luther, H.E. y Hill, W. 2004. Checklist of Mexican Bromeliaceae with notes on species distribution and levels of endemism. *Selbyana* 25(1): 33-86.
- Etienne, S.R. 2000. Local populations of different sizes, mechanistic rescue effect and patch preference in the Levins metapopulation model. *Bulletin of Mathematics Biology* 62: 943-958.
- Etienne, S.R. y Nagelkerke, J.C. 2002. Non-equilibria in small metapopulations: comparing the deterministic Levins model with its stochastic counterpart. *Journal of Theoretical Biology* 219: 463-478.
- Evenari, M. 1985. "The desert environment". In: Evenari, M., Noy-Meir, I. y Goodall, D.W. (Eds). *Ecosystems of the world*. Vol. 12A. Host deserts and arid shrublands. Elsevier, Amsterdam. 1-22 pp.

- Everitt, J.H. 1983. Seed germination characteristics of three woody plant species from south Texas. *Journal of Range Management* 36: 246-249.
- Fagan, F.W. 1999. Weak influences of initial conditions on metapopulation persistence time. *Ecological Applications* 9(4):1430-1438.
- Fagg, C.W. y Steward, J.L. 1994. The value of *Acacia* and *Prosopis* in arid and semiarid environments. *Journal of Arid Environments*, 27: 3-25.
- Feer, F. 1999. Effects of dung beetles (Scarabaeidae) on seeds dispersed by howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the French Guiana rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 15: 129-142.
- Felker, P. 1991. *Prosopis alba* and *Prosopis chilensis*: subtropical semi-arid fuel and fodder trees. NFT Highlights. NFTA. Hawaii. Pp 91-06.
- Felker, P., Clark, P.R., Laag, A.E. y Pratt, P.F. 1981. Salinity tolerance of the tree legumes: mesquite (*Prosopis glandulosa* var. *torreyana*, *P. velutina* and *P. articulata*), algarrobo (*P. chilensis*), kiawe (*P. pallida*) and tamarugo (*P. tamarugo*) grown in sand culture on nitrogen-free media. *Plant and Soil* 62: 311-317.
- Fenner, M. 1985. Seed ecology. Chapman & Hall. London. 146 p.
- Ffolliot, F.P. y Thames, L.J. 1983. Manual sobre taxonomía de *Prosopis* en México, Perú y Chile. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma. 35 p.
- Flores, J. y Jurado, E. 1998. Germination and early growth traits of 14 plant species native to Northern Mexico. *Southwestern Naturalist* 43: 40-46.
- Flores, J., Briones, O., Flores A. y Sánchez-Colón, S. 2004. Effect of predation and solar exposure on the emergence and survival of desert seedling of contrasting life forms. *Journal of Arid Environments* 58:1-18.
- Freckleton, R.P. y Watkinson, A.R. 2003. Are all populations metapopulations? *Journal of Ecology* 91: 321-324.
- Freedmann, H.I. y Waltman, D. 1977. Mathematical models of population interactions with dispersal. I. Stability of two habitats with and without predator. *SIAM Journal of Applied Mathematics*. 32: 631-648.
- Freiberg, M. 1996. Spatial distribution of vascular epiphytes on three emergent canopy trees in French Guyana. *Biotropica* 28: 35-40.
- Freiberg, M. 1997. Spatial and temporal pattern of temperature and humidity of a tropical premontane rain forest in Costa Rica. *Selbyana* 18: 77-84.
- Freiberg, M. y Freiberg, E. 2000. Epiphyte diversity and biomass in the canopy of lowland and montane forests in Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 16:673-688.
- French, D.R. y Travis, J. M.J. 2001. Density-dependent dispersal in host-parasitoid assemblages. *Oikos* 95: 125-135.
- Fuentes, M.A. y Kuperman, M.N. 1999. Cellular automata and epidemiological models with spatial dependence.
- Galeano, G., Suárez, S. y Balslev, H. 1998. Vascular plant species count in a wet forest in the Chococora on the Pacific coast of Colombia. *Biodiversity and Conservation* 7(12): 1563-1575.

- Galindo Almanza, S. y García-Moya, E. 1986. The uses of mesquite (*Prosopis* spp.) in the highlands of San Luis Potosi, Mexico. *Forest Ecology and Management* 16:1-4.
- García Moya, E. y Mckell, C. M. 1970. Contribution of shrubs to the nitrogen economy of a desert wash plant community. *Ecology* 51(1): 81-88.
- García, E. 1973. Modificaciones al Sistema Climático de Köpen. Instituto de Geografía, UNAM. 217 pp.
- García-Franco, J. G. 1996. Distribución de epífitas vasculares en matorrales costeros de Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana* 37: 1-9.
- García-Franco, J. G. y Rico-Gray, V. 1988. Experiments on seed dispersal and deposition patterns of epiphytes. The case of *Tillandsia dappeana* Steudel (Bromeliaceae). *Phytologia* 65(1): 7378.
- García-Franco, J.G. 1991. Biología reproductiva de *Tillandsia dappeana* Steudel (Bromeliaceae) en Veracruz, México. *Brenesia* 35: 61-79.
- García-Suárez, M.D., Rico-Gray, V. y Serrano, H. 2003. Distribution and abundance of *Tillandsia* spp. (Bromeliaceae) in the Zapotitlán Valley, Puebla, México. *Plant Ecology* 166: 207-215.
- Gentry, A. L. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1-84.
- Gentry, A.H. y Dodson, C.H. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 205-233.
- Gibbens, R.P., Beck, R.F., Mcneely, R.P. y Herbel, C.H. 1992. Recent rates of mesquite establishment in the northern Chihuahuan Desert. *Journal of Range Management* 45: 585-588.
- Giles, B.E. y Goudet, J. 1997a. Genetic differentiation in *Silene dioica* metapopulations: estimation of spatiotemporal effects in a successional plant species. *American Naturalist* 149: 507-526.
- Giles, B.E. y Goudet, J. 1997b. A case study of genetic structure in a plant metapopulation. In: Hanski, I. y Gilpin, M. *Metapopulation Biology: ecology, genetics, and evolution*. Academic Press. pp 429-454.
- Gillman, M. y Hails, R. 1997. *An introduction to ecological modelling. Putting practice into theory*. Oxford, U.K.
- Gilmartin, A.J. y Brown, G.K. 1986. Cladistic tests of hypotheses concerning evolution of xerophytes and mesophytes within *Tillandsia* subg. *Phytterrhiza* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany* 73: 387-397.
- Gilpin, M.E. y Diamond, J.M. 1976. Calculation of immigration and extinction curves from the species- area-distance relation. *Proceedings of the National Academic Sciences. USA.* 73: 4130-4134.
- Golubov, J., Mandujano, M.C., Franco, M., Montaña, C., Eguiarte, L.E. y López-Portillo, J. 1999. Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (Money mesquite). *Journal of Ecology* 87: 955-962.
- Gómez, L. 1970. Importancia económica de los mezquites (*Prosopis* spp.) en algunos estados de la Republica Mexicana. In: *Mezquites y Huizaches*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México. Pp 1-69.
- Gómez, L., Signore, L. y Abuín, M. del C. 1970. *Mezquites y Hiuzaches*. Algunos aspectos de la economía, ecología y taxonomía de los géneros *Prosopis* y *Acacia* en México. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, A.C. México, D.F.

- Gotelli, J.N. 1995. A primer of Ecology. Sinauer Associates Inc. USA. 206 p.
- Green, D.S. 1980. The terminal velocity and dispersal of spinning Samaras. *American Journal of Botany* 67(8):1218-1224.
- Greene, D.F. y Johnson, E.A. 1989. A model of wind dispersal of winged or plumbed seeds. *Ecology* 70(2): 339-347.
- Greene, D.F. y Johnson, E.A. 1996. Wind dispersal of seeds from a forest into a clearing. *Ecology* 77(2): 595-609.
- Greene, D.F. y Johnson, E.A. 1997. Secondary dispersal of tree seeds on snow. *Journal of Ecology* 85: 329-340.
- Grime, J.P., Mason, G., Curtis, A.V., Rodan, J., Band, S.R., Mowforth, M.A.G., Neal, A.M. y Shaw, S. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology* 69: 1017-1059.
- Gutiérrez, D., Thomas, C.T. y León-Cortés, J. 1999. Dispersal, distribution, patch network and metapopulation dynamics of the dingy skipper butterfly (*Erynnis tages*). *Oecologia* 121: 506-517.
- Gutiérrez, D., León-Cortés, J.L.; Menéndez R; Wilson, R.J.; Crowley, M.J.R. y Thomas, C.T. 2001. Metapopulations of four Lepidopteran herbivores on a single host plant, *Lotus Corniculatus*. *Ecology* 82(5): 1371-1386.
- Hanski, I. 1989. Metapopulation dynamics: Does it help to have more of the same? *Trends in Ecology and Evolution* 4:113-114.
- Hanski, I. 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Metapopulation dynamics* (Gilpin, M. & Hanski, I) Academic Press. London. Pp. 17-38.
- Hanski, I. 1994a. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology*. 63: 151-162.
- Hanski, I. 1994b. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*. 9(4):131-135.
- Hanski, I. 1994c. The quantitative incidence function model and persistence of an endangered butterfly metapopulation. *Conservation Biology* 10(2): 578-590.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41-49.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford, University Press. USA.
- Hanski, I. 2001. Spatially realistic theory of metapopulation ecology. *Naturwissenschaften*. 88: 372-381.
- Hanski, I. Kuussaari, M. y Nieminen, M. 1994. Metapopulation structure and migration in the butterfly *Melitea cinxia*. *Ecology* 75(3): 747-762.
- Hanski, I., Moilanen, A., Pakkala, T. y Kuussaari, M. 1995a. The quantitative incidence function model and persistence of an endangered butterfly metapopulation. *Conservation Biology* 10(2): 578-590.
- Hanski, I.; Poyry, J; Pakkala, T. y Kuussaari, M. 1995b. Multiple equilibria in metapopulation dynamics. *Nature* 377: 618-621.
- Hanski, I., Foley, P. y Hassel, M. 1996. Random walks in a metapopulation: how much density dependence is necessary for long-term persistence? *Journal of Animal Ecology* 65: 274-282.

- Hanski, I. y Gilpin, M. 1997. Metapopulation biology. Ecology, Genetics, and Evolution. Academic Press. London.
- Hanski, I. y Simberloff, D. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. En: "Metapopulation biology. Ecology, genetics, and evolution".
- Hanski, I., Alho, J. y Moilanen, A. 2000. Estimating the parameters of survival and migration of individual metapopulations. *Ecology* 81(1): 239-251.
- Hanski, I. y Ovaskainen, O. 2003. Metapopulation theory for fragmented landscapes. *Theoretical Population Biology* 64(1): 119-127.
- Harada, Y. y Iwasa, Y. 1994. Lattice population dynamics for plants with dispersing seeds and vegetative propagation. *Population Ecology* 36(2): 237-249.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press. London. 892 p.
- Harris, L. y Silva-López, G. 1992. Forest fragmentation and conservation of biological diversity. In: Fiedler, P. y Jain, S. (Eds). Conservation Biology. The theory and practice of nature conservation, prevention and management. Chapman and Hall. London, UK. Pp. 197-237.
- Harrison, S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 73-88.
- Harrison, S. 1994. Metapopulations and conservation. In: Edwards, P., May, R. y Webb, N. (eds). Large-scale ecology and conservation biology. Blackwell Scientific Publications. Cambridge, U.K. pp. 111-128.
- Harrison, S. Murphy, D.D. y Ehrlich, P.R. 1988. Distribution of the bay checkerspot butterfly, *Euphydryas editha Bayensis*: evidence for metapopulation model. *The American Naturalist*. 132: 360-382.
- Harvey, C.A. 1996. Patterns of seed colonization and seedling establishment of ball moss (*Tillandsia recurvata*) on sand live oak trees (*Quercus germinata*) in Central Florida. *Biological Sciences* 2: 76-81.
- Hastings, J.R. y Turner, R.M. 1965. The changing mile: an ecological study of vegetation change with time in the lower mile of an arid and semi-arid region. University of Arizona Press, Tucson.
- He, M., Lin, J., Jiang, H. and Liu, X. 2002. The two populations' cellular automata model with predation based on the Penna model. *Physica A, Statistical Mechanics and its Applications* 312(1-2): 243-250.
- Hernández, H.M. y Godínez, A.H. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta de la sociedad Botánica de México* 26: 33-52.
- Hernández-Apolinar, M. 1993. Dinámica poblacional de *Laelia speciosa* (Orchidaceae). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Hernández-Rosas, L. 2003. Patrón de germinación y establecimiento de plántulas de *Tillandsia recurvata*: una contribución al estudio de su dinámica metapoblacional. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México.
- Hietz, P. 1997. Population dynamics of epiphytes in a Mexican humid montane forest. *Journal of Ecology* 85: 767-775.
- Hietz, P. y Hietz-Seifert, U. 1994. Epífitas de Veracruz. Guía ilustrada para las regiones de Xalapa y Los Tuxtlas, Veracruz. Instituto de Ecología A.C. México.

- Higgins, S.I., Pickett, S.T.A. y Bond, W.J. 2000. Predicting extinction risks for plants: environmental stochasticity can save declining populations. *Trends in Ecology and Evolution* 15(12): 516-520.
- Hobson, K.A. 1999. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia* 120: 314-326.
- Hobson, K.A., Fisk, A., Karnovsky, N., Holst, M., Gagnon, J-M. y Fortier, M. 1999. Stable isotopes (δD and $\delta^{13}C$) are geographic indicators of natal origins of monarch butterflies in eastern North America. *Oecologia* 120: 397-404.
- Hoffmann, W.A. 1999. Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: Matrix model projections. *Ecology* 80(4): 1354-1369.
- Hofstede, R.G., Dickinson, J.M. y Mark, A.F. 2001. Distribution, abundance and biomass of epiphyte-lianoid communities in a New Zealand lowland *Nothofagus*-podocarp temperate rain forest: tropical comparisons. *Journal of Biogeography* 28: 1033-1049.
- Hokit, D.G. y Branch, L.C. 2003. Habitat patch size affects demographics of the Florida Scrub Lizard (*Sceloporus woodi*). *Journal of Herpetology* 37(2): 257-265.
- Holt, R.D. 1985. Population dynamics in two-patch environments: some anomalous consequences of optimal habitat distribution. *Theoretical Population Biology* 28: 181-208.
- Horvitz, C.C. y Schemske, D.W. 1986. Seed dispersal and environmental heterogeneity in a Neotropical herb: a model of population and patch dynamics. In: Estrada, A. & Fleming, T.H. (Eds). *Frugivores and seed dispersal*. Junk, Dodrecht. Pp: 169-186.
- Howe, H.F. y Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review in Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Hughes, L., Dunlop, M., French, K., Leishman, M., Rice, B., Rodgerson, L. y Westoby, M. 1994. Predicting dispersal spectra: a minimal set of hypothesis based on plant attributes. *Journal of Ecology* 82: 933-950.
- Humphrey, R.R. y Mehrhoff, L.A. 1958. Vegetation changes on a southern Arizona grassland. *Ecology* 39: 720-726.
- Husband, B.C. y Barrett, S.C. 1996. A metapopulation perspective in plant population biology. *Journal of Ecology* 84: 461-469.
- Ibarra-Manríquez, G., Sánchez-Garfías, B. y González-García, L. 1991. Fenología de las lianas y árboles anemócoros en una selva cálido-húmeda de México. *Biotropica* 23: 242-254.
- Ims, R.A. 1987. Responses in spatial organisation and behaviour to manipulations of the food resources in the vole *Clethrionomys rufocanus*. *Journal of Animal Ecology*. 56: 585-596.
- Ims, R.A. y Yacoz, N.C. 1997. Studying in metapopulations emigration: emigration, migration and colonisation. En: Hanski, I. y Gilpin, M. (eds). *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution*. Academic Press. Pp. 247-265.
- Ingroullie, M. 1992. *Diversity and evolution of land plants*. Chapman & Hall.
- Ingvarsson, P. K. y Giles, B.E. 1999. Kin-structured colonization and small-scale differentiation in *Silene dioica*. *Evolution* 53: 605-611.
- Isaak, D.J., Thurow, R.F., Rieman, B.E. y Dunham, J.B. 2003. Temporal variation in synchrony among chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) red counts from a wildness area in central Idaho. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 60(7): 840-848.

- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.
- Jepsen, J.U., Bavecoc, J.M., Toppinga, C.J., Verboom, J. y Vosc, C.C. 2005. Evaluating the effect of corridors and landscape heterogeneity on dispersal probability: a comparison of three spatially explicit modelling approaches. *Ecological Modelling* 181: 445-459.
- Jiménez-Lobato, V. 2003. Dinámica poblacional de *Acacia bilimekii* Macbr. (Mimosoideae) en Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Jiménez-Lobato, V. y Valverde, T. 2006. Population dynamics of the shrub *Acacia bilimekii* in a semi-desert region in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 65(1): 29-45.
- Johanson, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in Western African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica* 59: 1-129.
- Johnston, M.C. 1963. Past and present grasslands of southern Texas and northeastern Mexico. *Ecology* 44: 456-466.
- Kaufmann, S. et al. 1991. Adaptations for a two-phase seed dispersal system involving vertebrates and ants in a hemiepiphytic fig (*Ficus microcarpa*: Moraceae). *American Journal of Botany* 78: 971-977.
- Kenneni, Legesse. y Van der Maarel, E. 1990. Population ecology of *Acacia tortilis* in the semiarid region of the Sudan. *Journal of Vegetation Science* 1: 419-424.
- Kernan, C., Fowler, N. 1995. Differential substrate use by epiphytes in Corcovado National Park, Costa Rica, A source of guild structure. *Journal of Ecology* 83(1): 65-73.
- Keymer, E.J., Marquet, A.P. y Johnson, R.A. 1998. Pattern formation in a patch occupancy metapopulation model: a cellular automata approach. *Journal of Theoretical Biology* 194: 79-90.
- Kimura, M. y Weiss, G.H. 1964. The stepping-stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics* 49: 561-576.
- Kress, W.J. 1986. The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana* 9: 2-22
- Kress, W.J. 1989. The systematic distribution of vascular epiphytes. In: Vascular plants as epiphytes. Lüttge, U (Ed). Springer-Verlag. Berlin Heidelberg, New York. Pp 234-261.
- Lahaye, W.S., Gutiérrez, R.J., y Akcakaya, H.R. 1994. Spotted owl metapopulation dynamics in Southern California. *Journal of Animal Ecology* 63: 775-785.
- Larson, R.J. 1992. Population dynamics of *Encyclia tampensis* in Florida. *Selbyana* 13: 50-56.
- Lee, T.J. y Thompson, S. 2005. Targeting sites for habitat creation: an investigation. *Landscape and Urban Planning* 71: 17-28.
- Lefkovich, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21: 1-18.
- Leimbeck, R.M. y Balslev, H. 2001. Species richness and abundance of epiphytic Araceae on adjacent floodplain and upland forest in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 10: 1579-1593.

- Lesney, M. y Felker, P. 1995. Two field greenhouse diseases of *Prosopis* (mesquite). *Journal of Arid Environments* 30: 417-422.
- Levey, D.J. y Byrne, M.M. 1993. Complex ant-plant interactions: rain forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology* 74: 1802-1812.
- Levey, D.J. y Sargent, S. 2000. A simple method for tracking vertebrate-dispersed seeds. *Ecology* 81: 267-274.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237-240
- Levins, R. 1970. Extinction. *Lectures on Mathematics in the Life Sciences*. 2: 75-106.
- Lüttge, U. 1989. Vascular epiphytes: Setting the scene. In: Vascular plants as epiphytes. Lüttge, U (Ed). Springer-Verlag. Berlin Heidelberg, New York. Pp 1-14.
- MacArthur, R.H. y Wilson, E.O. 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, Princeton, N.J. 203 pp.
- Madison, M. 1977. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2: 1-13.
- Madison, M. 1979. Distribution of epiphytes in a rubber plantation in Sarawak. *Selbyana* 5: 207-213.
- Mandujano, M.C., Franco, M., Golubov, J., Montana, C. y Flores-Martínez, A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* Vol. 82 (2): 344-359.
- Marsh, D.M. y Trenham, P.C. 2001. Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Conservation Biology* 15(1): 40-49.
- Martin, S.C. y Turner, R.M. 1977. Vegetation change in the Sonoran Desert region, Arizona and Sonora. *Journal of Arizonian Academy Scientific* 12: 59-69.
- Matos, J.A. y Rudolph, D.C. 1984. Aspects of life history of *Tillandsia dapeana*. In: Gardner, S. (Ed). Proceedings of the 1982 World Conference. D. Wheeler Photo Service, Inc. Corpus Cristi, Texas. Pp. 71-75.
- McAuliffe, J.R. 1984. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran desert: competitive effects of sahuaros. *Oecologia* 64: 319-321.
- McVaugh, R. 1992. Flora Novo Galiciana. A descriptive account of the vascular plants of western Mexico. Vol. 15. Bromeliaceae. University of Michigan Herbarium.
- Medina, E., Delgado, M., Thoroughton, J.H. y D. Medina. 1977. Physiological ecology of CO₂ fixation in Bromeliaceae. *Flora* 166: 137-152.
- Meekins, J. F. y McCarthy, B.C. 2001. Effect of Population Density on the Demography of an Invasive Plant (*Alliaria petiolata*, Brassicaceae) Population in a Southeastern Ohio Forest. *American Middle. Naturalist* 147: 256-278
- Menéndez, R. y Thomas, C.D. 2000. Metapopulation structure depends on spatial scales in the host-specific moth *Wheeleria spilodactylus* (Lepidoptera: Pterophoridae). *Journal of Animal Ecology* 69: 935-951.
- Menges, E. S. 1986. Predicting the future of rare plant populations: demographic monitoring and modeling. *Natural Areas Journal* 6: 13-25.
- Menges, E. y Dolan, R.W. 1998. Demographic viability of populations of *Silene regia* in Midwestern prairies: relationships with fire management, genetic variation, geographic location, population size and isolation. *Journal of Ecology* 86: 63-78.

- Menges, E.S. 1990. Population viability analysis for an endangered plant. *Conservation Biology* 4(1): 52-62.
- Migenis, L.E. y Ackerman, J.D. 1993. Orchid-epiphyte relationships in a forest watershed in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* 9: 231-240.
- Migenis, L.E. y Ackerman, J.D. 1993. Orchid-epiphyte relationships in a forest watershed in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* 9: 231-240.
- Mondragón, C.D.M. 2001. Dinámica poblacional de *Tillandsia brachycaulos* Schlttdl. En el parque Nacional de Dzibilchaltún, Yucatán. Tesis de Doctorado. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán, México. 92 p.
- Mondragón, D., Durán, R., Ramírez, I. y Olmsted, I. 1999. Population dynamics of *Tillandsia brachycaulos* Schlttdl. (Bromeliaceae) in Dzibilchaltun National Park, Yucatán. *Selbyana* 20(2): 250-255.
- Mondragón, D., R. Durán; Ramírez, I. y Valverde T. 2004. Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatan peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 20: 1-11.
- Montaña, C. and Valiente-Banuet, A. 1998. Floristic and life-form diversity along an altitudinal gradient in an intertropical semiarid Mexican region. *The Southwestern Naturalist* 43(1): 25-39
- Montaña, C. y Valiente-Banuet, A. 1998. Floristic and life-form diversity along an altitudinal gradient in an intertropical semiarid Mexican region. *Southwestern Naturalist* 43: 25-39.
- Montaña, C., Dirzo, R. y Flores, A. 1997. Structural parasitism of an epiphytic bromeliad upon *Cercidium praecox* in a Intertropical semiarid Ecosystems. *Biotropica* 29: 517-521.
- Moreno-Casasola, P. 1985. Ecological studies of sand dune vegetation along the Mexican gulf coast. PhD thesis. Faculty of Science, Stockholm, Sweden.
- Murray, D.R. 1987. Seed dispersal. Academic Press, Sydney. Australia.
- Nathan, R. y Muller-Landau, C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15(7): 278-285.
- Negovetic, S. y Jokela, J. 2000. Food choice behavior may promote habitat specificity in mixed populations of clonal and sexual *Potamopyrgus antipodarum*. *Animal Behaviour* 60(4): 435-441.
- Nieder, J., Engwald, S., Klawun, M. y Barthlott, W. 2000. Spatial distribution of vascular epiphytes (including hemiepiphytes) in a lowland Amazonian Rain Forest (Surumoni crane Plot) of southern Venezuela. *Biotropica* 32: 385-396.
- Nieder, J., Prospero, J. y Michaloud, G. 2001. Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecology* 153(1-2): 51-63.
- Nobel, S.P. y Franco, C.A. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.
- Noy-Meir, I. 1985. "Desert ecosystem structure and function". In: Evenari, M., Noy-Meir, I. y Goodall, D.W. (Eds). *Ecosystems of the world. Vol. 12A. Host deserts and arid shrublands.* Elsevier, Amsterdam. 93-104 pp
- Okubo, A. y Levin, S.A. 1989. A theoretical framework from data analysis of wind dispersal of seeds and pollen. *Ecology* 70: 329-338.

- Olivieri, I., Michalakis, Y. y Gouyon, P.H. 1995. Metapopulation genetics and the evolution of dispersal. *The American Naturalist* 146(2): 221-228.
- Ouborg, N.J. 1993. Isolation, population size and extinction: the classical and metapopulation approaches applied to vascular plants along the Dutch Rhine-System. *Oikos* 66: 298-308.
- Ouborg, N.J., Piquot, Y. y Van Groenendael, M. 1999. Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants. *Journal of Ecology* 87: 551-568.
- Overton, J. 1994. Dispersal and infection in mistletoe metapopulations. *Journal of Ecology* 82: 711-723.
- Pavón, N.P. y Briones, O. 2001. Phenological patterns of nine perennial plants in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *Journal of Arid Environments* 49: 265-277.
- Peinetti, R., Pereyra, M., Kin, A. y Sosa, A. 1993. Effects of cattle ingestion on viability and germination rate of calden (*Prosopis caldenia*) seeds. *Journal of range Management* 46: 483-486.
- Perry, J.N. y Gonzalez-Andujar, J.L. 1993. Dispersal in a metapopulation neighbourhood model of an annual plant with a seedbank. *Journal of Ecology* 81: 453-463.
- Pickett, S.T.A. y White, P.S. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics” Academic Press. New York.
- Pico, F.X. y Riba, M. 2002. Regional-scale demography of *Ramonda myconi*: Remnant population dynamics in a preglacial relict species. *Plant Ecology* 161(1): 1-13.
- Pittendrigh, C.S. 1948. The bromeliad-*Anopheles*-malaria complex in Trinidad. I. The Bromeliad flora. *Evolution* 2: 58-89.
- Provan, J., Powell, W. y Hollingsworth, P.M. 2001. Chloroplast microsatellites: new tools for studies in plant ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 142-147.
- Pugnaire, F.I., Haase, P., Puigdefábregas, J., Cueto, M., Clark, S.C. y Incoll, L.D. 1996b. Facilitation and succession under canopy of a leguminous shrub, *Retama shaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos* 76: 455-464.
- Pugnaire, F.I., Puigdefábregas, J. y Haase, P. 1996a. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77: 1420-1426.
- Pulido, M.T. 2006. Uso y Manejo de la Palma de Guano (*Sabal yapa*, Areaceae) en zonas de vegetación natural del área maya de la península de Yucatán. Tesis de Doctorado. Instituto de Biología- UNAM, México.
- Pulliam, H. R. 1988. Sources, sinks and population regulation. *American Naturalist* 132: 652-661.
- Radford, I.J., Nicholas, M., Tiver, F., Brown, J. y Kríticos, D. 2002. Seedling establishment, mortality, tree growth rates and vigour of *Acacia nilotica* in different *Astrebla* grassland habitats: Implications for invasion. *Austral Ecology* 27: 258-268.
- Rey, P.J. y Alcantara, J.M. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* 88: 622-633.
- Ricklefs, R.E. y Miller, L.G. 1999. Ecology. W.H. Freeman and Company.
- Rosenberger, T. y Williams, K. 1999. Responses of vascular epiphytes to branch-fall gap formation in *Clusia* trees in a Montane Rain Forest. *Selbyana* 20: 49-58.

- Ruxton, G.D. 1996. Dispersal and chaos in spatially structured models: an individual level approach. *Journal of Animal Ecology* 65: 161-169.
- Rzedoswki, J. y Rzedowski, C.G. 1990. Flora Fanerogámica del Valle de México. Vol. III. Monocotyledoneae. Centro regional del Bajío. Instituto de Ecología, Michoacán, México.
- Rzedowski, J. 1994. Vegetación de México. Ed. Limusa. México. 432 p.
- Saether, B-E., Engen, S. y Lande, R. 1999. Finite metapopulation models with density-dependent migration and stochastic local dynamics. *Proceedings of the Royal Society. Series B.* 266(1415): 113-118.
- Sánchez, O. 1976. La Flora del Valle de México. Ed. Herrero. México.
- Sánchez de la vega, G. 2005. Estudio de *Prosopis laevigata* en Zapotitlán de las Salinas, Puebla; efecto de la dispersión por burros y el microambiente bajo arbustos. Tesis de maestría (Maestría en Ciencias Biológicas)-UNAM, Facultad de Estudios Superiores Iztacala.
- Schemske, D.W., Husband, B.C., Ruckelshaus, M.H., Goodwillie, I., Parker, M. y Bishop, J.G. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.
- Schoener, T.W. 1991. Extinction and the nature of the metapopulations: a case system. *Acta Oecologica* 12: 53-73.
- Schoener, T.W. y Spiller, D.A. 1987. High population persistence in a system with high turnover. *Nature* (London) 330: 474-477.
- Schupp, W.E. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82(39): 399-409.
- Shimada, M. y Ishihama, F. 2000. Asynchronization of local population dynamics and persistence of a metapopulation: a lesson from an endangered composite plant, *Aster kantoensis*. *Population Ecology* 42(1): 63-72.
- Silvertown, J. 1991. Dorothy's dilemma and the unification of plant population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 6(11): 346-348.
- Silvertown, J., Franco, M. y Menges, E. 1996. Interpretation of elasticity as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology* 10(2): 591-597.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I. y Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography- relative importance of life cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81: 465-476.
- Silvertown, J.W. y Lovett-Doust, J. 1993. Introduction to plant population biology. Blackwell Science. Oxford.
- Simpson, B., Neff, J.L. y Moldenke, A.R. 1977. "Prosopis flowers as a resource". In: B.B. Simpson (Ed): Mesquite: Its biology in two desert ecosystem. Stroudsburg, PA: Dowden Hutchinson and Ross Inc, pp. 142-159.
- Simpson, B.B. 1977. Mesquite: Its Biology in Two Desert Ecosystems. Dowden, Hutchinson y Ross, Inc. Stroudsburg, 250 pp.
- Singer, M.C. and Erlich, P.R. 1979. Population dynamics of the checkerspot butterfly *Euphydryas editha*. *Fortschr. Zool* 25: 53-60.
- Sjögren, G. 1991. Distribution and extinction patterns within a northern metapopulation of the pool frog, *Rana lessonae*. *Ecology*. 75: 1357-1367.

- Slatkin, M. 1995. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics* 139: 457-462.
- Smith, J.A.C. 1989. Epiphytic Bromeliads. In: Lüttge, U. (Ed) Vascular plants as epiphytes. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York. Pp 109-138.
- Smith, L. B. y Downs, R. J. 1977. Flora Neotropica. Monograph N. 14 Part 2. Tillandsioideae (Bromeliaceae). Hafner Press, New York.
- Smith, T.M. y Goodman, P.S. 1987. Successional dynamics in an *Acacia nilotica-Euclea divinorum* savannah in southern Africa. *Journal of Ecology* 75: 603-610.
- Snaell, T., Ribeiro, P.J. y Rydin, H. 2003. Spatial occurrence and colonisations in patch-tracking metapopulations: local conditions versus dispersal. *Oikos* 103(3): 566-578.
- Snaell, T., Pennanen, J., Kivistoe, L. y Hanski, I. 2005. Modelling epiphyte metapopulation dynamics in a dynamic forest landscape. *Oikos* 109(2): 209-222.
- Snäll, T., Ehrlén, J. y Rydin, H. 2005. Colonization-extinction dynamics of an epiphyte metapopulation in a dynamic landscape. *Ecology* 86(1): 106-115.
- Sokal, R.R. y Rohlf, J.H. 1995. Biometry: the principles and practice of Statistics in Biological Research. W.H. Freeman, New York, 887 pp.
- Solbrig, O.T., Sarandón, R. y Bossert, W. 1988. A density-dependent growth model of a perennial herb, *Viola fimbriatula*. *American Naturalist* 131: 385-400.
- Soltis, E.D., Gilmartin, J.A., Rieseberg, L. y Gardner, S. 1987. Genetic variation in the epiphytes *Tillandsia ionantha* and *T. recurvata* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany* 74(4): 531-537.
- Sork, V.L., Nason, J., Campell, D.R. y Fernandez, J.F. 1999. Landscape approaches to historical and contemporary gene flow in plants. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 219-224.
- South, A.B. y Kenward, R.E. 2001. Mate finding, dispersal distances and population growth in invading species: a spatially explicit model. *Oikos* 95:53-58.
- Souza, M.W. y Espírito-Santo, M. M. 2002. Species diversity and abundance of vascular epiphytes on *Vellozia piresiana* in Brazil. *Biotropica* 34: 51-57.
- StatSoft, 1999. Statistica ('99 Edition). Quick reference. StatSoft, Inc, Tulsa. 230 pp.
- Stearns, S.C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.* 51: 3-47.
- Stutz, J.C., Coperman, R., Martin C.A. y Morton, J. B. 2000. Patterns of species composition and distribution of arbuscular mycorrhizal fungi in arid regions of south western North America and Namibia, Africa. *Canadian Journal of Botany* 78: 237-245.
- Sugden, A.M. 1982. Long-distance dispersal, isolation, and the cloud forest flora of the Serranía de Macuira, Guajira, Colombia. *Biotropica* 14(3): 208-219.
- Sutcliffe, O.L., Thomas, C.D. y Moss, D. 1996. Spatial synchrony and asynchrony in butterfly population dynamics. *Journal of Animal Ecology*. 65: 85-95.
- Tapia, P.F. 1999. "Con mezquites...!Buen provecho!" Periódico humanidades (UNAM) 182:17-18.
- Teketay, D. 1998. Germination of *Acacia origena*, *A. pilispina* and *Pterolobium stellatum* in response to different pre-sowing seed treatments, temperature and light. *Journal of Arid Environments* 38: 551-560.
- Ter Steege, H. and Cornelissen, J.H.C. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21: 331-339.

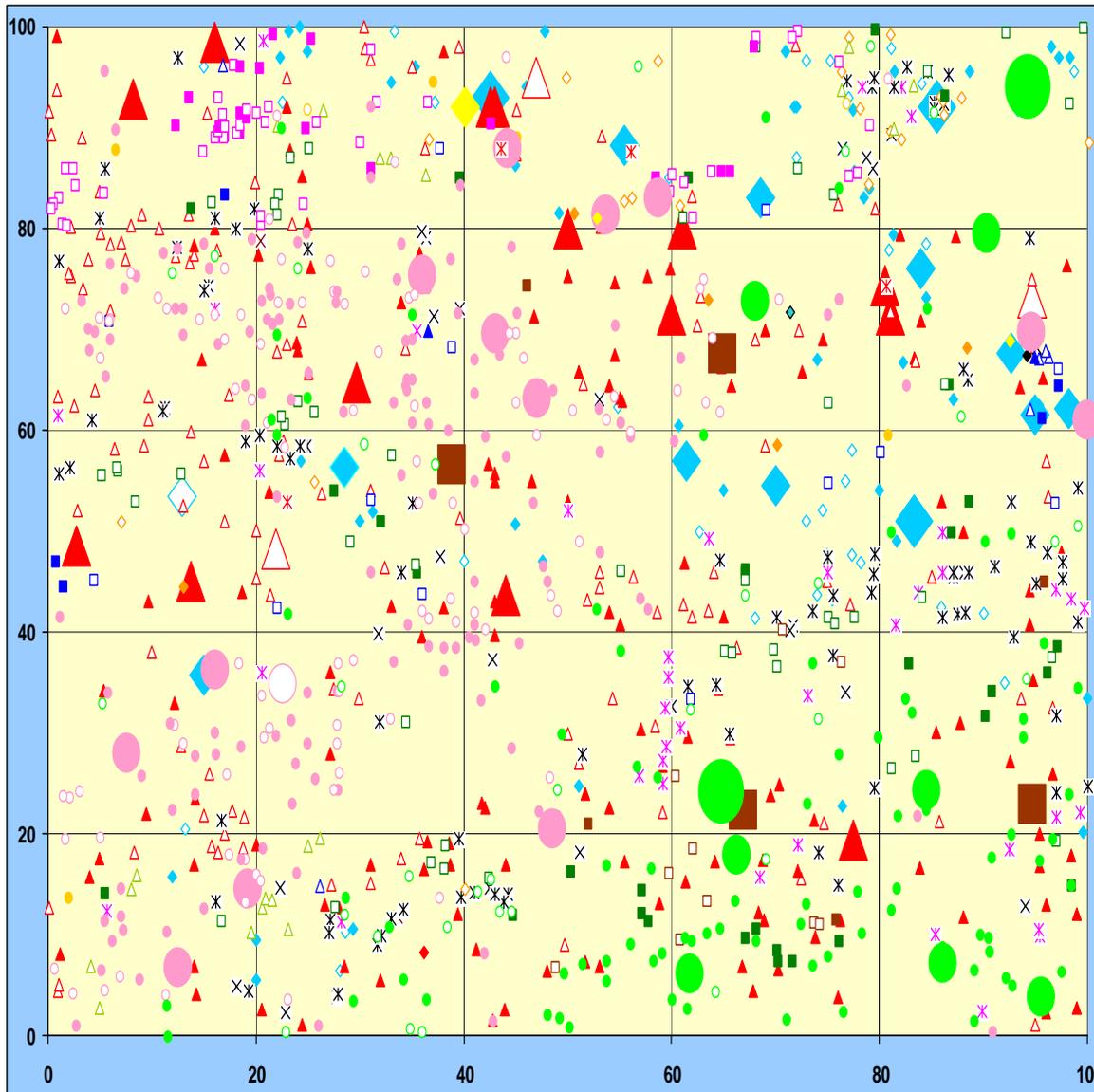
- Thomas, J.A. 1991. Rare species conservation: case studies of European butterflies. In the scientific management of temperate communities for conservation (ed. I. Spelleberg B., Goldsmith y M.G. Morris). Pp. 149-197. Blackwell, Oxford.
- Thomas, C.D. y Hanski, I. 1997. Butterfly metapopulations. In: metapopulation biology (Hanski, I. y Gilpin, M.E. Eds). Academic Press, San Diego. pp. 359-386.
- Ticktin, T. 2005. Applying a metapopulation framework to the management and conservation of a non-timber forest species. *Forest Ecology and Management* 206: 249–261.
- Ticktin, T., Nantel, P., Ramírez, F. y Johns, T. 2002. Effects of variation harvest limits for forest species in Mexico. *Conservation Biology* 16: 691-705.
- Ticktin, T. y Nantel, P. 2004. Dynamics of a tropical understory herb in old-growth versus secondary forests. *Biological Conservation* 120: 461-470.
- Tilman, D. y Kareiva, P. 1997. Spatial ecology: The role of space in population dynamics and interespecific interactions. Princeton University Press. *Proceedings of the Royal Society, series B*, 266: 1837-1842.
- Todzia, C. 1986. Growth habits, host tree species and density of hemiepiphytes on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 18(1): 22–27.
- Tremblay, R.L. 1997. *Lephanthes caritensis*, an endangered orchid: no sex, no future? *Selbyana* 18(2): 160-166.
- Turchin, P. 1998. Quantitative analysis of movement. Sinauer.
- Turchin, P., Odental, F.J. y Rausher, M. D. 1991. Quantitativy insect movement in the field. *Environmental Entomology* 20: 955-963.
- Uezu, A., Metzger, J.P. y Vielliard, M.E. 2005. Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic Forest bird species. *Biological Conservation* 123: 507-519.
- Uteley, J.F. 1994. *Tillandsia* L. In: Davidse, G.M., Sousa, M., Chater, A.O. (Eds). Flora Mesoamericana, (Vol. 6). UNAM. México D.F., Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri, pp. 100-122.
- Valiente Banuet, A., Briones, O., Bolongaro-Crevenna, A., Ezcurra, E., Núñez, H., Rosas, M., Bernard, G. y Vázquez, E. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semiarid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2: 15-20.
- Valiente-Banuet, A. y Ezcurra, E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisiana* in the Tehuacán valley, México. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Valverde, M.T. 1995. Metapopulation dynamics of *Primula vulgaris*. PhD thesis. The Open University, U.K.
- Valverde, T. 1999. Las metapoblaciones en la naturaleza. ¿Realidad o fantasía? *Revista Ciencias*. 56-73.
- Valverde, T. y Silvertown, J. 1997a. A metapopulation model for *Primula vulgaris*, a temperate forest understory herb. *Journal of Ecology* 85: 193-210.
- Valverde, T. y Silvertown, J. 1997b. An integrated model of demography, patch dynamics, and seed dispersal in a woodland herb, *Primula vulgaris*. *Oikos* 80: 67-77.
- Valverde, T. y Silvertown, J. 1997c. Canopy closure rate and forest structure. *Ecology* 78(5): 1555-1562.

- Valverde, T. y Silvertown, J. 1998. Variation in the demography of a woodland understory herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *Journal of Ecology* 86: 545-562.
- Valverde, T.; Quijas, S.; Lopez-Villavicencio, M. y Castillo, S. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in Central Mexico. *Plant Ecology* 170 (2): 167-184.
- van der Pijl, L. 1982. Principles of dispersal in higher plants. 3rd edn. Springer, Berlin Heidelberg New York .
- Van Groenendael, J.H., H. de Kroon. y H. Caswell. 1988. Projection matrices in population biology. *TREE*. 3: 264-269.
- Van Rheede van Oudtshoorn y Van Rooyen, M.W. 1999. Dispersal biology of desert plants. ed. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Germany.
- Vander Wall, S.B. 1994. Seed fate pathways of antelope bitterbrush: dispersal by seed-caching yellow pine chipmunks. *Ecology* 75: 1911-1926.
- Vandermeer, J.H. y Goldberg, D.E. 2003. Population Ecology. First principles. Princeton University Press. USA. 280 p.
- Veit, R.R. y Lewis, M.A. 1996. Dispersal, population growth, and the allee effect: Dynamics of the house finch invasion of eastern North America. *American Naturalist* 148(2): 255-274.
- Venable, D.L. y Brown, J.S. 1993. The population-dynamic functions of seed dispersal. *Vegetatio* 107/108: 31-55.
- Verheyen, K., Vellend, M., Van Calster, H., Peterken, G. y Hermy, M. 2004. Metapopulations dynamics in changing landscapes: A new spatially realistic model for forest plants. *Ecology* 85(12): 3302-3312.
- Vos, C.C., Verboom, J., Opdam, P.F.M. y Ter Braak, C.J.F. 2001. Toward ecologically scaled landscape indices. *American Naturalist* 183(1): 24-41.
- Wade, J.M. y D.E. McCauley. 1988. Extinction and recolonization: their effects on the genetic differentiation of local populations. *Evolution* 42(5): 995-1005.
- Walker, R.S., Novaro, A.J. y Branch, L.C. 2003. Effects of patch attributes, barriers, and distance between patches on the distribution of a rock-dwelling rodent (*Lagidium viscacia*). *Landscape Ecology*. 18(2): 185-192.
- Wang, C.B. y Smith, T.B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17(8): 379-385.
- Watson, A., Rothery, P. y Parr, R. (1984) Demographic causes and predictive models of population fluctuations in red grouse. *Journal of Animal Ecology*, **53**, 639-662.
- Weiss, S.B., Murphy, D.D., Ehrlich, P.R. y Metzler, C.F. 1993. Adult emergence phenology in checkerspot butterflies: the effects of macroclimate, topoclimate and population history. *Oecologia*. 96: 261-270.
- Whelncke, E.V., Hubbell, S.P., Foster, R.B. y Dalling, J.W. 2003. Seed dispersal patterns produced by white-faced monkeys: implications for the dispersal limitation of neotropical tree species. *Journal of Ecology* 91(4): 677-685.
- Whitlock, M.C. y McCauley, D.E. 1999. Indirect measures of gene flow and migration. *Heredity* 82: 117-125.

- Wiegand, K., Jeltsch, F., y Ward, D. 1999. Analysis of the population dynamics of *Acacia* trees in the Negev desert, Israel with a spatially-explicit computer simulation model. *Ecological Modelling* 117: 203-224.
- Willson, M.F. 1993. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio* 107/108: 261-280.
- Wilson, T.B. y Witkowski, E.T.F. 1998. Water requirements for germination and early seedling establishment in four African savanna woody plant species. *Journal of Arid Environment* 38: 541-550.
- Woiwod I.P. y Hanski, I. 1992. Patterns of density dependence in moths and aphids. *Journal of Animal Ecology*. 61: 619-629.
- Wolf, J.H.D. 1994. Factor controlling the distribution of vascular and non-vascular epiphytes in the northern Andes. *Vegetatio* 112(1): 15-28.
- Wolf, J.H.D. y Konings, C.J.F. 2001. Toward the sustainable harvesting of epiphytic bromeliads: a pilot study from highlands of Chiapas, Mexico. *Biological Conservation* 101: 23-31.
- Yeaton, R.I. y Gladston, D.E. 1982. The pattern of colonisation of epiphytes on calabash trees (*Cressentia alata* HBK.) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Biotropica* 14: 137-140.
- Zavala-Hurtado, J.A. y Díaz-Solis, A., 1995. repair, growth, age and reproduction in the giant columnar cactus *Cehalocereus columnatrajani* (Kareinski ex. Pfeiffer) Schuman (Cactaceae). *Journal of Arid Environments* 31: 21-31.
- Zavala-Hurtado, J.A., Valverde, P.L., Díaz-Solís, A., Vite, F. y Portilla, F. 1996. Vegetation-environment relationships based on life-forms classificatiob in a semi-arid region of Tropical Mexico. *Revista de Biología Tropical* 44: 581-590.
- Zimmerman, J.K. y Olsmted, I.C. 1992. Host tree utilization by vascular epiphytes in seasonally inundated forest (Tintal) in Mexico. *Biotropica* 24: 402-407.
- Zomlefer, B.W. 1994. Guide to flowering plant families. The University of North Caroline Press. Chapel Hill & London. USA. 430 pp.
- Zotz, G. 1995. How fast does an epiphyte grow? *Selbyana* 16: 150-154.
- Zotz, G. 1998. Demography of the epiphytic orchid *Dimenandra emerginata*. *Journal of Tropical Ecology* 14: 725-741.
- Zotz, G. y Vollrath, B. 2002. Substrate preferences of epiphytic bromeliads: an experimental approach. *Acta Oecologica* 23: 99-102.

Apéndice A

Mapa de la hectárea de trabajo en el que se muestra la localización de los árboles/arbustos muestreados de diferentes especies (ver simbología). Los símbolos abiertos indican que el árbol en cuestión no estaba colonizado por *T. recurvata*, mientras que los símbolos cerrados indican que estaba colonizado. El tamaño relativo de los símbolos pretende reflejar la categoría de tamaño a la que pertenece cada árbol. Se muestran sólo las especies más abundantes.



Simbología de las especies:

- Prosopis laevigata*
- Cercidium praecox*
- Acacia bilimeki*
- Acacia constricta*
- Mimosa adenanthoides*
- Ipomoea arborescens*
- Castella tortuosa*
- Fouquieria formosa*