



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Estudio poblacional de *Furcraea parmentieri*
(Agavaceae) en bosques templados del
suroeste del Distrito Federal, México.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE :

B I Ó L O G O

P R E S E N T A :

ROMÁN HERNÁNDEZ PEDRERO



FACULTAD DE CIENCIAS

DIRECTORA DE TESIS: DRA. MA. TERESA VALVERDE VALDÉS

2009



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.

**A mis papás Gloria y Abelardo
y a mi hermana Rosalía,
con mucho cariño.**

Agradecimientos

A mi mamá, papá y hermanita, por darme su amor y confianza.

A mi tutora de tesis Saddahjoti, por encaminarme en el mundo de la investigación y por inspirarme a buscar mi espiritualidad.

A los sinodales que revisaron mi tesis: el Dr. Luis E. Eguiarte, la Dr. María del Carmen Mandujano, el Dr. Santiago Arizaga y el Dr. Abisáí García-Mendoza.

A mis amigos que tuve el privilegio de conocer en la carrera, en especial a los biólogos Ale Mena, Copali, Bob y la banda, por pasar buenos ratos divirtiéndonos y formándonos como un equipo de trabajo.

A los profesores del taller de Ecología, regeneración natural y restauración de áreas naturales del centro de México (Zenón, Tere, Carlos, Consuelo, Jorge, Silvia y Mely).

A Pedro Eloy Mendoza Hernández y Mariana Hernández Apolinar, técnicos del laboratorio, con mucho cariño por haberme acompañado a las salidas de campo y por apoyarme en el trabajo escrito.

A los profesores del laboratorio de Ecología Especializada de la Facultad de Ciencias.

Al personal de las cámaras de ambientes controlados y del Taller de Ecología.

Al personal del Invernadero de la Facultad de Ciencias.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por ser chingona.

A Jorge López y a mis amigos de esgrima.

A la Asociación de Scouts de México, por formarme estos últimos años, en especial a mis amigos del grupo 4 de Toluca y de la Red Ambiental Scout, gracias loy.

A ti madre tierra, por enseñarme a ser yo mismo.

Hoja de datos del Jurado

Formato	Ejemplo
1. Datos del alumno Apellido paterno Apellido materno Nombre(s) Teléfono Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Carrera Número de cuenta	1. Datos del alumno Hernández Pedrero Román 55492452 Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Biología 403014961
2. Datos del tutor Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno	2. Datos del tutor Dra. María Teresa Valverde Valdés
3. Datos del sinodal 1 Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno	3. Datos del sinodal 1 Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns
4. Datos del sinodal 2 Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno	4. Datos del sinodal 2 Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez
5. Datos del sinodal 3 Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno	5. Datos del sinodal 3 Dr. Abisaí Josué García Mendoza
6. Datos del sinodal 4 Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno	Datos del sinodal 4 Dr. José Santiago Arizaga Pérez
7. Datos del trabajo escrito Título Número de páginas Año	7. Datos del trabajo escrito Estudio poblacional de <i>Furcraea parmentieri</i> (Agavaceae) en bosques templados del suroeste del Distrito Federal, México. 90 p 2009

ÍNDICE

	Pág.
Agradecimientos	iii
Resumen	iv
Abstract	v
1. Introducción	1
1.1 La Cuenca de México	1
1.2 Ecología de poblaciones	3
<i>1.2.1 Matrices periódicas</i>	4
1.3 La familia Agavaceae y el género <i>Furcraea</i>	5
<i>1.3.1 Sistemática, distribución y filogenia</i>	5
<i>1.3.2 Biología Reproductiva</i>	6
<i>a) Reproducción sexual y propagación vegetativa</i>	7
<i>b) Polinizadores</i>	9
<i>1.3.3 Germinación</i>	10
<i>a) Viabilidad</i>	10
<i>b) Efecto de la temperatura en la germinación</i>	10
<i>c) Efecto de la edad de las semillas en la germinación</i>	11
<i>1.3.4 Aspectos demográficos</i>	11
<i>1.3.5 Importancia económica y conservación</i>	12
1.4 Justificación	14
1.5 Objetivo general	15
<i>1.5.1 Objetivos particulares</i>	15
2. Métodos	16
2.1 Especie de estudio	16
2.2 Sitios de estudio	18
<i>2.2.1 Volcán Xitle</i>	18
<i>2.2.2 Volcán Pelado</i>	19
<i>2.2.3. Los Dínamos</i>	19
2.3 Seguimiento de fases tempranas	21
<i>2.3.1 Germinación de semillas</i>	21
<i>2.3.2 Supervivencia y crecimiento de plántulas</i>	24
<i>2.3.3 Crecimiento de bulbilos</i>	25
<i>2.3.4 Crecimiento de los infantiles</i>	26
2.4 Demografía	28
<i>2.4.1 Estructura y densidad poblacional</i>	28
<i>2.4.2 Construcción de las matrices anuales</i>	28
<i>a) Toma de datos</i>	28
<i>b) Estimación de las tasas vitales</i>	29
<i>2.4.3 Análisis de las matrices anuales</i>	34
<i>2.4.4 Matrices periódicas</i>	35
2.5 Análisis estadísticos	37
3. Resultados	38

3.1 Fases tempranas	38
3.1.1 <i>Germinación de semillas</i>	38
3.1.2 <i>Supervivencia y crecimiento de plántulas</i>	40
3.1.3 <i>Crecimiento de bulbilos</i>	42
3.1.4 <i>Supervivencia y crecimiento de infantiles</i>	43
3.2 Demografía	45
3.2.1 <i>Densidad y estructura poblacional</i>	45
3.2.2 <i>Matrices anuales</i>	47
3.2.3 <i>Matrices periódicas</i>	50
4. Discusión	54
4.1 Fases tempranas	54
4.2 Demografía	58
4.3 ¿Qué nos enseña <i>Furcraea parmentieri</i> sobre la evolución de la semelparidad?	65
4.4 Implicaciones para la conservación	66
5. Conclusiones	68
6. Literatura citada	69
Anexo I	77
Anexo II	78

Resumen

Este trabajo es un estudio poblacional de *Furcraea parmentieri* (Roezl ex Ortgies) García-Mend. en dos sitios del suroeste del Distrito Federal: volcán Xitle y volcán Pelado. El trabajo de campo se realizó durante 2006 y 2007. Con la finalidad de conocer el destino de las fases tempranas, se realizaron experimentos de germinación de semillas y de introducción de plántulas y de bulbilos, y se monitoreó el destino de infantiles, juveniles y adultos. Los experimentos de germinación de semillas se realizaron en laboratorio (febrero y junio de 2006) y en campo (junio de 2006). En el primer experimento de laboratorio se obtuvo una germinación de 45 %, y en el segundo de 98.5 %. Todos los experimentos en campo se realizaron en cuatro micrositios: suelo rocoso y en sombra (RS), suelo rocoso y expuesto (RE), suelo profundo y en sombra (PS), y suelo profundo y expuesto (PE). La germinación fue mayor en los micrositios con suelo rocoso; globalmente, la germinación en campo fue del 40 %, pero sólo el 14 % de las plántulas emergidas estaban vivas un año después. Por otro lado, las plántulas que se introdujeron al campo, tuvieron mayores porcentajes de supervivencia en el micrositio PS, mientras que su mayor crecimiento se dio en los micrositios PS y RE. Los bulbilos presentaron mayor crecimiento en los micrositios PS. El crecimiento y supervivencia de los infantiles fue similar en los cuatro micrositios.

Se dividió a la población en ocho categorías de tamaño (plántulas, infantiles 1, infantiles 2, juveniles, pequeñas, medianas, grandes y magnas), de acuerdo con la altura de los individuos y con la presencia de tronco. La estructura poblacional fue similar en todas las localidades, con un gran número de infantiles, así como de medianas y grandes. Se estimó una densidad poblacional de 14.4 y 5 individuos en 100 m² en el Pelado y en el Xitle, respectivamente. Se construyó una matriz de proyección poblacional para el periodo abril/2006 a mayo/2007, durante el cual hubo un evento de floración masiva. A partir de esta matriz y de las observaciones realizadas entre 2005 y 2007, se construyeron otras dos matrices. Así, se tuvo una matriz para representar a los años no reproductivos (NR), caracterizados por baja fecundidad y baja mortalidad de adultos; otra matriz para años reproductivos (R), caracterizados por baja fecundidad y alta mortalidad de adultos (dada su semelparidad); y una matriz para representar a los años de establecimiento (E), en los que un gran número de plántulas y bulbilos se incorporan a la población, provenientes de la floración masiva del año anterior, por lo que presentan alta fecundidad y baja mortalidad de adultos. Para proyectar la dinámica poblacional a largo plazo, se construyeron matrices periódicas, simulando escenarios en los que ocurren eventos de floración masiva cada 5, 10 y 15 años. Las tasas finitas de crecimiento poblacional (λ) de las matrices anuales fueron de 1.03 (año NR), 0.99 (año R), y 1.25 (año E). Los valores de λ_p (de las matrices periódicas) fueron de 1.83 (reproducción cada 5 años), 2.64 (cada 10 años), y 2.56 (cada 15 años). Estas λ_p se proyectaron a 90 años y se encontró que el escenario con una frecuencia de reproducción de cada 5 años es el que llevaría a un mayor tamaño poblacional. Se estimó que los individuos se reproducen a una edad de ca. 60-90 años y que la mayor parte de los nuevos reclutas son de origen sexual (99%) y sólo una pequeña fracción (1%) proviene del establecimiento de bulbilos. Dado que las poblaciones de *Furcraea parmentieri* aparentemente tienen una buena salud demográfica, se plantea que el principal riesgo que enfrentan sus poblaciones es el rápido cambio de uso de suelo de sus áreas naturales de distribución.

Abstract

This study is a demographic analysis of *Furcraea parmentieri* (Roezl ex Ortgies) García-Mend. in two localities on the southwest of Distrito Federal: the volcanoes Xitle and Pelado. The field work was carried out during 2006 and 2007. In order to investigate the fate of the early life-cycle stages we did field experiments on seed germination, and seedling and bulbil introduction, and monitored the survival and growth of infants, juveniles and adults. Seed germination experiments were done both in controlled conditions (February and June 2006) and in the field (June 2006). Seed germination in controlled conditions was 45 and 98.5% (respectively). Field experiments included four different microsites: rocky soil and shade (RS), rocky soil and exposed (RE), deep soil and shade (PS) and deep soil and exposed (PE). Seed germination was highest in rocky soil microsites. Globally, seed germination in the field was 40%, but only 14% of the emerged seedlings were alive after one year. The highest seedling survival was observed in PS microsites, while their growth was fastest in PS and RE microsites. Bulbils showed the highest growth rate in PS microsites, while infants survived and grew similarly in all microsites.

The population was subdivided in eight size categories (seedlings, infants 1, infants 2, juveniles, small, medium, large and very large), according to plant height and the presence of a trunk. Population structure was similar in all localities with a high number of infants, as well as medium and large plants. Estimated population density was 14.4 and 5 individuals in 100 m² at Pelado and Xitle, respectively. We built a population projection matrix for the period spanning from April/2006 to May/2007, during which a mass reproduction event was observed. From this matrix and from field observations carried out between 2005 and 2007 we built two other matrices. Thus, we had three annual matrices: one for non reproductive years (NR), characterized by low fecundity and low adult mortality; one for reproductive years (R), characterized by low fecundity and high adult mortality (due to their semelparity); and one for establishment years (E), in which a high number of seedlings and bulbils emerge, derived from the mass flowering event of the previous year, thus determining high fecundity and low adult mortality. To project the long term behaviour of this population we used periodic matrices simulating three scenarios: reproduction every 5, every 10, or every 15 years. The finite population growth rates (λ) were 1.03 (year NR), 0.99 (year R), and 1.25 (year E). The values of λ_p (for periodic matrices) were 1.83 (reproduction every 5 years), 2.64 (every 10 years), and 2.56 (every 15 years). These λ_p values were projected 90 years over time and we found that the scenario with reproduction every 5 years was the one that resulted in higher population numbers. We estimated that individuals reproduce at an age of ca. 60-90 years and that most new recruits (99%) are from sexual origin, while only a small proportion (1%) derive from the establishment of bulbils. Given that the populations of *Furcraea parmentieri* appear to be demographically healthy, we propose that the main risk faced by this species is land use change, since its distribution range is restricted to areas near growing cities.

1. Introducción

1.1 La Cuenca de México

La República Mexicana se encuentra entre los 12 países megadiversos del mundo, los cuales contienen alrededor del 70 % de la biodiversidad del planeta con un territorio cercano al 10 % de las tierras emergidas a nivel mundial (DCPMA, 2002). México, con cerca del 1.6 % de la superficie terrestre, alberga aproximadamente el 12.78 % del total de las especies descritas, sumando un total de 22,351 especies de plantas vasculares, las cuales se podrían incrementar a 29,000 (Villaseñor, 2003).

La extraordinaria riqueza biológica de México se concentra principalmente en la Sierra Madre del Sur y en el Eje Neovolcánico Transversal (ENT). Este último se encuentra en la parte central del país y presenta las mayores altitudes. La diversidad de especies que se concentra en el Eje Neovolcánico Transversal es producto, en parte, de que ahí convergen elementos de las dos regiones biogeográficas del continente americano: la Neártica y la Neotropical (Velázquez y Romero, 1999). Su compleja topografía, su gran variabilidad de altitudes y de climas, la posición geográfica del país y su historia geológica, proveen un mosaico de ambientes, hábitats y microhábitats para un importante número de especies sedentarias y migratorias, por lo que en el ENT se presenta un intrincado patrón de distribución de especies (Rzedowski y Rzedowski, 2001). Hacia el centro-sur del ENT, y con las mismas características generales, se localiza el área con la mayor riqueza de especies de esta región: la Cuenca de México (i. e. 3,000 especies de plantas vasculares, Rzedowski y Rzedowski, 2001).

Las características biológicas y geográficas de la Cuenca de México no sólo han permitido el desarrollo de una gran diversidad de flora y fauna, sino que también han ofrecido condiciones favorables para el establecimiento de asentamientos humanos por más de 2,500 años (Ceballos y Galindo, 1984 en: Velázquez y Romero, 1999). Desde tiempos remotos, esta Cuenca ha sido una de las regiones más pobladas del país y en la actualidad es la más poblada del mundo, lo cual ha tenido el efecto de reducir paulatinamente la riqueza biológica de esta región (Velázquez y Romero, 1999). A pesar de ser sólo el 0.48% del territorio nacional, en esta área vive aproximadamente el 20% de la población mexicana, lo que constituye un problema ambiental, social y político de grandes proporciones (Ezcurra *et al.*, 2006).

Las áreas montañosas que rodean a la Cuenca constituyen la principal fuente de recarga de los mantos acuíferos que alimentan a la Ciudad de México. Se calcula que el 75 % del agua que se consume en esta metrópoli depende de la recarga de los mantos acuíferos que se acumulan en el subsuelo, provenientes de las zonas boscosas que la rodean (Velázquez y Romero, 1999). Además, estas áreas constituyen una fuente importante de recursos, entre ellos los alimenticios, destacando los cereales y diversos productos de origen animal, así como diversos recursos forestales, que brindan una gama de bienes y servicios a los habitantes rurales de la localidad, así como a los de la Ciudad de México.

Como es de esperarse, las intensas actividades humanas, tanto de la población urbana como de la rural, han repercutido de diferentes maneras en las áreas silvestres de la Cuenca, deteriorándolas y reduciéndolas, por lo que la flora y la fauna nativas se han visto mermadas. Esto ha provocado que una proporción importante de las especies características de la región se encuentre en alguna de las categorías de riesgo que reconoce la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN).

Las zonas montañosas que rodean a la Cuenca de México albergan alrededor de 325 especies endémicas de plantas y animales (Rzedowski y Rzedowski, 2001), muchas de las cuales se encuentran en peligro de extinción. Entre los animales se encuentran el conejo zacatuche (*Romerolagus diazi*), una tuza del género *Cratogeomys*, varias lagartijas del género *Sceloporus* y el gorrión serrano (*Xenospiza baileyi*). Entre las plantas están *Acer negundo* var. *mexicanum*, *Juniperus monticola*, *Hibiscus spiralis* y *Furcraea parmentieri*, esta última de la familia Agavaceae (Velázquez y Romero, 1999). Estas especies están seriamente amenazadas con desaparecer debido al crecimiento de la Ciudad de México. Incluso las cordilleras montañosas al sur y al oeste de la Ciudad de México, que habían sido poco afectadas por el proceso de urbanización hasta antes de la década de los años setenta, ahora sufre las consecuencias del crecimiento urbano expansivo (Ezcurra *et al.*, 2006).

En esta tesis se aborda el estudio de *F. parmentieri* desde el punto de vista de su ecología de poblaciones. En las siguientes secciones se presenta una revisión sobre la ecología de poblaciones y sobre la biología de las agaváceas, que servirá de marco de referencia para discutir los resultados de este estudio.

1.2 Ecología de poblaciones

Una población es un conjunto de individuos de la misma especie que coexisten en tiempo y espacio y que mantienen flujo génico entre ellos (Begon *et al.*, 2006). La ecología de poblaciones estudia estos grupos de organismos con el objeto de entender cómo y por qué cambia el tamaño poblacional a lo largo del tiempo (Begon *et al.*, 2006).

Para estudiar a una población es importante conocer el ciclo de vida de los organismos que la componen. El ciclo de vida es la unidad fundamental para describir a los organismos, los cuales pasan por diferentes fases a lo largo de su vida (Caswell, 2001). La ecología de poblaciones busca conocer las tasas vitales (nacimientos, crecimiento, fecundidad y mortalidad) que caracterizan a cada fase del ciclo de vida. La respuesta de estas tasas al ambiente determina la dinámica poblacional en el tiempo ecológico y la evolución de las historias de vida en el tiempo evolutivo (Caswell, 2001).

El ciclo de vida de un organismo se puede describir a través de una gráfica del ciclo de vida, y a partir de ésta se puede derivar una matriz de proyección poblacional (Caswell, 2001). El modelo matricial de proyección poblacional puede describirse como una función discreta, lineal e invariante en el tiempo, que describe el comportamiento de una población estructurada por edades, tamaños o estadios de un momento en el tiempo, al siguiente (van Groenendael *et al.*, 1988). Las entradas de la matriz de proyección poblacional contienen la información dinámica que resume la manera en la que la supervivencia, el crecimiento y la reproducción de los individuos de las diferentes categorías cambia la composición de la población a través del tiempo (van Groenendael *et al.*, 1988). En notación matricial, esto puede expresarse como una simple multiplicación:

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

donde \mathbf{n} es un vector cuyos elementos son el número de individuos de cada categoría reconocida y \mathbf{A} es una matriz cuadrada, no negativa (van Groenendael *et al.*, 1988).

A través de iterar la multiplicación de la matriz por el vector de la estructura poblacional, y así sucesivamente por los vectores resultantes, la población converge hacia una distribución estable de proporciones por categoría, o una estructura estable de estadios, la cual corresponde al eigenvector derecho (w) de la matriz \mathbf{A} . Al transponer la matriz e iterar la misma ecuación, se obtiene el vector de los valores reproductivos específicos de cada categoría, correspondiente al eigenvector izquierdo (v) de la matriz \mathbf{A} . En el momento en el que la población converge a una estructura estable de estadios, la población crece o decrece a una tasa constante, λ , la cual corresponde con el eigenvalor

dominante de la matriz y se puede interpretar como la tasa finita de crecimiento poblacional (van Groenendael *et al.*, 1988).

Las matrices de proyección poblacional son una herramienta muy útil para describir y analizar las dinámicas poblacionales y se utilizan con dos principales fines: para proyectar los cambios numéricos de una población en el tiempo, evaluando así la potencialidad de su comportamiento demográfico actual; y para llevar a cabo análisis de perturbación prospectivos, en los cuales se evalúa el efecto, sobre λ , de cambios en las entradas de la matriz, ya sea en términos absolutos (sensibilidad) o relativos (elasticidad) (van Groenendael *et al.*, 1988).

Las matrices de proyección poblacional más simples suponen que hay constancia temporal, es decir, parten del supuesto de que la dinámica poblacional no cambia a través del tiempo (Caswell, 2001). Sin embargo, las poblaciones naturales presentan variaciones temporales en su comportamiento demográfico (Valverde y Silvertown, 1998). Para superar en alguna medida esta simplificación de la que parten los modelos matriciales más sencillos, se han utilizado modificaciones a los mismos que permiten incorporar la variación temporal en los análisis demográficos (Caswell, 2001). Dos de estas técnicas son las matrices periódicas (Tuljapurkar, 1989; Mandujano *et al.*, 2001) y las simulaciones estocásticas (Bierzychudek, 1982; Valverde *et al.*, 2004). Aquí hablaremos de las primeras, por su relevancia para este estudio.

1.2.1 Matrices periódicas

Todas las poblaciones experimentan cierto grado de variación espacio-temporal en su comportamiento demográfico, y es posible que buena parte de la variación temporal se presente de manera periódica (Caswell y Trevisan, 1994), ya sea como producto de la repetición de las estaciones del año, en una escala de tiempo infra-anual (Vavrek *et al.*, 1997), o bien como resultado de la repetición periódica o aproximadamente periódica de condiciones ambientales similares en una escala supra-anual (Bierzychudek, 1982; Beissinger, 1995). Ejemplos de este tipo de variación podrían ser la ocurrencia de eventos climáticos tipo El Niño, fuegos periódicos, huracanes cíclicos (Caswell, 2001), o la presencia de eventos de reproducción cada determinado tiempo en ciertas poblaciones naturales.

Las matrices periódicas incorporan la variación demográfica que se presenta en diferentes fases a lo largo de un ciclo que supuestamente se repite una y otra vez en el tiempo. La manera en la que se construyen y se analizan este tipo de matrices se presenta

en detalle en la sección de Métodos. En general, se puede decir que constan de la multiplicación de una serie de matrices, cada una representando el comportamiento demográfico de la población en una fase particular del ciclo. Este tipo de matrices todavía se encuentran representadas de manera modesta en la literatura (e.g. Golubov *et al.*, 1999; Mandujano *et al.*, 2001; Mondragón *et al.*, 2004; Santini 2007), pues probablemente todavía se considera una herramienta numérica relativamente nueva. Por otro lado, algunos autores argumentan que son pocos los sistemas que presentan una variación demográfica aproximadamente periódica, por lo que han favorecido el uso de proyecciones estocásticas sobre el de matrices periódicas (Mondragón *et al.* 2004). Sin embargo, la presencia de pulsos de reproducción o de eventos de floración masiva y sincrónica en algunas poblaciones constituye probablemente una de esas formas de comportamiento demográfico quasi-cíclico que se presta naturalmente para el uso de matrices periódicas. Tal es el caso de la población de estudio, como se argumentará mas adelante.

1.3 La familia Agavaceae y el género *Furcraea*

1.3.1 Sistemática, distribución y filogenia

La familia Agavaceae pertenece a la clase de las monocotiledóneas, y se ubica dentro del orden Asparagales. Esta familia consta de dos subfamilias, la Agavoideae, en las que las flores presentan ovario ínfero, y la Yuccoideae, en la que presentan ovario súpero (Dahlgren *et al.*, 1985). La familia Agavaceae se compone de nueve géneros: *Agave*, *Beschorneria*, *Furcraea*, *Hesperaloe*, *Hesperoyucca*, *Manfreda*, *Polianthes*, *Prochnyanthes* y *Yucca* (Rocha *et al.*, 2006), que en total suman unas 300 especies descritas hasta la fecha (Eguiarte *et al.*, 2000). El género *Agave* es el más numeroso, con cerca de 155 especies (García-Mendoza, 1995), mientras que el género *Furcraea* consta sólo de aproximadamente 25 especies (García-Mendoza, 2000).

La familia Agavaceae es endémica de América y se distribuye desde el sur de Canadá, pasando por México y Centroamérica, hasta el norte de Sudamérica (siguiendo principalmente la cadena montañosa de los Andes, hasta Bolivia y Paraguay) y las islas del Caribe (García-Mendoza y Galván, 1995). El género *Furcraea* tiene su límite norte de distribución continental en el estado de Nayarit, México, de donde continúa hacia el sur por Centroamérica y Sudamérica, hasta Bolivia y quizá Paraguay; en el Mar Caribe se

encuentra representado en todas las islas, así como en las islas Galápagos en el Océano Pacífico (García-Mendoza, 2000).

México se considera el centro de origen y diversificación de la familia Agavaceae (Eguiarte *et al.*, 2000). En su territorio se distribuye el 75 % (217) de las especies descritas, de las cuales el 55 % son endémicas del país (García-Mendoza y Galván, 1995; Franco, 1995). Además, alberga a 13 de las 25 especies del género *Furcraea* descritas, nueve de las cuales son endémicas del país (Rocha *et al.*, 2006).

Eguiarte (1995) propone que el origen de la familia Agavaceae data de hace unos 15 millones de años, mientras que Good-Avila *et al.* (2006) estiman una edad de 20 a 26 millones de años. Con base en la primera fecha, Eguiarte *et al.* (2000) proponen que el linaje de *Furcraea* + *Beschorneria* surgió hace 6 millones de años.

Los diversos análisis moleculares y morfológicos indican que los parientes más cercanos de la familia Agavaceae (*sensu* Dahlgren *et al.*, 1985) podrían ser plantas de la familia Hostaceae (Eguiarte *et al.*, 2000). *Hosta* aparece como el taxón más cercano a las Agavaceae en algunos estudios (Eguiarte *et al.*, 1994; Eguiarte, 1995). La familia Nolinaceae (*Nolina*, *Beaucarnea*, *Calibanus* y *Dasyilirion*) también está dentro del orden Asparagales, pero ahora se sabe que se encuentra relativamente separada de la Agavaceae *sensu stricto* (Eguiarte *et al.*, 2000). Eguiarte (1995) calcula que los linajes de las familias Agavaceae y Nolinaceae se separaron hace unos 50 millones de años.

1.3.2 Biología Reproductiva

Las agaváceas presentan una gran variedad de adaptaciones morfológicas y fisiológicas que les han permitido ser especialmente exitosas en los ambientes áridos y semiáridos de América, en donde juegan un papel muy importante como especies clave, principalmente durante su época reproductiva, cuando son una importante fuente de recursos para diversos taxa de animales (Rocha *et al.*, 2006).

La familia Agavaceae cuenta con especies iteróparas (policárpicas), las cuales se pueden reproducir varias veces a lo largo de su vida, y con especies semélpas (monocárpicas), las cuales tienen un único evento reproductivo en su vida, después del cual mueren (Eguiarte *et al.*, 2000). En estos casos, las rosetas mueren tras la reproducción, pero muchas especies son capaces de producir una nueva roseta por propagación vegetativa, de tal manera que un genet puede sobrevivir por muchos años (Arizaga y Ezcurra, 2002; Rocha *et al.*, 2006). A continuación se presentan algunos

aspectos de su biología reproductiva divididos en dos temas: a) reproducción sexual y propagación vegetativa, y b) polinizadores.

a) *Reproducción sexual y propagación vegetativa*: Las especies del género *Furcraea*, al igual que muchos agaves, se reproducen por vía sexual y también se propagan vegetativamente por medio de bulbilos (Figura 1.1). Los bulbilos son pequeñas rosetas aéreas que se desarrollan en las inflorescencias de algunas agaváceas y familias cercanas (Arizaga y Ezcurra, 1995). Eguiarte *et al.* (2000) señalan que casi todo el reclutamiento de nuevos individuos en las poblaciones de *Furcraea* probablemente se da por medio de bulbilos, ya que las flores no polinizadas pueden convertirse en bulbilos que son dispersados alrededor de la planta materna, lo cual contribuye a la formación de poblaciones predominantemente clonales. Una inflorescencia puede producir cientos o incluso miles de flores, de las cuáles sólo de 4 a 30 se convierten en frutos; del resto de las flores se llegan a generar varios cientos de bulbilos (García-Mendoza, 2001). De las 25 especies de *Furcraea* descritas hasta la fecha, 23 producen bulbilos, pero sólo de 15 de ellas existe evidencia de que se pueden reproducir por este medio (Rocha *et al.*, 2006). La producción de bulbilos es un mecanismo igualmente común en el género *Agave*, que aparentemente es el resultado de la carencia de polinización en las flores (Arizaga y Ezcurra, 1995).



Figura 1.1 Infrutescencia de *Furcraea parmentieri* con bulbilos, en el volcán Pelado.

La importancia relativa de la reproducción sexual y de la propagación vegetativa varía considerablemente entre especies (Nobel, 1992). Arizaga y Ezcurra (1995)

encontraron que en *A. macroacantha* existe una relación inversa entre el número de frutos y el número de bulbilos producidos por inflorescencia. Existen casos en los que sólo el 1% de las plántulas que se establece es por reproducción sexual, como ocurre en *Agave macroacantha* (Arizaga, 1998) y en *A. deserti* (Nobel, 1992). Por otro lado, la intensidad de la reproducción sexual también varía entre especies. Una inflorescencia de *Agave deserti* puede producir 65,000 semillas viables (Nobel, 1992), mientras que una de *A. macroacantha* produce más de 2,800 semillas fértiles (Arizaga, 1998), y una de *A. victoriae-reginae* alrededor de 50,000 semillas (Martínez-Palacios, 1998).

En lo que respecta a la producción de bulbilos, se sabe que *Agave vilmoriniana* produce más de 2,000 bulbilos por infrutescencia (Szarek y Holmesley, 1996). Szarek *et al.* (1996) encontraron que la producción de bulbilos de cinco especies de agaváceas (*Agave angustifolia* var. *marginata*, *A. fourcroydes*, *A. murpheyi*, *Hesperaloe parviflora* y *Yucca elata*) y de una nolinácea (*Dasylyrion wheeleri*) es muy variable entre individuos, entre especies y entre años, produciéndose desde unos cientos hasta varios miles de bulbilos. Las inflorescencias de *F. macdougalli* producen más de 15,000 bulbilos que persisten en la inflorescencia incluso después de que la planta ha muerto (García-Mendoza, 2001).

Los propágulos vegetativos hipógeos (conocidos coloquialmente como mecuates) de *Agave macroacantha* alcanzan el estado reproductivo alrededor de los 21 a 24 años de edad, mientras que un bulbilo que logra establecerse se reproducirá, en promedio, hasta después de 29 años. En contraste, una plántula de origen sexual se reproducirá, en promedio, después de los 38 años de edad (Arizaga, 1998). Esto sugiere que el papel demográfico que juega cada una de estas vías de reclutamiento es diferente y cada una tiene consecuencias distintas en la dinámica poblacional de esta especie a lo largo del tiempo.

Una característica interesante de la biología reproductiva de las especies del género *Furcraea* es que sus poblaciones parecen tener eventos de reproducción masiva, seguidos de varios años en los que no se presenta una sola inflorescencia (A. García-Mendoza, com. pers.). Es incierto, sin embargo, qué papel juegan estos eventos de reproducción masiva en el reclutamiento y estructura genética de las poblaciones, pues se sospecha que la entrada mayoritaria de nuevos individuos ocurre a través del establecimiento de bulbilos (L. Eguiarte, com. pers.).

b) *Polinizadores*: La familia Agavaceae se distingue porque sus especies presentan características de historia de vida muy contrastantes, lo cual se refleja en una notable

diversidad de morfologías florales y de relaciones con diversos polinizadores. Entre los animales que visitan a especies de agavaceas podemos enlistar a murciélagos, abejas, polillas y colibríes, con mayor o menor grado de especificidad (Eguiarte *et al.*, 2000). *Yucca* y *Hesperoyucca whipplei* son polinizadas únicamente por polillas de los géneros *Tegeticula* y *Parategeticula*, respectivamente (Pellmyr, 2003). La coevolución de *Yucca-Tegeticula* se considera, junto con la interacción entre avispas e higos, como uno de los mejores ejemplos de especialización y polinización codependiente (Rocha *et al.*, 2006). Las polillas hembras colectan polen en una flor y se desplazan a otra, donde ovipositan una o varias veces en el ovario e introducen activamente el polen dentro del tubo estigmático de las flores. La recompensa para las polillas es el desarrollo de sus larvas en el interior de los óvulos, las cuales llegan a comerse hasta el 65 % de los óvulos (Pellmyr *et al.*, 1996a y b, 1997 citados en: Eguiarte *et al.*, 2000). Hay evidencias de que las larvas que se alimentan de las semillas, lejos de sacrificar a las futuras generaciones de *Yucca*, son necesarias para que los óvulos se conviertan en semillas (Marr *et al.*, 2000).

Otras especies, principalmente del género *Agave* son polinizadas durante la noche por murciélagos, en particular por el género *Leptonycteris* (Freeman *et al.*, 1983 en: Eguiarte *et al.*, 2000; Arizaga, 1998; Molina-Freaner y Eguiarte, 2003; Rocha *et al.*, 2005), aunque también se ha reportado este polinizador para *Manfreda brachystachya* (Eguiarte y Búrquez, 1987). Otras especies de *Agave* son polinizadas principalmente por especies diurnas como abejas, colibríes y aves percheras (Ornelas *et al.*, 2002 en: Rocha *et al.*, 2006; Silva-Montellano, 2001), y otras más combinan ambos tipos de polinizadores; es decir, son polinizadas tanto en el día como en la noche, por lo que sus polinizadores pueden ser tanto murciélagos y polillas, como abejas y colibríes (Slauson, 2000; González, 2004; Estrella, 2005; Molina-Freaner y Eguiarte, 2003). Silva-Montellano (2001) y Rocha *et al.* (2005) encontraron que en las especies de *Agave* la polinización quiropterofílica se da en especies cuya área de distribución coincide con la distribución de los murciélagos, mientras que las generalistas se encuentran en los límites de la distribución de estos mamíferos. A pesar de que algunas especies de *Agave* atraen diversos polinizadores, se ha sugerido que los agaves y los murciélagos son también ejemplos de coevolución y mutualismo (Gentry, 1982; Arita y Humphrey, 1998, ambos en Rocha *et al.*, 2006). Por su parte, *Hesperaloe parviflora* aparentemente es polinizada únicamente por el colibrí *Archilochus alexandri* (Pellmyr y Augenstein, 1997).

En cuanto al género *Furcraea*, se conoce poco acerca de sus polinizadores; sin embargo, María Albarrán (en preparación) reporta que *Furcraea parmentieri* es visitada

por esfíngidos en la noche y colibríes en la mañana, y que el mayor éxito de la polinización se da cuando es cruzada, aunque eventualmente se pueden formar frutos por autopolinización. Schaffer y Schaffer (1977) sugieren que las presiones de selección relacionadas con los polinizadores han sido el factor más importante en la evolución de la biología reproductiva y de historias de vida de la familia Agavaceae.

1.3.3 Germinación

Existen pocos estudios sobre la germinación y el desarrollo post-emergente de las especies de la familia Agavaceae (Serrano *et al.*, 2000). A continuación se presentan algunos de ellos, los cuales se han agrupado en tres secciones: a) viabilidad de las semillas; b) efecto de la temperatura en la germinación; y c) efecto de la edad de las semillas en la germinación.

a) *Viabilidad*: Algunos estudios muestran que las semillas recién colectadas de varias especies de la familia Agavaceae presentan altos porcentajes de viabilidad, los cuales varían entre 75 y 100 %. Entre ellos se encuentran *Agave parryii* var. *parryii* (Freeman, 1975 en Serrano *et al.*, 2000), *A. lechuguilla* (Freeman *et al.*, 1977 en Serrano *et al.*, 2000), *A. desertii* (Jordan y Nobel, 1979), *A. americana* (Pritchard y Miller, 1995), *A. victoriae-reginae* (Martínez-Palacios, 1998), *A. macroacantha* (Arizaga, 1998), *Manfreda brachystachya* (Orozco-Segovia, 1996 en: Serrano *et al.*, 2000), *Polianthes geminiflora* var. *geminiflora*, *P. sp.* y *P. longiflora* (Serrano *et al.*, 2000), así como varias especies del género *Yucca* (Argot, 1962 en García-Mendoza, 2001). Con respecto al género *Furcraea*, las especies *F. cahum*, *F. longaeva* y *F. pubescens* presentan porcentajes de germinación entre 90 y 100 %, mientras que *Furcraea parmentieri* y *F. quicheensis* han mostrado porcentajes menores al 60 %. (García-Mendoza, 2001).

b) *Efecto de la temperatura en la germinación*: En general, las especies de la familia Agavaceae presentan altos porcentajes de germinación entre los 20 y 35 °C. Así, *Agave desertii* presenta una alta germinación a los 21 °C (Jordan y Nobel, 1979); *A. parryii* var. *parryii* (Freeman, 1975 en Serrano *et al.*, 2000), *Agave americana* (Pritchard y Miller, 1995), *Polianthes geminiflora* var. *geminiflora*, *P. sp.* y *P. longiflora* (Serrano *et al.*, 2000) y *Manfreda brachystachya* (Orozco-Segovia *et al.*, 1996) a 25 °C y *A. lechuguilla* a 35 °C (Freeman *et al.*, 1977 en Serrano *et al.*, 2000). En el caso de las especies del

género *Furcraea* mencionadas en el inciso anterior, todas se pusieron a germinar a una temperatura de 30 °C.

c) *Efecto de la edad de las semillas en la germinación*: Algunas especies de la familia Agavaceae presentan semillas ortodoxas y sin latencia, como ocurre con *Agave parryi* var. *parryi* (Freeman, 1975 en Serrano *et al.*, 2000), *A. lechuguilla* (Freeman *et al.*, 1977 en Serrano *et al.*, 2000), *Polianthes geminiflora* var. *geminiflora*, *P. sp.*, *P. longiflora* (Serrano *et al.*, 2000) y *Furcraea longaeva* (García-Mendoza, 2001). Otras especies presentan semillas capaces de permanecer vivas por un cierto tiempo, como ocurre en *A. macroacantha*, cuyas semillas germinaron en un 85 % después de 20 meses de almacenamiento (Arizaga, 1998). Las semillas de *A. victoriae-reginae* presentan un 20 % de germinación tras permanecer más de un año dentro del fruto bajo las condiciones extremas del desierto (Martínez-Palacios, 1998). García-Mendoza (2001) realizó experimentos de germinación con semillas de 13 especies de *Furcraea*, las cuales habían sido almacenadas durante diferente número de años; en general, encontró que las únicas semillas que germinaron fueron aquéllas que tenían no más de dos años de almacenamiento, con excepción de *F. longaeva*, cuyas semillas presentaron una germinación del 100 % tras 7 años de almacenamiento.

1.3.4 Aspectos demográficos

Martínez-Palacios (1998) analizó la estructura de tamaños, la densidad y el tamaño poblacional de 10 poblaciones de *Agave victoriae-reginae* en el desierto Chihuahuense, encontrando que la densidad fue de 0.20 a 0.75 individuos por m². Este autor distinguió si los individuos establecidos correspondían a genets (originados por semilla) o a ramets (originados por brote o estolón a partir de una roseta parental) y encontró que el reclutamiento de genets fue el más frecuente.

Arizaga y Ezcurra (2002) evaluaron el establecimiento y la supervivencia de bulbilos y de plántulas de *Agave macroacantha* en condiciones contrastantes de radiación lumínica (con y sin nodricismo). Las plántulas mostraron tasas bajas de supervivencia en general, ya que las plantas sin nodriza no sobrevivieron más de un año, mientras que del 1 al 10 % de las cohortes bajo plantas nodrizas sobrevivieron más de dos años. Los herbívoros afectaron negativamente la supervivencia en lotes sin nodrizas. En años lluviosos, las tasas de supervivencia se incrementaron. En contraste, los bulbilos mostraron una mayor supervivencia que las plántulas.

Eguiarte *et al.* (inédito, en Eguiarte *et al.*, 2000) estudiaron la demografía de *Agave horrida*, con énfasis en los aspectos reproductivos, encontrando que la producción de frutos (*fruit set*) en condiciones naturales fue del 40 %, el número promedio de semillas por fruto fue 91 y que un individuo reproductivo produce unas 42,000 semillas por planta, llegando a vivir 30 años.

Como puede verse a partir de esta pequeña sección sobre demografía de agaváceas, es claro que no existen muchos trabajos publicados sobre este tema y la ecología poblacional de plantas de esta familia es todavía un tema por desarrollar.

1.3.5 Importancia económica y conservación

Los miembros de la familia Agavaceae han sido muy importantes para las culturas que han habitado el Continente Americano desde épocas prehispánicas, ya que diversas especies se han utilizado en la producción de fibras para ropa, abrigo, y otros utensilios, así como para la preparación de alimentos y bebidas (alcohólicas y no alcohólicas – Colunga-García y Zizumbo-Villareal, 2007). En particular, esta familia es de gran importancia económica en México, ya que el pulque, el tequila y el mezcal se producen a partir de las plantas del género *Agave*. Adicionalmente, algunas fibras de importancia económica significativa se obtienen de varias especies de la familia, como el henequén y el sisal, ambas del género *Agave*, al igual que otras fibras de *Yucca* y potencialmente de *Hesperaloe* (Rocha *et al.*, 2006). El género *Furcraea* también tiene un gran potencial económico como productor de fibras, por lo que ha sido empleado por diversas etnias de América y, con este fin, algunas especies se introdujeron a varios países de África y Asia, donde hasta la fecha son de importancia económica (García-Mendoza, 2000).

Las especies de la familia Agavaceae han sido afectadas por la destrucción y modificación de los ecosistemas en los que se distribuyen como resultado de algunas actividades humanas, tales como la urbanización, agricultura, ganadería y construcción de carreteras y presas (García-Mendoza y Galván, 1995). Así mismo, la extracción selectiva de semillas, plántulas y ejemplares adultos de las especies utilizadas como plantas ornamentales ha afectado a sus poblaciones, ya que la mayoría de las agaváceas son de lento crecimiento (presentan metabolismo CAM). Sólo pocas especies tienen valor ornamental, por lo que se les vende en el mercado nacional e internacional. Ejemplos de ello son *Agave victoriae-reginae*, *Yucca rostrata* y *Y. brevifolia* (Hernández, 1993 en Franco, 1995). El comercio ha ocasionado la reducción e incluso la desaparición de

ciertas poblaciones silvestres de estas especies, lo cual repercute en el tamaño, la estructura poblacional y la regeneración natural de las mismas (Franco, 1995).

Ante esta problemática y considerando que la conservación no reside únicamente en la protección de las especies, sino en la preservación de todos los niveles de expresión de la biodiversidad, así como de los procesos ecológicos que dependen de las interrelaciones entre dichos niveles, se han establecido, tanto en el ámbito nacional como en el internacional, dos estrategias de conservación para agaváceas: *in-situ* y *ex-situ* (Franco, 1995). Las primeras tienen como objetivo la preservación de las especies en sus propios hábitats y áreas de distribución natural (Hernández, 1994 en Franco, 1995). En éstas se encuentran las áreas naturales protegidas de México, 30 de las cuales albergan a alguna especie de la familia Agavaceae. La segunda incluye diversas estrategias implementadas fuera del hábitat y de las áreas de distribución natural de las especies; tal es el caso de los bancos de germoplasma, los jardines botánicos y los viveros (Franco, 1995).

Otro aspecto que coadyuva a la protección de especies silvestres es la legislación mexicana, sobre todo la que se encarga de enlistar especies en riesgo o bajo protección especial. Actualmente se incluyen 39 especies de agaváceas dentro de la NOM-ECOL-059 (2001), de las cuales 30 están en alguna de las categorías de amenaza (Golubov *et al.*, 2007). Entre ellas destacan *Agave parviflora* y *A. arizonica*, que están también enlistadas en el Apéndice II de CITES; y *A. victoriae-reginae*, enlistada en el Apéndice I (Golubov *et al.*, 2007). *Furcraea parmentieri* es una de las agaváceas que se enlista en la NOM-ECOL-059 (2001), y actualmente se le ha clasificado bajo la categoría de “amenazada”.

El género *Furcraea* representa un reto para la conservación, pues la mayoría de sus especies podrían considerarse como raras (García-Mendoza, 2001). Las especies raras son aquéllas que por tener bajas densidades poblacionales, áreas de distribución restringidas, o alta especificidad de hábitat representan un problema de conservación actual o potencial (Halffer y Ezcurra, 1992; Rabinowitz, 1981). Rabinowitz (1981) identifica siete tipos de rareza en las especies vegetales, basados en tres criterios: a) biogeográfico, que se refiere a un área de distribución restringida; b) de hábitat, que se refiere al nivel de especificidad ambiental; y c) demográfico, que tiene que ver con el tamaño poblacional. *Furcraea parmentieri* es una especie rara, sobre todo desde el punto de vista biogeográfico y de especificidad de hábitat, ya que su distribución geográfica se limita al Eje Neovolcánico Transversal (en los estados de Hidalgo, Estado de México,

Morelos y Michoacán, así como en el Distrito Federal), y sólo se presenta en bosques templados con frentes de lava y laderas rocosas en altitudes entre los 2,300 y 3,400 m. Sin embargo, probablemente no se le puede clasificar como rara desde el punto de vista demográfico, pues en los manchones que ocupa llega a presentar altas densidades poblacionales.

1.4 Justificación

Bajo este contexto, es fundamental conocer aspectos básicos de la biología y la ecología de poblaciones de *Furcraea parmentieri* con el objeto de implementar acciones que eviten la desaparición de sus poblaciones. Por ello, es indispensable evaluar si sus poblaciones se encuentran creciendo o decreciendo, comprobar si en ellas se presenta reclutamiento de nuevos individuos y valorar su comportamiento poblacional a largo plazo. Además de los aspectos de interés en el terreno de la conservación, esta especie presenta características únicas en su historia de vida, como son su alta longevidad, su semelparidad, y su comportamiento reproductivo a través de eventos masivos y sincrónicos de floración. Por esta razón, el análisis de su demografía permitirá abordar temas de ecología evolutiva, i. e. la evolución de la semelparidad. Asimismo, este trabajo es pionero en el estudio de la ecología de poblaciones para el género *Furcraea* y de la familia Agavaceae. Y por último, éste también constituye uno de los primeros trabajos que utiliza matrices periódicas para un sistema que naturalmente se presta para este tipo de herramienta demográfica, por el hecho de que las poblaciones de *Furcraea parmentieri* presentan años de reproducción masiva y sincrónica seguidos de una serie de años prácticamente sin reproducción, dando lugar a ciclos demográficos naturales.

1.5 Objetivo general

Este trabajo busca describir la dinámica poblacional *Furcraea parmentieri* a través de un modelo matricial periódico, con el objeto de contribuir al conocimiento de su ecología poblacional y brindar elementos que ayuden a su conservación.

1.5.1 Objetivos particulares

- 1.- Describir la estructura poblacional de *Furcraea parmentieri* en tres sitios de bosque templado en el suroeste del D. F: Los Dínamos y los volcanes Xitle y Pelado.
- 2.- Evaluar la germinación de semillas en condiciones experimentales y naturales en diferentes microambientes.
- 3.- Analizar el efecto del ambiente lumínico y de la profundidad del suelo sobre la supervivencia y el crecimiento de:
 - a) Plántulas introducidas
 - b) Bulbilos introducidos
 - c) Infantiles establecidos naturalmente
- 4.- Realizar un seguimiento de los individuos de diferentes categorías de tamaño en las poblaciones de los volcanes Xitle y Pelado y hacer un análisis demográfico matricial con base en la mortalidad, el crecimiento y la reproducción por categoría.
- 5.- Construir un modelo demográfico de matrices periódicas que conjunte diferentes comportamientos demográficos anuales, y modele el comportamiento a largo plazo de la población, simulando ciclos demográficos basados en la incidencia de eventos reproductivos. Esta información se discutirá tanto en términos de sus consecuencias para la conservación, como en términos de su importancia para entender la evolución de la semelparidad y la reproducción masiva en esta especie.

2. Métodos

2.1 Especie de estudio

De los dos subgéneros que componen al género *Furcraea*, *Furcraea parmentieri* (Roezl ex Ortgies) García-Mend. pertenece al subgénero *Flexiles*. Se trata de una planta monocárpica, arborescente, monopodial, con un tronco simple que mide de 1.5 a 4 (-8) m de altura, y 0.2 a 0.5 m de diámetro. Cada planta presenta una roseta en el ápice (aunque eventualmente puede tener más), con hasta 150 hojas y un diámetro de 2 a 2.5 m (García-Mendoza, 2000) (Figura 2.1). Las hojas son lanceoladas, erectas, semicóncavas, coriáceas, glaucas, persistentes, y cubren parte del tallo cuando se secan; el margen de las hojas es denticulado. La inflorescencia de esta especie es paniculada y de estructura racemosa, la cual surge del meristemo apical a través de un escapo; mide (2.5-) 4 a 6 (-9) m de altura (García-Mendoza, 2000) (Figura 2.2). Las flores miden (3.5-) 4.5 a 5.5 cm de diámetro, son péndulas, campaniformes, amplias, de colores claros (blanco amarillento) (Figura 2.3) y permanecen abiertas día y noche (García-Mendoza, 2000). Las cápsulas son ovoides y miden 4 a 4.5 × 3 a 3.5 cm (García-Mendoza, 2000). Cada cápsula contiene aproximadamente 200 semillas (obs. pers.). Las semillas son negras, brillantes, planas, y miden 9 a 11 × 6 a 8 mm. Los bulbilos son foliosos, ovoides, con una base de 1.5 a 2 (-3) cm de alto, (0.7-) 1 a 2 cm de ancho, y están cubiertos de brácteas deltoideas, escariosas y caedizas.

Eguiarte *et al.* (2000) indican que la receptividad del estigma y la producción de fragancias y néctar en el género *Furcraea* son nocturnas; sin embargo, otras observaciones en *F. parmentieri* revelan que el estigma permanece receptivo un par de días durante las 24 horas, y que la producción de néctar es prácticamente nula (M. Albarrán Hernández, en preparación).

La fenología de *Furcraea parmentieri* durante su temporada reproductiva se da, en general, de la siguiente manera: entre enero y febrero se producen las inflorescencias, las cuales maduran durante los siguientes dos meses y producen flores entre abril y junio; posteriormente, entre octubre y diciembre aparecen los frutos, los cuales liberan las semillas entre enero y febrero del siguiente año; las semillas comienzan a germinar en el campo durante la siguiente época de lluvias, unos cuantos meses después de haber sido liberadas (M. Albarrán Hernández, en preparación; y obs. personal).

La mayoría de los años se presentan muy pocos individuos reproductivos en una población y, eventualmente, hay años en los que una gran cantidad de individuos se reproduce

simultáneamente (García-Mendoza, com. pers.). Por lo general se observa que durante los años reproductivos hay una alta producción de bulbilos y una baja producción de cápsulas (García-Mendoza 2000).



Figura 2.1 Individuos de *Furcraea parmentieri* en el sitio de estudio del volcán Pelado, D. F.



Figura 2.2 Inflorescencia de un individuo postrado de *F. parmentieri* en el volcán Xitle, durante la floración masiva de 2007.



Figura 2.3 Flor de *F. parmentieri*.

2.2 Sitios de estudio

Este estudio incluyó tres localidades en el suroeste del Distrito Federal: volcán Xitle, volcán Pelado y Los Dínamos. El trabajo detallado de demografía se llevó a cabo sólo en los dos primeros.

2.2.1 Volcán Xitle

Situado en la delegación Tlalpan, en el sur del Distrito Federal, con coordenadas 19°14'42'' de latitud N y 99°13'11'' de longitud O (Figura 2.4). El sitio de trabajo se ubica en la ladera sur-este del volcán, a una altitud de 3,100 m y con una pendiente cercana a 45°. Esta localidad presenta un clima de tipo Cb(w₂)(w)ig, es decir, templado, el más húmedo de los templados, con lluvias en verano (según la estación meteorológica Desviación Alta Pedregal, que es la que se encuentra más próxima a este sitio de estudio, a una altitud de 2,918 m). La temperatura media anual es de 14.7 °C, con una mínima de 11.9 °C en el mes de enero, y una máxima de 16.9 °C en mayo. La precipitación total anual es de 910.2 mm, de la cual el 92.2 % se presenta durante la temporada de lluvias (de mayo a octubre). El volcán Xitle presenta suelos pedregosos y arenosos, derivados de ceniza volcánica. El tipo de vegetación que presenta es un bosque de pino-encino en el que las especies dominantes son *Pinus pseudostrobus*, *P. teocote*, *Quercus laurina*, *Q. rugosa* y *Arbutus xalapensis*; en el estrato herbáceo es muy común la gramínea *Muhlenbergia macroura*.

2.2.2 Volcán Pelado

Situado también en la delegación Tlalpan, muy cerca del límite con el estado de Morelos, con coordenadas 19°10'28" de latitud N y 99°11'55" de longitud O (Figura 2.4). El sitio de estudio se ubica en el brazo noreste del derrame del volcán Pelado, prácticamente debajo de los cables de alta tensión que pasan por esa zona, a una altitud de 3,200 m. Esta localidad presenta un clima Cc (w₂)(w)igw, es decir, un templado semifrío, el más húmedo de los templados, con lluvias en verano (de acuerdo con la estación meteorológica Ajusco, que se encuentra a 2,837 m s.n.m.). Presenta una temperatura media anual de 11.2 °C; mayo es el mes más cálido, con una media mensual de 13.4 °C, y enero el más frío, con 9.5 °C. La precipitación total anual es de 1,226.8 mm, de la cual el 91.3 % se presenta durante la época de lluvias. Este sitio se encuentra cubierto por un bosque de *Pinus hartwegii* y *Alnus firmifolia*, con una dominancia de *Festuca tolucensis* y *Muhlenbergia macroura* en el estrato herbáceo. La zona de estudio se encuentra en la formación Chichinautzin del pleistoceno superior; los suelos que presenta son litosoles y andosoles (Mondragón, 2001).

2.2.3. Los Dínamos

Se encuentra en el suroeste del D.F. en la delegación Magdalena Contreras, con coordenadas 19°16'52" de latitud N y 99°17'11" de longitud O (Figura 2.4). Es un área natural protegida decretada en 1932 y actualmente tiene la categoría de Zona Protectora Forestal. Por el fondo de la cañada corre el río Magdalena, que es de las pocas corrientes activas que aún se presentan en el D.F. El sitio de estudio se ubicó en la parte alta de La Coconetla (nombre local del risco de piedra que bordea la cañada), a una altitud de 2,950 m. Esta región presenta un clima Cc(w₂)(w)ig, es decir, un templado semifrío, el más húmedo de los templados, con lluvias en verano (de acuerdo con la estación Desierto de los Leones, ubicada a una altitud de 3,220 m). La temperatura media anual es de 10.3 °C; mayo es el mes más cálido, con una media mensual de 12.7 °C, mientras que enero es el más frío, con 8.3 °C. La precipitación total anual es de 1,265.6 mm, de la cual el 91.2 % se presenta durante la época de lluvias. El suelo es de origen ígneo, producto de manifestaciones volcánicas del Terciario y Cuaternario. La localidad se encuentra en un sitio

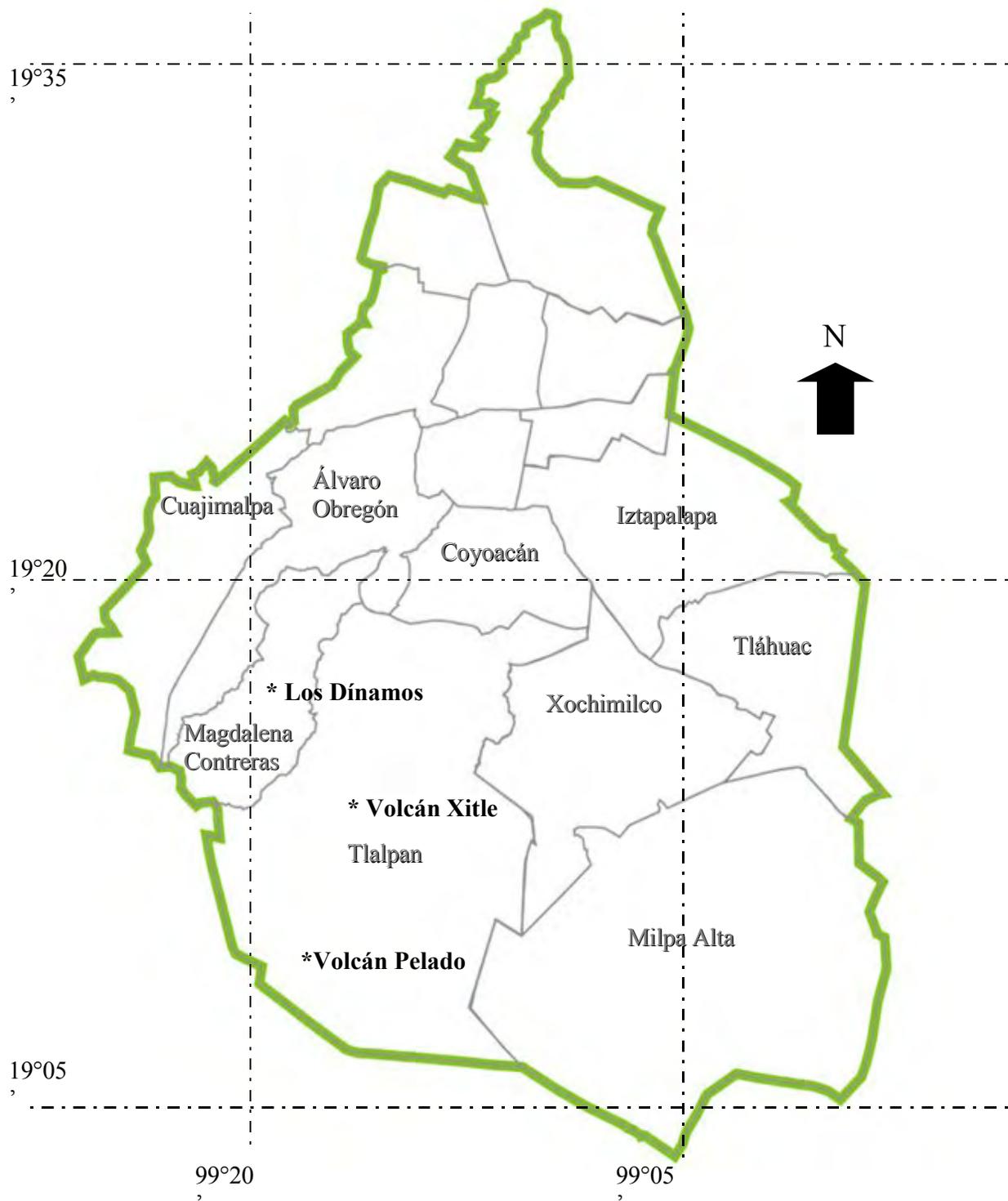


Figura 2.4 Ubicación de los tres sitios de estudio en el Distrito Federal.

rocoso en el que el estrato arbóreo está dominado por *Arbutus xalapensis*, *Quercus laurina* y *Q. rugosa*, mientras que en el estrato arbustivo se encuentran *Senecio angulifolius* y *S. barbajohannis*, principalmente (Nava, 2003).

2.3 Seguimiento de fases tempranas

Con el objeto de obtener información sobre el destino de *F. parmentieri* durante las fases tempranas de desarrollo, se realizaron observaciones y experimentos que permitieron obtener datos demográficos que se integraron posteriormente a las matrices de proyección poblacional.

2.3.1 Germinación de semillas

Se llevaron a cabo experimentos de germinación de semillas tanto en el laboratorio como en el campo, con el fin de conocer su capacidad germinativa.

En el laboratorio se realizaron dos experimentos de germinación. El primero fue en el mes de febrero de 2006 y buscó evaluar la viabilidad de las semillas. Como en las cápsulas de *F. parmentieri* se han encontrado tanto semillas negras como semillas blancas (Figura 2.5), en este experimento se evaluó su viabilidad por separado, para corroborar si, como se creía, las semillas blancas son vanas. Las semillas se colectaron en diciembre de 2005 de un solo individuo (el único reproductivo que se observó en esa temporada) en el volcán Xitle. A las semillas negras se les aplicaron dos tratamientos pregerminativos: i) se desinfectaron con cloro al 10 %; y ii) se sembraron sin haberlas desinfectado. Cada tratamiento constó de cinco cajas de Petri, con 20 semillas por caja. En cada una se utilizó papel filtro como sustrato, el cual se mantuvo permanentemente húmedo con agua destilada. Las cajas de Petri se colocaron en una cámara de germinación (marca Conviron) a una temperatura constante de 25 °C y un fotoperíodo 12:12 h (luz:oscuridad). Al cabo de dos semanas, se registró el porcentaje final de germinación de cada caja, después de lo cual ya no germinó ninguna semilla.



Figura 2.5 Cápsula de *F. parmentieri* con semillas blancas y negras.

El segundo experimento de laboratorio se llevó a cabo con semillas colectadas del mismo individuo mencionado en el experimento anterior, así como con semillas procedentes de varios individuos que habían sido colectadas por P.E. Mendoza en 1998 en el Parque Ecológico de la Ciudad de México. Las semillas se colocaron en cajas de Petri en una cámara de ambientes controlados a una temperatura constante de 25 °C. Las semillas de 2005 se colocaron en cajas de Petri (20 semillas por caja) utilizando el mismo sustrato que en el experimento anterior, y se aplicaron dos tratamientos: luz (con 10 réplicas) y oscuridad (con cinco réplicas), con el objeto de saber si las semillas son fotoblásticas. Las semillas del tratamiento de luz se expusieron a un fotoperiodo de 16 horas de luz (intensidad lumínica de 30 a 35 $\mu\text{mol}/\text{m}^2$) y 8 horas de oscuridad. Para lograr el tratamiento de oscuridad, las cajas de Petri se cubrieron completamente con papel aluminio y se descubrieron hasta el último día del experimento. En vista de que se contaba con pocas semillas de 1998, se utilizaron sólo tres réplicas con 18 semillas cada una, las cuales se expusieron únicamente al tratamiento de luz. Este experimento inició el 16 de junio de 2006 y duró poco más de una semana. Durante este tiempo se registró la germinación cada tres días. El experimento se suspendió cuando ya no se observó más germinación.

El experimento de germinación en el campo se realizó en el volcán Pelado, iniciando el 28 de junio de 2006, con semillas colectadas del mismo individuo que se mencionó antes. Este experimento contó con un diseño factorial en el que se evaluaron los efectos del factor profundidad de suelo (con dos niveles, profundo y rocoso), y del factor nivel de radiación lumínica (con dos niveles, en sombra y expuesto), sobre la germinación de las semillas. Los promedios de profundidad de suelo y de radiación lumínica de cada tipo de micrositio se presentan en la Tabla

2.1. En cada micrositio se colocaron cinco réplicas de 20 semillas cada una. Las semillas se colocaron en cuadros de 30 × 30 cm. En los de suelo profundo se removió el sustrato herbáceo antes de la siembra. Cada réplica se marcó con una pequeña estaca de plástico para facilitar su reubicación y junto a cada plántula recién emergida se colocó un palillo de dientes durante el transcurso del experimento (Figura 2.5).

Para caracterizar cada micrositio, los valores de la profundidad de suelo se obtuvieron introduciendo una varilla metálica de 36 cm de largo en el suelo, en cuatro puntos diferentes por cada réplica. A las pocas mediciones que tuvieron una profundidad mayor de 36 cm se les asignó el valor de 40 cm, con el objeto de calcular los promedios. Los datos de radiación lumínica se tomaron con un cuantómetro adosado a un DATALOGGER LI-1400 marca LI-COR, colocándolo encima de cada réplica.

El sitio experimental se visitó mensualmente durante los primeros seis meses para contabilizar el número de plántulas emergidas, con excepción de los meses de julio y agosto en los cuales no se visitó la población de estudio debido a problemas logísticos con el transporte. Después de un año de monitoreo, se evaluó la supervivencia de las plántulas que emergieron de las semillas germinadas en cada micrositio. Este dato se utilizó para la construcción de la matriz de proyección poblacional, como se explica más adelante.



Figura 2.6 Plántula de *Furcraea parmentieri* recién emergida en el experimento de germinación llevado a cabo en el campo.

Tabla 2.1. Promedios de profundidad de suelo y de radiación lumínica (\pm desviación estándar) de los micrositios en los cuales se colocaron: a) las semillas, b) las plántulas, y c) los bulbilos, todos ellos en el volcán Pelado, D. F. Los micrositios son: suelo rocoso y en sombra (RS); suelo rocoso y expuesto; (RE); suelo profundo y en sombra (PS); y suelo profundo y expuesto (PE). Letras diferentes al lado de los promedios de cada columna indican la existencia de diferencias significativas ($p < 0.05$) según pruebas de Tukey. La medición de la radiación lumínica se realizó el 5 de octubre de 2008, entre 13:00 y 14:30.

	Micrositio	Profundidad de suelo (cm)	Radiación lumínica ($\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$)
a)	RS	13.56 \pm 6.18 a	208.23 \pm 90.73 a
	RE	7.75 \pm 3.55 a	1464.8 \pm 555.14 b
	PS	10.19 \pm 6.77 a	125.50 \pm 107.02 a
	PE	18.25 \pm 9.45 a	2051.8 \pm 536.65 b
b)	RS	6.36 \pm 4.72 a	130.78 \pm 46.26 a
	RE	5.08 \pm 3.18 a	1667.4 \pm 350.35 b
	PS	29.7 \pm 10.21 b	203.56 \pm 150.86 a
	PE	23.51 \pm 10.72 b	1839.2 \pm 403.93 b
c)	RS	7.22 \pm 4.80 a	98.85 \pm 49.09 a
	RE	6.38 \pm 3.54 a	1080.9 \pm 271.33 b
	PS	16.87 \pm 9.49 b	111.23 \pm 85.94 a
	PE	19.47 \pm 6.60 b	1981 \pm 22.11 b

2.3.2 Supervivencia y crecimiento de plántulas

Se llevó a cabo un experimento de introducción de plántulas al campo, para el cual se utilizaron las plántulas emergidas del segundo experimento de germinación de semillas en el laboratorio. Las plántulas se trasplantaron al sitio del volcán Pelado el 4 de julio de 2006, en plena época de lluvias y cuando las plántulas tenían poco menos de un mes de haber germinado. La introducción de plántulas se realizó en los mismos cuatro micrositios usados para la germinación (PS, PE, RS y RE, Tabla 2.1). En cada micrositio se introdujeron cinco réplicas de 14 plántulas cada una, para hacer un total de 280 plántulas. Cada réplica consistió de un cuadro de 30 \times 30 cm en el que se removió el sustrato herbáceo, se marcaron las cuatro esquinas con estacas de madera y se plantaron las plántulas. El experimento se monitoreó mensualmente por un año. En cada visita se evaluó la supervivencia de las plántulas por réplica y por tratamiento. Además, a cada plántula se le contó el número de hojas y se les midió la longitud de la hoja fotosintética más larga. Posteriormente,

creamos una nueva variable para evaluar el crecimiento a partir de las dos medidas tomadas en el campo. Esta nueva variable se definió como:

$$T_p = L \times (n \times 0.1) \quad (1)$$

donde T_p es la nueva variable que mide el tamaño, L es la longitud de la hoja más larga (en cm) y n el número de hojas.

2.3.3 Crecimiento de bulbilos

En diciembre de 2005 se colectaron bulbilos de la infrutescencia encontrada en el Xitle, a la que se hizo referencia en la sección 2.3.1. En marzo de 2006 se sembraron los bulbilos en charolas con tierra negra comercial y se colocaron en el invernadero de la Facultad de Ciencias, donde se les regó con agua corriente cada tercer día. El 28 de junio de 2006 se trasplantaron estos bulbilos al sitio del volcán Pelado, en cuatro diferentes micrositos, utilizando los mismos criterios que se describieron en las secciones anteriores (ver Tabla 2.1). Cada microsito constó de tres réplicas de seis bulbilos (72 en total). Los seis bulbilos de cada réplica se plantaron en un cuadro de 30×30 cm, del cual se removió la vegetación. A cada bulbito se le midió mensualmente, durante un año, la altura, el diámetro mayor de la roseta y la longitud de la hoja más larga; además, se le contó el número de hojas. El número de hojas, el diámetro y la altura se utilizaron para calcular el volumen de los bulbilos (suponiendo que la forma geométrica que más se le parece es la de un cono invertido), que se combinó con el número de hojas para crear una nueva variable, T_B , la cual pretendió evaluar el tamaño de los bulbilos, de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$T_B = (\pi \times r^2) \times h / 3 \times (n \times 0.1) \quad (2)$$

donde T_B es el tamaño del bulbito, r es el radio (obtenido a partir del diámetro de la roseta, en cm), h es la altura (cm) y n el número de hojas.

Una semana después de que se trasplantaron los bulbilos al campo, se visitó el sitio de estudio y se encontró que muchos presentaban sus hojas mordidas (seguramente de conejos) y algunos estaban desenterrados. Debido a esto, se tomó la decisión de volver a sembrar los bulbilos desenterrados (al menos los que se encontraron), por lo que los tratamientos constaron, a partir de esa fecha, de 10 bulbilos para el microsito rocoso y expuesto, 15 para el rocoso y en sombra, 15 para el profundo y expuesto, y 18 para el profundo y en sombra. Los bulbilos se volvieron a plantar con el objeto de poder analizar su crecimiento y evaluar si existían diferencias entre los micrositos. Sin embargo, no se registró cuántos bulbilos fueron desenterrados y replantados, por lo que los

datos que emergieron de este experimento fueron útiles sólo para evaluar el crecimiento de los bulbilos, pero no su supervivencia. Por otro lado, aunque se hubiera contado con los datos detallados de mortalidad, éstos no representarían muy cercanamente el destino natural de los bulbilos cuando caen de las infrutescencias, pues de todas maneras se manipularon al mantenerse en el invernadero y sembrarse posteriormente en los microsítios. Por lo tanto, en la sección de Resultados se presenta sólo el crecimiento de los bulbilos en los diferentes microsítios.

2.3.4 Crecimiento de los infantiles

Se consideraron como infantiles los individuos cuyas rosetas tenían entre 3 y 11 hojas y cuya altura era menor de 50 cm (Fig 2.7). A partir del muestreo poblacional que se hizo en cada sitio, se contó con una muestra de 58 infantiles en el volcán Xitle y 63 en el volcán Pelado. En ambas poblaciones se monitorearon estos individuos mensualmente a lo largo de un año. Los microsítios en los que se encontraban se caracterizaron en términos de la profundidad de suelo (somero y profundo) y de la exposición lumínica (expuesto y con sombra), con criterios similares a los utilizados en los experimentos anteriores. Sin embargo, debido a que las condiciones del Pelado y del Xitle fueron diferentes, se utilizaron distintos valores de profundidad de suelo y de exposición lumínica para distinguir a los microsítios de cada localidad (Tabla 2.2). Esta categorización microambiental tuvo el objetivo de valorar, de manera comparativa, el crecimiento de los infantiles que se encontraban en condiciones ambientales contrastantes, a fin de evaluar el efecto del microambiente sobre estas variables. El crecimiento de los infantiles se evaluó a través del conteo mensual del número de hojas, y de la medición de la altura (del suelo a la hoja más alta) y del diámetro de la roseta (en sus dos ejes transversales más largos). Posteriormente se combinaron estas variables utilizando la ecuación 2 (ver inciso anterior) con el fin de reflejar de manera integrada el crecimiento de dichos individuos en término de ambas variables.



Figura 2.7. Infantil de *Furcraea parmentieri* en la localidad del volcán Xitle.

Tabla 2.2 Criterios utilizados para definir a los cuatro tipo de microsítios en los que se encontraban los infantiles de los volcanes Pelado y Xitle en términos de su profundidad de suelo y de su radiación lumínica. Los microsítios son: suelo rocoso y en sombra (RS); suelo somero y expuesto (RE); suelo profundo y en sombra (PS); y suelo profundo y expuesto (PE). La medición de la radiación lumínica del volcán Pelado se llevó a cabo el 13 de diciembre de 2007, entre 13:00 y 13:25 hrs, mientras que la del volcán Xitle fue el 23 de agosto de 2006, entre 12:45 y 13:25 hrs.

Micrositio	Tamaño muestral	Profundidad de suelo (cm)	Radiación lumínica ($\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$)
Pelado			
RS	19	1 - 8.5	1-1000
RE	21	1 - 8.5	> 1000
PS	4	9 - 40	1-1000
PE	11	9 - 40	> 1000
Xitle			
RS	12	1-14	1-100
RE	12	1-14	> 100
PS	22	15-40	1-100
PE	17	15-40	> 100

2.4 Demografía

2.4.1 Estructura y densidad poblacional

Se describió la estructura de tamaños de las poblaciones de *F. parmentieri* en los tres sitios de estudio (i.e. volcán Xitle, volcán Pelado y Los Dínamos). Se registraron 153 individuos en el volcán Xitle, 251 en el volcán Pelado y 583 en Los Dínamos. Para describir su estructura, las poblaciones se dividieron en ocho categorías de tamaño, con base en la altura (medida del suelo al ápice de la roseta) y en la presencia o ausencia de tronco en los individuos (Tabla 2.3).

La densidad poblacional se estimó sólo en los volcanes Xitle y Pelado, con base en el número de individuos registrados y en una estimación del tamaño del área muestreada. Para estimar el área muestreada en ambos volcanes se construyeron mapas a escala, en los que se registraron las posiciones relativas de los individuos, haciendo referencia a la distancia entre ellos.

2.4.2 Construcción de las matrices anuales

a) *Toma de datos.* Para llevar a cabo el estudio demográfico, se visitaron las poblaciones de los volcanes Xitle y Pelado entre marzo y junio de 2006. En cada uno de los sitios se ubicó un área de alta densidad de individuos de *F. parmentieri*. Los individuos se marcaron con etiquetas de metal numeradas que se sujetaron a las plantas con hilo de nylon (153 individuos en el Xitle y 251 en el Pelado). A cada individuo se le midió la altura (desde el nivel del suelo hasta el ápice), el diámetro mayor de la roseta, el perímetro del tronco (a los que tenían tronco) y se le contó el número de hojas (sólo en las plantas sin tronco y con una altura menor de 50 cm – Tabla 2.3).

Los datos de ambas localidades se conjuntaron para calcular las tasas vitales que se incorporaron posteriormente en las matrices, pues al analizar los datos de la tasa de crecimiento de los individuos ($\text{altura final} - \text{altura inicial} / \text{altura final}$) de cada sitio, se vio que no había diferencias significativas entre sitios ($t = -1.77$, g.l. = 350, $P = 0.078$).

Al año siguiente, entre abril y mayo de 2007, se visitaron ambas poblaciones nuevamente con la finalidad de registrar la supervivencia y el crecimiento de los individuos, para lo cual se reubicaron y se les volvieron a tomar las mismas medidas del año anterior. En enero de 2007 inició en ambas poblaciones (y en otras que visitamos en esa época) un evento de floración masiva, por lo que en esta segunda visita se registró también la presencia de inflorescencias y su altura. Los individuos que se reprodujeron murieron unos meses después, dada su semelparidad.

Tabla 2.3 Categorización de los individuos de *F. parmentieri* en las poblaciones de estudio, según su altura y la presencia/ausencia de tronco.

Categoría (abreviación)	Altura (cm)	Tronco
Plántulas (Pl)*	1-5	Ausente
Infantiles 1 (I1)*	1 – 25	Ausente
Infantiles 2 (I2)	26 – 50	Ausente
Juveniles (Jv)	51 – 100	Ausente
Pequeñas (Pq)	101 – 150	Ausente
	< 150	Presente
Medianas (Md)	150 – 250	Presente
Grandes (Gr)	251 – 500	Presente
Magnas (Mg)	> 500	Presente

* La diferencia entre las dos categorías iniciales es que las plántulas tienen menos de un año de vida y provienen de la germinación de semillas, mientras los infantiles 1 provienen del establecimiento de bulbilos o de plantas de origen sexual que tienen más de un año de vida.

A partir de estos muestreos, se calcularon las tasas de crecimiento promedio por categoría (altura final – altura inicial), a partir de las cuales se realizó una estimación de la edad de los individuos de cada categoría. Para esto se dividió el intervalo de altura que caracteriza a cada categoría entre la tasa anual de crecimiento (Enright y Ogden, 1979). En el caso de las plantas de la categoría Magnas, se les asignó un valor de crecimiento obtenido como el promedio del de categorías Jv, Pq, Md y Gr, ya que fue difícil estimar la altura en plantas de más de 5 m y el valor obtenido de crecimiento (5.14 cm al año) probablemente se vio subestimado.

b) Estimación de las tasas vitales. Con los datos de crecimiento, supervivencia y reproducción por categoría, se construyó una matriz de proyección poblacional (Lefkovitch, 1965) para el período de abril de 2006 a mayo de 2007. Las entradas que conforman a esta matriz se pueden dividir en cinco procesos demográficos (Tabla 2.4): permanencia en la misma categoría, crecimiento, retrogresión (regreso a categorías menores, por pérdida de tejido foliar, por ejemplo), reproducción sexual y propagación vegetativa (por bulbilos). Además, otro destino posible para las plantas de todas las categorías es la muerte; la tasa de mortalidad por categoría se calculó como la diferencia entre la unidad y la suma de las probabilidades de permanencia, crecimiento y retrogresión. En muchos individuos adultos la muerte ocurrió como resultado de la reproducción, mientras que en otros, sobre todo en los de tamaño pequeño, se dio por otras causas, como la herbivoría, la desecación, o

como resultado de la erosión (en el volcán Xitle, el suelo es arenoso y se pierde fácilmente dada la pendiente de la ladera – obs. pers.).

Tabla 2.4. Estructura de la matriz de proyección poblacional utilizada para modelar la demografía de *F. parmentieri*. En ella se distinguen cinco procesos demográficos: permanencia (en color rojo), crecimiento (en azul), retrogresión (en rosa), reproducción sexual (en amarillo) y propagación vegetativa (en verde). El resto de las entradas son cero. La mortalidad por categoría q_x (en gris) no forma parte de la matriz, pero se puede obtener a partir de restar la unidad menos la suma de los datos de supervivencia por columna. Las entradas a_{ij} representan la contribución de la categoría j a la categoría i .

		Categoría en el tiempo t							
		Pl	I1	I2	J	Pq	Md	Gr	Mg
Categoría en el tiempo $t + 1$	Pl				$a_{Pl,J}$	$a_{Pl,Pe}$	$a_{Pl,Md}$	$a_{Pl,Gr}$	$a_{Pl,Mg}$
	I1	$a_{I1,Pl}$	$a_{I1,I1}$	$a_{I1,I2}$	$a_{I1,J}$	$a_{I1,Pe}$	$a_{I1,Md}$	$a_{I1,Gr}$	$a_{I1,Mg}$
	I2		$a_{I2,I1}$	$a_{I2,I2}$	$a_{I2,J}$				
	J			$a_{J,I2}$	$a_{J,J}$				
	Pq				$a_{Pq,J}$	$a_{Pq,Pq}$	$a_{Pq,Md}$		
	Md				$a_{Md,J}$	$a_{Md,Pq}$	$a_{Md,Md}$		
	Gr						$a_{Gr,Md}$	$a_{Gr,Gr}$	
	Mg							$a_{Mg,Gr}$	$a_{Mg,Mg}$
q_x									

Las entradas de permanencia, crecimiento y retrogresión se obtuvieron a partir de la proporción de individuos que permanecieron en su misma categoría, transitaron a categorías mayores o regresaron a categorías menores entre 2006 y 2007. Como no se observó ninguna planta que transitará de la categoría Grandes a la de Magnas, esta probabilidad de transición se obtuvo con base en la duración estimada de la categoría Grandes (calculada a partir de su tasa de crecimiento anual - 10.05 cm/año - que sugiere que las plantas tardan 24.86 años en pasar de 250 a 500 cm de altura; así, la probabilidad de transición en un año fue de $1/24.86 = 0.04$). Por otro lado, en vista de que no se observaron plántulas recién emergidas en condiciones naturales, la probabilidad de las plántulas de sobrevivir y crecer para ingresar a la categoría Infantiles 1 (entrada $a_{I1,pl}$ en la Tabla 2.4) se calculó a partir de los resultados de supervivencia del experimento de introducción de plántulas en diferentes microambientes (sección 2.3.2). Para esto se tomaron en cuenta las 280 plántulas experimentales en conjunto, sin diferenciarlas en términos del microambiente en el que se introdujeron.

El cálculo de la fecundidad promedio de los organismos de cada categoría reproductiva (Juveniles, Pequeñas, Medianas, Grandes y Magnas) se realizó tomando en cuenta su probabilidad de reproducción, el número de semillas producidas y la probabilidad de germinación de las semillas. Las unidades de la fecundidad son “plántulas” y la ecuación utilizada para su cálculo fue la siguiente:

$$F_x = P_x \times S_x \times G \quad (3)$$

donde P_x es la probabilidad de que se reproduzca un individuo promedio de la categoría x ; S_x es el número estimado de semillas producidas por infrutescencia a partir de los individuos de la categoría x (calculado a partir del conteo del número de frutos por infrutescencia, en 27 de ellas; y a partir del conteo del número de semillas por fruto, en siete de ellos); por último, G es la probabilidad de que las semillas germinen y las plántulas resultantes sobrevivan hasta abril-mayo del año siguiente, que es cuando se llevaron a cabo los muestreos poblacionales. Esta probabilidad se obtuvo a partir de los resultados del experimento de germinación de semillas en el campo, resumiendo ambos procesos: la germinación y la supervivencia temprana. Con respecto al valor de P_x que se utilizó para la matriz del periodo de abril de 2006 a mayo de 2007, nótese que el establecimiento de plántulas del periodo de estudio tuvo que haberse dado durante la época de lluvias de 2006, por lo que las semillas provendrían de la reproducción del año 2005. Por lo tanto, el valor de P_x correspondió a la probabilidad de reproducción en 2005 (que fue un año no reproductivo), estimada a partir de que en este año se observó un solo individuo con infrutescencia en la población del volcán Xitle (de un total registrado de 1,064 individuos de categorías potencialmente reproductivas en esa ocasión de muestreo). Con respecto al número de frutos por infrutescencia, se observó que aumenta hacia categorías mayores (Tabla 7.1 en anexo I). Además, se observó que hay una correlación entre la altura de la infrutescencia y la altura de la planta ($r^2 = 0.755$, $p = 0.001$, $n = 10$ – Figura 7.1 en anexo I) lo que nos hace suponer que plantas más altas, y por lo tanto infrutescencias más altas, producen un mayor número de frutos.

En el campo se observó reproducción en las categorías Juveniles, Pequeñas, Medianas, Grandes y Magnas; sin embargo, en el conjunto de individuos considerados en la muestra no hubo plantas reproductivas de la categoría Pequeñas. Por lo tanto, la fecundidad de las Pequeñas se estimó como el promedio de la fecundidad de las Juveniles y las Medianas. Al introducir un valor de fecundidad en las categorías reproductivas, se introdujo también uno de mortalidad, tomando en cuenta la semelparidad de los individuos de esta especie.

En lo que se refiere a la propagación vegetativa (PV), se consideró que los bulbilos producidos por las infrutescencias, dados su tamaño y nivel de desarrollo en el momento de su liberación, se incorporan a la población a la categoría de Infantiles 1 (Tabla 2.4). La contribución promedio de los individuos de cada categoría reproductiva a la categoría de Infantiles 1 por esta vía se estimó utilizando la siguiente ecuación:

$$V_x = P_x \times B_x \times E \quad (4)$$

donde V_x es la propagación vegetativa de los individuos de la categoría x (i. e. el número de bulbilos establecidos), P_x es la probabilidad de que se reproduzca un individuo promedio de la categoría x ; B_x es el número promedio de bulbilos producidos por infrutescencia (obtenido a partir del conteo de los bulbilos en siete infrutescencias), y E es la probabilidad de establecimiento de dichos bulbilos. En vista de que esta última no se estimó experimentalmente, se le asignó un valor arbitrario de 0.05, suponiendo que cinco de cada cien bulbilos se establecen en condiciones naturales. Para decidir qué valor darle al esta probabilidad de establecimiento de bulbilos, nos basamos en la información de Arizaga (1998), quien trabajó con *Agave macroacantha* y encontró que sólo el 1.67 % de los bulbilos producidos se establecieron exitosamente y estaban vivos al cabo de dos años de monitoreo. De todas maneras, en la Discusión se presenta una breve reflexión sobre las implicaciones de haber utilizado ese valor.

A partir del análisis de los procesos demográficos que se integraron en la matriz de proyección poblacional del período 2006-2007, concluimos que el comportamiento demográfico de *F. parmentieri* varía marcadamente entre años, dependiendo de si se presentan eventos de reproducción masiva.

Con la finalidad de modelar de manera más realista el comportamiento demográfico de *Furcraea parmentieri* a lo largo del tiempo, se construyeron tres diferentes matrices anuales de proyección poblacional que difieren en la incidencia de eventos reproductivos, de reclutamiento de plántulas y bulbilos, y de mortalidad de adultos:

- Años de tipo 1: Son años en los que ninguno o muy pocos individuos de las categorías potencialmente reproductivas se reproducen (< 0.01 %). Por esta razón, se presenta una baja mortalidad de adultos y no hay ingreso de reclutas (ni de plántulas, ni de bulbilos) a la población. En adelante, a esta matriz se le llamará NR (No Reproductiva).

- Años de tipo 2: En estos se presenta una producción masiva de inflorescencias en la población (> 5 % de los individuos de las categorías Jv, Pq, Md, Gr y Mg se reproducen) y,

consecuentemente, una alta mortalidad de adultos (i.e. los individuos reproductivos). Sin embargo, en vista de que la floración, maduración de los frutos y liberación de las semillas son procesos que toman todo el año, la incorporación de plántulas y bulbilos a la población ocurre hasta el año siguiente. En adelante, a esta matriz se le llamará R (Reproductiva).

- Años de tipo 3: Inmediatamente después de los años de tipo 2 en los que hubo fructificación y producción de bulbilos, en los años de tipo 3 las semillas y los bulbilos se establecen en la población. En estos años no hay individuos reproductivos, o bien éstos son muy pocos, y por lo tanto tampoco se presenta una alta mortalidad de adultos. En adelante, a esta matriz se le llamará E (Establecimiento).

El año de estudio (abril de 2006 a mayo de 2007) correspondió a un año de tipo 2 (R), ya que en enero de 2007 inició un evento masivo de floración, por lo que la matriz de proyección poblacional de este año se obtuvo a partir de los datos de campo. Las otras dos matrices se construyeron usando algunos de los datos de campo y modificando la fecundidad, la propagación vegetativa y la mortalidad de acuerdo con lo planteado en los párrafos anteriores.

A las entradas de permanencia, crecimiento y retrogresión de las categorías no reproductivas ($a_{1,1}$, $a_{1,2}$, $a_{2,1}$, $a_{2,2}$ de la tabla 2.4) se les asignaron los mismos valores en los tres tipos de matrices (i.e. los estimados para 2006-2007), pues se partió del supuesto de que estas categorías no se ven afectadas por la incidencia de eventos reproductivos o de establecimiento y sus procesos demográficos son similares año con año, mientras que el resto de las entradas varían en función de la mortalidad y la reproducción de cada tipo de año.

La matriz del año tipo 1 (NR), además de compartir con la del año tipo 2 (R) las entradas mencionadas en el párrafo anterior, también comparte los mismos datos de las entradas de fecundidad y propagación vegetativa (que son valores muy bajos, ver Resultados). Entonces, lo que diferencia a la matriz 1 (NR) de la matriz 2 (R) es que en la primera hay una baja mortalidad de adultos, debida a la ausencia de reproducción. Para estimar la mortalidad de adultos de los años de tipo 1 (NR) se utilizó la probabilidad observada de muerte por categoría (en 2006-2007) debida a causas distintas a la reproducción; a estos valores se les sumó una probabilidad mínima de muerte por reproducción, pues una muy baja proporción de los individuos adultos se reproduce en años en los que no hay reproducción masiva (1 de 1064, según nuestras observaciones de diciembre de 2005 en el Xitle).

La matriz de tipo 3 (E) difiere de la de tipo 2 (R) en que tiene una baja mortalidad de adultos (la misma que la de la matriz de tipo 1 – NR) pero además presenta reclutamiento de plántulas (fecundidad por la vía sexual) y bulbilos (propagación vegetativa). Para calcular estas entradas se utilizaron las ecuaciones (1) y (2) respectivamente, pero utilizando la probabilidad de reproducción (P_x) observada en el periodo 2006-2007 (a diferencia de la matriz de tipo 2, en la que se utilizó la P_x de 2005).

2.4.3 *Análisis de las matrices anuales*

Una vez que se construyeron las tres matrices anuales de proyección poblacional descritas con anterioridad, se analizaron para obtener sus propiedades asintóticas: λ , el eigen-valor dominante de la matriz que corresponde a la tasa finita de crecimiento poblacional; el vector w , el eigen-vector derecho de la matriz que corresponde a la estructura estable de estadios; y el vector v , el eigen-vector izquierdo que corresponde a los valores reproductivos específicos de cada categoría. La estructura estable de estadios de cada tipo de año se comparó con la estructura poblacional observada en campo, en 2006, a través de una prueba de χ^2 . Para esta comparación, no se tomó en cuenta a la categoría plántulas, ya que la abundancia de plántulas en el campo no se conocía en detalle (i.e. se recalcularon las abundancias de las demás categorías manteniendo su relación proporcional según los vectores a comparar). Estas operaciones se realizaron utilizando una hoja de cálculo de Excel. En esta misma hoja de cálculo se construyeron las matrices de sensibilidad y de elasticidad para cada matriz anual, utilizando las siguientes ecuaciones para calcular sus respectivas entradas (de Kroon *et al.* 1988; Caswell, 2001):

$$s_{ij} = v_i w_j / \langle w, v \rangle \quad (5)$$

$$e_{ij} = s_{ij} (\lambda / a_{ij}) \quad (6)$$

donde s_{ij} es la sensibilidad, v y w son los eigenvectores dominantes izquierdo y derecho, respectivamente, $\langle w, v \rangle$ es el producto entre ambos vectores (un escalar); a_{ij} es el elemento i,j de la matriz \mathbf{A} ; e_{ij} es la elasticidad, y λ es la tasa finita de crecimiento poblacional.

2.4.4 *Matrices periódicas*

Las tres matrices anuales se utilizaron para construir matrices periódicas que incorporaran la variación interanual en la demografía de *F. parmentieri* en una proyección de su comportamiento demográfico a largo plazo.

La dinámica de las poblaciones que se comportan cíclicamente depende de sus tasas vitales en cada fase del ciclo (Caswell y Trevisan, 1994). Si el ciclo está compuesto de m “fases” y $\mathbf{B}^{(1)}, \dots, \mathbf{B}^{(m)}$ son las matrices de proyección poblacional para cada fase, entonces la dinámica poblacional para todo el ciclo se describe a través de una matriz periódica que es el producto de las matrices $\mathbf{B}^{(1)}$ a $\mathbf{B}^{(m)}$, según la siguiente ecuación:

$$\begin{aligned} \mathbf{n}_{t+m} &= [\mathbf{B}^{(m)} \mathbf{B}^{(m-1)} \dots \mathbf{B}^{(1)}] \mathbf{n}_t \\ &= \mathbf{A}^{(1)} \mathbf{n}_t \end{aligned}$$

donde \mathbf{n}_{t+m} es un vector que contiene el número de organismos en cada categoría al cabo de las m “fases” que componen al ciclo. La matriz producto $\mathbf{A}^{(1)}$ contiene la descripción del comportamiento demográfico de la población a través del ciclo entero. Las matrices $\mathbf{A}^{(1)}, \mathbf{A}^{(2)}, \dots, \mathbf{A}^{(m)}$, que difieren en la fase del ciclo en la que se empieza la construcción de la matriz periódica, pueden ser muy diferentes, pero cada una de ellas proyecta la misma tasa de incremento poblacional (Caswell y Trevisan, 1994). Así, $\mathbf{A}^{(h)}$ es la matriz periódica que empieza en la fase h del ciclo.

Para conocer la sensibilidad de $\lambda^{(h)}$ a cambios en las entradas de cada una de las matrices anuales, se debe calcular $\mathbf{S}^{(h)}_{\mathbf{A}}$ a través de la ecuación $\mathbf{S}^{(h)}_{\mathbf{A}ij} = v_i w_j / \langle w, v \rangle$. Este resultado incorpora el producto de h ciclos, por lo cual es muy difícil de interpretar. Para obtener la sensibilidad de $\lambda^{(h)}$ a cambios proporcionales en cada una de las entradas de la matriz $\mathbf{B}^{(h)}$, denotada por $\mathbf{S}^{(h)}_{\mathbf{B}}$, se utiliza la siguiente ecuación (Caswell y Trevisan, 1994):

$$\mathbf{S}^{(h)}_{\mathbf{B}} = [\mathbf{B}^{(h-1)} \mathbf{B}^{(h-2)} \dots \mathbf{B}^{(1)} \mathbf{B}^{(m)} \mathbf{B}^{(m+1)}]^T \mathbf{S}^{(h)}_{\mathbf{A}} \quad (7)$$

Donde el “exponente” T indica que se trata de la matriz transpuesta (Caswell y Trevisan, 1994).

Para conocer cómo se vería afectada $\lambda^{(h)}$ al modificar de manera relativa cada una de las entradas de las matrices anuales $\mathbf{B}^{(m)}$, se construyen las matrices de elasticidad según la ecuación:

$$e_{ij}^{(h)} = (b_{ij}^{(h)} / \lambda^{(h)}) s_{ij}^{(h)}_{\mathbf{B}} \quad (8)$$

Con la finalidad de estimar cada cuántos años se han producido las floraciones masivas de *Furcraea parmentieri* en su medio natural, se visitó el Herbario Nacional (MEXU) para registrar el número de ejemplares con flor por año de colecta. Los años que contaban con tres o más, se interpretaron como años en los que se había presentado una floración masiva (Tabla 2.5). De este

modo, se observó que las floraciones masivas de los últimos 60 años han ocurrido en intervalos de entre 6 y 14 años. Por esta razón, las matrices periódicas que se construyeron plantearon tres diferentes escenarios: reproducción cada 5, cada 10 o cada 15 años.

Tabla 2.5. Años en los que se colectaron más de tres ejemplares de *F. parmentieri* en el Herbario Nacional, MEXU, hasta diciembre de 2008.

Año de colecta de ejemplares en flor	No. de ejemplares en MEXU	No. de años entre cada eventos reproductivo y el anterior
1947	3	?
1960	3	13
1967	5	7
1981	6	14
1987	5	6
1996	86	9
2007	*	11

* No se encontraron en el herbario ejemplares del 2007, pero sabemos que en ese año se presentó el evento de floración masiva que se comenta en este estudio, la cual se observó en al menos 10 poblaciones del D. F. y el Estado de México.

Cada matriz periódica constó de una sucesión de años no reproductivos, uno reproductivo y uno de establecimiento (Tabla 2.6). A cada matriz se le calculó su λ_p (tasa a la que se multiplica la población cada ciclo) y se construyeron las respectivas matrices de sensibilidad. Los diferentes escenarios considerados tuvieron el objeto de evaluar de manera teórica cómo se vería afectada la población según la frecuencia con la que se presentan los años reproductivos. Además, de cada matriz periódica se obtuvieron las estructuras estables de estadios (w) por cada fase y se promediaron a lo largo de todo el ciclo, para obtener un solo vector w por escenario. Estas estructuras poblacionales esperadas se compararon con la estructura poblacional observada en el año 2006, a través de pruebas de χ^2 . Al igual que con las matrices anuales, se eliminó la categoría de plántulas y se obtuvieron las proporciones para cada categoría manteniendo la proporcionalidad interna del vector.

Tabla 2.6. Estructura de las tres matrices periódicas construidas, que incluyen eventos reproductivos cada 5, cada 10 y cada 15 años. NR = año no reproductivo, R = año reproductivo, y E = año de establecimiento.

$$\mathbf{B}^5 = [NR^1 NR^2 NR^3 R E]$$

$$\mathbf{B}^{10} = [NR^1 NR^2 NR^3 NR^4 NR^5 NR^6 NR^7 NR^8 R E]$$

$$\mathbf{B}^{15} = [NR^1 NR^2 NR^3 NR^4 NR^5 NR^6 NR^7 NR^8 NR^9 NR^{10} NR^{11} NR^{12} NR^{13} R E]$$

Con el propósito de evaluar las consecuencias numéricas a largo plazo de las tres λ_p obtenidas, se realizó una proyección del comportamiento poblacional multiplicando (cada 5, 10 y 15 años) una población hipotética inicial de 100 individuos por cada una de las λ_p a lo largo de 90 años (número de años que es múltiplo de los tres periodos elegidos).

2.5 Análisis estadísticos

Con el fin de evaluar el efecto del factor “nivel de radiación lumínica” (con dos niveles: expuesto y en sombra) y del factor “profundidad de suelo” (con dos niveles: profundo y rocoso), y la interacción entre ellos, sobre la germinación de las semillas, así como la supervivencia y el crecimiento de los bulbilos, las plántulas y los infantiles, se realizaron ANOVAs de dos vías. En el caso de la evaluación del crecimiento de plántulas, bulbilos e infantiles, se utilizó la altura inicial como covariable. Cuando las variables de respuesta evaluadas eran porcentajes, se transformaron a arcoseno, con el objeto de normalizar su distribución. En aquellos análisis en los que el ANOVA detectó efectos significativos de alguno de los factores, se utilizó una prueba *post-hoc* de Tukey para revelar las diferencias entre los micrositos.

Adicionalmente, como se mencionó con anterioridad, se utilizaron pruebas de χ^2 para evaluar las diferencias entre los vectores poblacionales observados y esperados (estructura estable de estadios). Para esto se trabajó directamente con el número de individuos en cada categoría; en el caso de los vectores esperados, dichos números se obtuvieron a partir de las proporciones.

3. Resultados

3.1 Fases tempranas

3.1.1 Germinación de semillas

Las semillas que se pusieron a germinar como parte de los experimentos de laboratorio presentaron diferentes porcentajes finales de germinación, dependiendo de la edad de las semillas. En el primer experimento (en febrero de 2006, con semillas de tres meses desde su colecta), se incluyeron semillas blancas y semillas negras; las primeras no germinaron (Tabla 3.1), lo cual confirma que se trata de semillas vanas; de hecho, las observaciones al microscopio de M. Albarrán (en preparación) corroboran que estas semillas no tienen embrión. El porcentaje de germinación de las semillas negras, no difirió entre las desinfectadas y las no desinfectadas ($t = 0.940$; g.l.= 4; $p = 0.400$). Debido a esto, el segundo experimento (en junio de 2006) se realizó con semillas sin desinfectar, las cuales germinaron en un 98 y 99 % en los tratamientos de oscuridad y de luz, respectivamente (Tabla 3.1), por lo que se puede concluir que no son fotoblásticas. Las semillas del tratamiento de luz germinaron casi simultáneamente, entre 4 y 7 días después de la siembra. Por otro lado, las semillas colectadas en 1998 no germinaron.

En cuanto al experimento de germinación de semillas en el campo (que inició en junio de 2006), los primeros resultados corresponden al mes de septiembre, ya que no se visitó el experimento durante los meses de julio y agosto de ese año. En este primer registro, se observó que en los tratamientos de suelo rocoso habían germinado 40-45 % de las semillas, mientras que en los de suelo profundo sólo 12 % (Figura 3.1). Por otro lado, la emergencia de plántulas más tardía se observó en el mes de noviembre, después de lo cual ya no emergieron nuevas plántulas. Los porcentajes finales de emergencia de plántulas variaron del 21 al 51 % (promedio de 36.25 %) (Figura 3.1).

Los análisis estadísticos mostraron que ni el factor nivel de exposición, ni la interacción de ambos factores afectaron el porcentaje final de emergencia de plántulas ($F = 0.097$, g.l. = 1 y 12, $P = 0.760$; y $F = 0.001$, g.l. = 1 y 12, $p = 0.968$, respectivamente); por otro lado, el factor profundidad de suelo tuvo un efecto marginalmente significativo sobre esta variable ($F = 4.171$, g.l. = 1 y 12, $p = 0.063$). Este resultado es patente en la figura 3.1, en donde puede verse que en los micrositos con suelo rocoso se alcanzaron porcentajes de germinación cercanos al 50 %, mientras que en los de suelo profundo el porcentaje de emergencia de plántulas fue sólo de alrededor de 25 %.

Tabla 3.1 Porcentaje final de germinación de semillas de *F. parmentieri* bajo diferentes condiciones experimentales.

Fecha de siembra	Condiciones	N	% de germinación
Experimentales			
febrero/2006	semillas negras / desinfectadas	100	56
	semillas negras / no desinfectadas	100	35
	semillas blancas / no desinfectadas	100	0
junio/2006	semillas negras expuestas a la luz	200	99
	semillas negras en oscuridad	100	98
	semillas negras colectadas en 1998	54	0

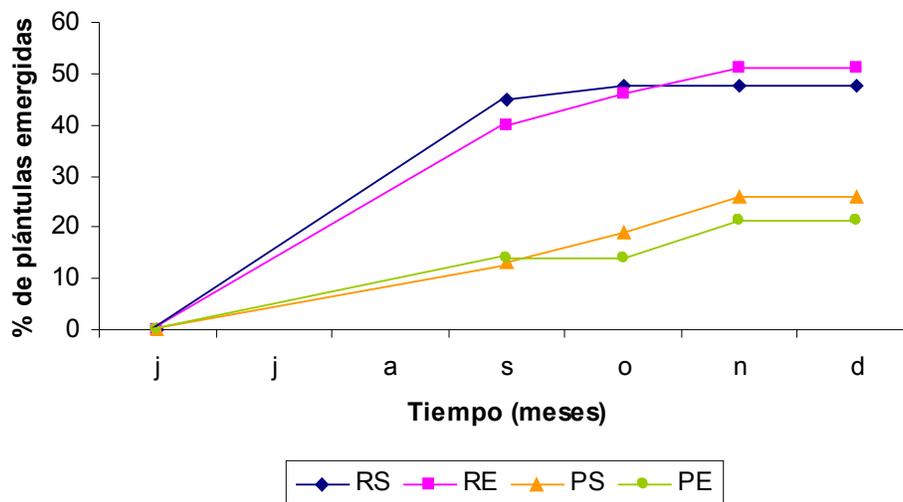


Figura 3.1. Porcentaje acumulado de plántulas emergidas de *F. parmentieri* en el experimento de campo llevado a cabo en el sitio del volcán Pelado, D. F. Los tratamientos son: suelo rocoso y en sombra (RS); suelo rocoso y expuesto (RE); suelo profundo y en sombra (PS); y suelo profundo y expuesto (PE). Los meses corresponden al segundo semestre de 2006. N = 400.

En junio de 2007, un año después de que se introdujeron al campo las semillas, se cuantificó la supervivencia de de las plántulas emergidas; globalmente, dicha supervivencia fue de 14% (16 plántulas sobrevivientes, de 113 emergidas). Los micrositios en los que se encontraron

estos sobrevivientes fueron únicamente en los expuestos, 13 de ellos en suelo rocoso, y 3 en suelo profundo.

Considerando que la probabilidad de germinación fue, en promedio, de 0.36 y que la probabilidad de supervivencia de las plántulas emergidas fue de 0.14, se multiplicaron estas dos probabilidades para obtener la probabilidad de que las semillas producidas en un evento reproductivo germinen y se observen como plántulas al siguiente año ($0.36 \times 0.14 = 0.05$). Este dato se utilizó como un componente de la fecundidad en las matrices de proyección poblacional, como se verá más adelante (i.e. parámetro G de la ecuación (5) de los Métodos).

3.1.2 Supervivencia y crecimiento de plántulas

Con respecto al destino de las plántulas introducidas en los cuatro microsítios de campo, se observó que ambos factores, tanto la profundidad de suelo como el nivel de exposición lumínica, tuvieron un efecto significativo sobre su supervivencia al cabo de un año ($F = 18.727$, g.l. = 1 y 16, $p < 0.001$; $F = 13.966$, g.l. = 1 y 16, $p = 0.001$ respectivamente), mientras que el efecto de la interacción entre ambos factores no fue significativa ($F = 0.513$, g.l. = 1 y 16, $p = 0.483$). Los mayores valores de supervivencia se encontraron en el microsítio de suelo profundo y en condiciones de sombra (Figura 3.2).

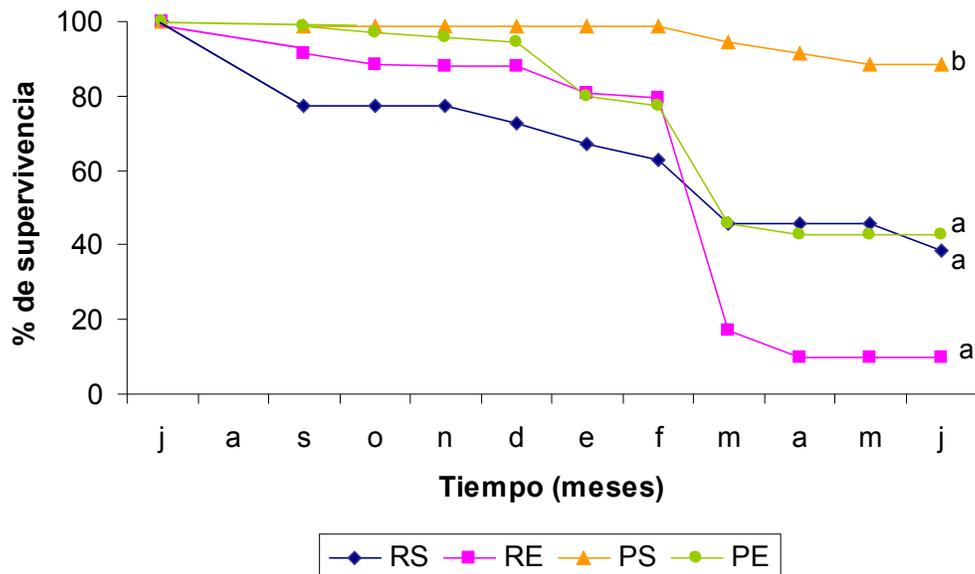


Figura 3.2 Supervivencia de las plántulas de *F. parmentieri* introducidas al volcán Pelado a lo largo de un año. Los microsítios son: suelo rocoso y en sombra (RS); suelo rocoso y expuesto (RE); suelo profundo y

en sombra (PS); y suelo profundo y expuesto (PE). Los promedios finales con diferente letra difieren estadísticamente ($p < 0.05$), según una prueba de Tukey. $N = 280$.

Por otro lado, el tamaño de las plántulas (calculado a partir de su número de hojas y su volumen – ver ecuación (1) en los Métodos) difirió significativamente entre los microsítios con diferente profundidad del suelo ($F = 4.733$, g.l. = 1 y 125, $p = 0.031$), pero no entre aquéllos con distinto nivel de radiación lumínica ($F = 0.0119$, g.l. = 1 y 125, $p = 0.729$) (Figura 3.2). A su vez, la interacción entre ambos factores mostró un efecto altamente significativo sobre esta variable ($F = 50.842$, g.l. = 1 y 125, $p < 0.001$). Según la prueba *post-hoc*, las plántulas que alcanzaron un mayor tamaño fueron las que se introdujeron en los microsítios expuestos con suelo rocoso, y en los sombreados con suelo profundo (Figura 3.3).

En la dinámica temporal del crecimiento de las plántulas (Figura 3.3) se aprecia que las plántulas de todos los microsítios crecieron durante la época de lluvias y decrecieron durante la de secas (principalmente entre noviembre y diciembre); al iniciar la siguiente temporada de lluvias, las plántulas recuperaron e incluso incrementaron su tamaño inicial. Según nuestras observaciones, el decrecimiento se debió principalmente a la pérdida de hojas por desecación y por herbivoría (aparentemente por conejos).

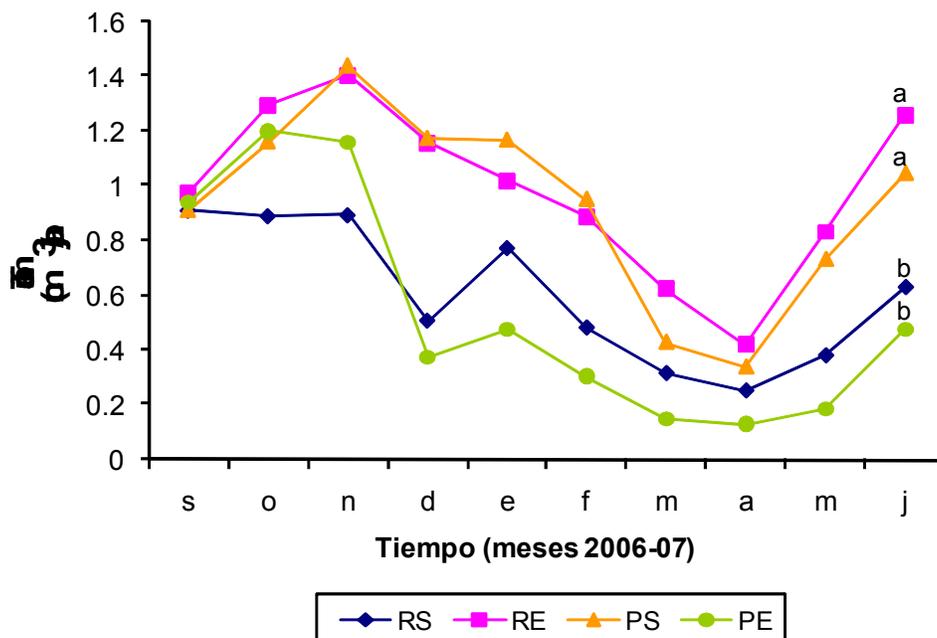


Figura 3.3 Crecimiento de plántulas de *Furcraea parmentieri* en el sitio del volcán Pelado, D. F., introducidas en los cuatro tipos de microsítios experimentales: suelo rocoso y en sombra (RS); suelo

rocoso y expuesto (RE); suelo profundo y en sombra (PS); y suelo profundo y expuesto (PE). Los promedios con diferente letra difieren estadísticamente ($P < 0.05$), según una prueba de Tukey realizada sobre los valores finales. La medida de tamaño se detalla en la ecuación (3) de los Métodos y comprende una combinación de variables. $N = 280$.

3.1.3 Crecimiento de bulbilos

Los bulbilos que fueron plantados en suelo profundo y en sombra, no presentaron mortalidad a lo largo del año de monitoreo, sin embargo, los resultados no nos permiten concluir nada con respecto a los riesgos de mortalidad de los bulbilos, pues éstos se sembraron después de que fueron desenterrados por los conejos con el objeto de darle seguimiento a su crecimiento, como se explicó en los Métodos.

En cuanto al crecimiento de los bulbilos, las pruebas estadísticas mostraron que el nivel de radiación lumínica tuvo un efecto altamente significativo sobre el tamaño que alcanzaron al cabo de un año de seguimiento ($F = 10.014$, g.l. = 1 y 45, $p = 0.002$). Por otro lado, ni el factor profundidad de suelo ni la interacción entre radiación lumínica y profundidad de suelo afectaron a esta variable ($F = 3.302$, g.l. = 1 y 45, $p = 0.075$; $F = 1.604$, g.l. = 1 y 45, $p = 0.211$). Los bulbilos que se sembraron en suelo profundo y en sombra, fueron los que presentaron un mayor tamaño al final del experimento (Figura 3.4).

A lo largo del año, se observó que los bulbilos decrecieron en tamaño desde su introducción en el mes de junio, hasta septiembre, mes de su primera medición. A partir del mes de septiembre y hasta el fin de la época de lluvias, se observó un incremento del tamaño de los bulbilos; posteriormente, entre los meses de noviembre y diciembre hubo un gran decremento en su tamaño, debido sobre todo a la herbivoría por conejos. Al término del año de seguimiento, los bulbilos no alcanzaron a recuperar su tamaño inicial.

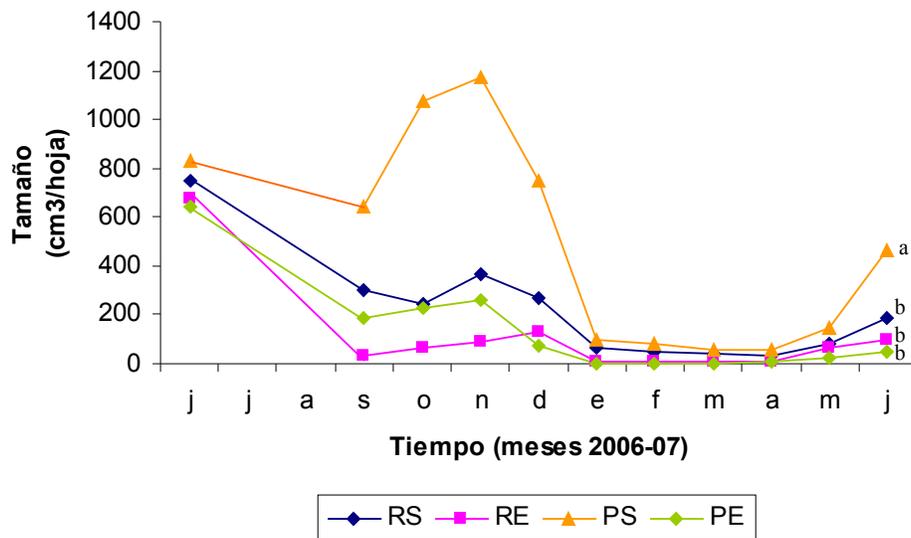


Figura 3.4 Variación en el tamaño de los bulbilos de *F. parmentieri* que se trasplantaron en el sitio del volcán Pelado, D. F. Los micrositios son: suelo rocoso y en sombra (RS); suelo rocoso y expuesto (RE); suelo profundo y en sombra (PS); y suelo profundo y expuesto (PE). Los promedios con diferente letra difieren estadísticamente ($P < 0.05$), según una prueba de Tukey realizada sobre los valores finales. La medida de tamaño se detalla en la ecuación (4) de los Métodos y comprende una combinación de variables. $N = 72$.

3.1.4 Supervivencia y crecimiento de infantiles

El porcentaje de supervivencia de los infantiles en ambos sitios fue alto: en el volcán Xitle de 91.4 % y en el volcán Pelado del 100 %. El tamaño de los infantiles establecidos en el sitio del volcán Xitle, no presentó un efecto significativo de ninguno de los dos factores al cabo de un año de seguimiento ($F = 0.594$, g.l. = 1 y 53, $p = 0.443$ para el factor profundidad de suelo; $F = 0.783$, g.l. = 1 y 53, $p = 0.379$ para el factor nivel de exposición lumínica) ni tampoco de su interacción ($F = 0.307$, g.l. = 1 y 53, $p = 0.581$). En la figura 3.5 se observa que los infantiles establecidos en micrositios con suelo rocoso y expuesto fueron los que tuvieron un tamaño ligeramente mayor durante casi todo el año.

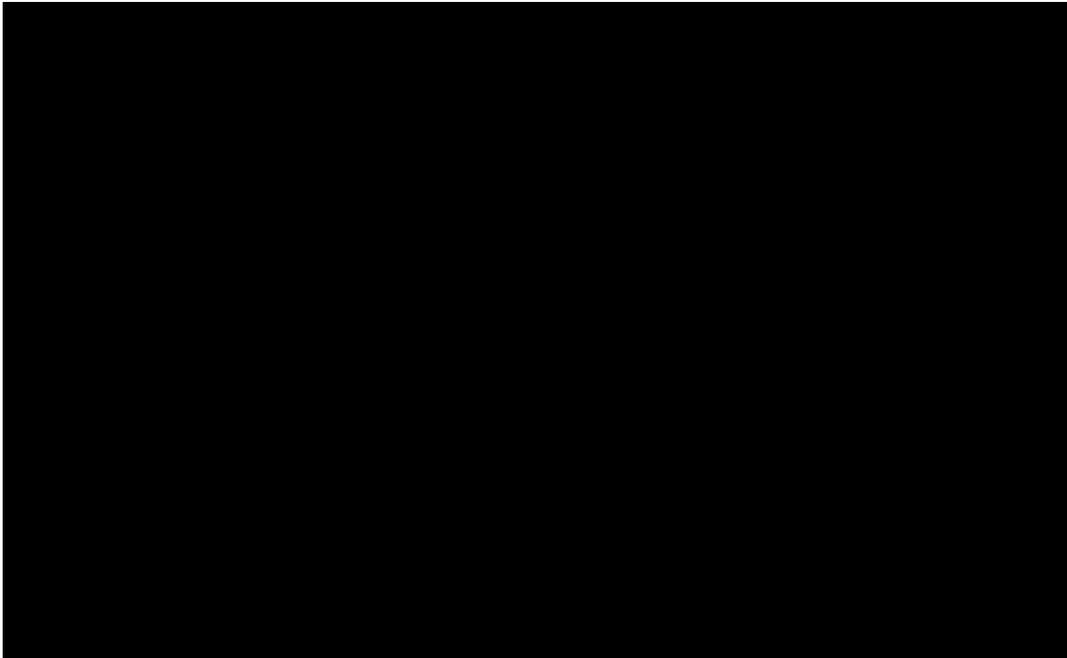


Figura 3.5 Tamaño de los infantiles de *F. parmentieri* establecidos naturalmente en el sitio del volcán Xitle, D. F. Los microsítios son: suelo somero y en sombra (RS); suelo somero y expuesto (RE); suelo profundo y en sombra (PS); y suelo profundo y expuesto (PE). La medida de tamaño se explica en la ecuación (4) de los Métodos y comprende una combinación de variables. N = 58.

Los infantiles establecidos naturalmente en el sitio del volcán Pelado tampoco mostraron un efecto significativo en su tamaño final debido a ninguno de los dos factores experimentales considerados ($F = 0.334$, g.l. = 1 y 50, $p = 0.565$, para profundidad de suelo; $F = 1.329$, g.l. = 1 y 50, $p = 0.254$, para radiación lumínica) ni a su interacción ($F = 0.025$, g.l. = 1 y 50, $p = 0.872$). En la figura 3.6 se observa el comportamiento temporal del tamaño de estos individuos, en el que puede verse que aquéllos establecidos en los microsítios expuestos alcanzaron un tamaño ligeramente más grande que los que estaban en condiciones de sombra, particularmente durante la época de lluvias.

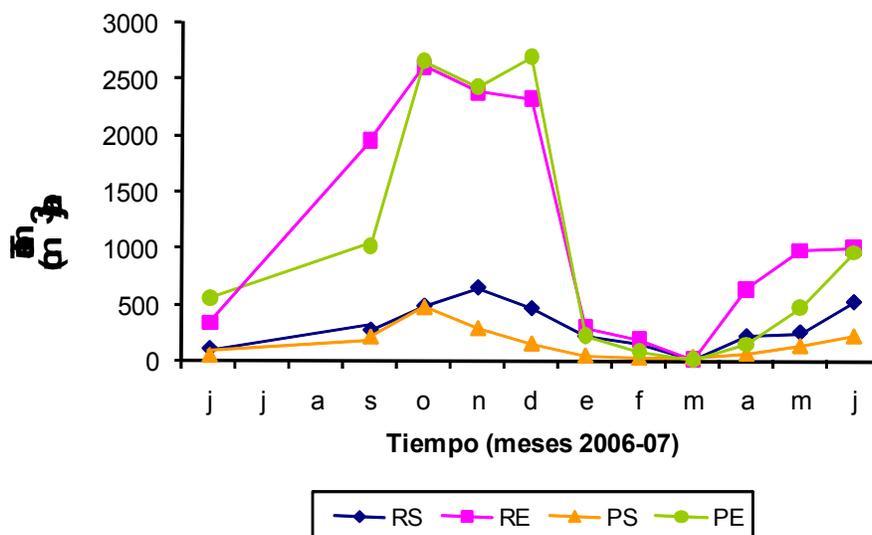


Figura 3.6 Tamaño de los infantiles de *F. parmentieri* establecidos naturalmente en el sitio del volcán Pelado, D. F. Los micrositios son: suelo rocoso y en sombra (RS); suelo rocoso y expuesto (RE); suelo profundo y en sombra (PS); y suelo profundo y expuesto (PE). Los tamaños finales promedio en los cuatro micrositios no difirieron estadísticamente. N = 63.

Aunque no se encontraron diferencias significativas en el tamaño de los infantiles del volcán Pelado establecidos en los distintos micrositios, se observó que los del micrositio RE tuvieron un tamaño ligeramente mayor durante casi todo el año, especialmente durante la época de lluvias (Figura 3.6). Además, se observó que los infantiles del resto de los micrositios se comportaron de forma similar durante todo el año. En el mes de marzo los infantiles presentaron los menores tamaños en todos los micrositios. Por otro lado, en el volcán Xitle, no se encontraron diferencias significativas en el tamaño final de los infantiles, pero durante la temporada de lluvias se vio una tendencia hacia un mejor desempeño los establecidos en micrositios expuestos en comparación con los de sombra. Los meses en los que se observó un mayor decrecimiento y mortalidad en los infantiles, independientemente del micrositio, fueron los últimos de la temporada de secas (enero, febrero y marzo).

3.2 Demografía

3.2.1 Densidad y estructura poblacional

La población con mayor densidad fue la del volcán Pelado, con 14.43 individuos por cada 100 m², mientras que en el volcán Xitle fue de 4.96 individuos por cada 100 m². En general, la estructura

poblacional presentó un patrón en el que se observa una disminución progresiva en el número de individuos de las categorías de Infantiles a Pequeñas, seguido por un aumento en el número de plantas Medianas y nuevamente una disminución hacia las categorías de mayor tamaño (con excepción de la población del volcán Pelado, en la que hubo más Grandes que Medianas) (Figura 3.7). Resaltando las diferencias entre poblaciones, se observa que en el volcán Xitle no se encontraron individuos de la categoría Magnas y la categoría más abundante fue la de los Infantiles (Figura 3.7). El volcán Pelado presentó el más alto porcentaje de infantiles (ca. 60 %), mientras que en Los Dínamos los Infantiles no llegaron al 40 %, pero la categoría Medianas tuvo una abundancia similar a la de los Infantiles (Figura 3.7).

Las tasas anuales de crecimiento promedio por categoría mostraron que el crecimiento es muy lento en las fases de Infantiles 1 y 2, mientras que a partir de la categoría de Juveniles aumentan considerablemente, debido principalmente a que sus hojas ya no son depredadas por los herbívoros (Tabla 3.2).

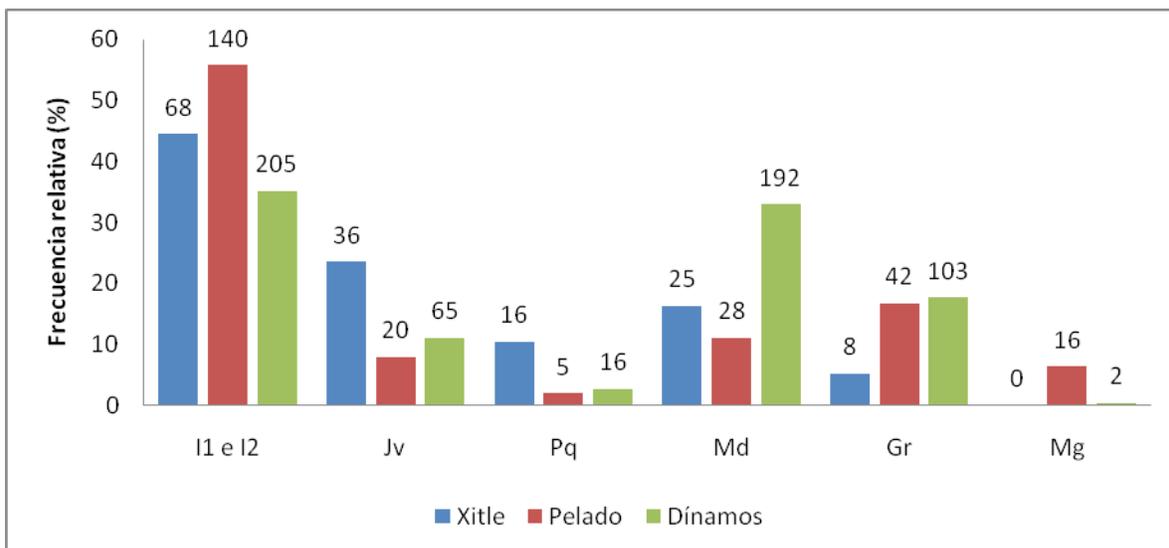


Figura 3.7. Estructura poblacional por tamaños de *Furcraea parmentieri* en las tres localidades de estudio. El número de individuos en cada categoría se presenta arriba de cada columna. El tamaño total de la muestra fue de 153 individuos en el volcán Xitle, 251 en el volcán Pelado y 583 en Los Dínamos.

Tabla 3.2 Tasas promedio anuales de crecimiento individual por categoría.

Categoría	N	Tasa de crecimiento* (cm)	Intervalo de tamaño de la categoría (cm)	Duración de la categoría (años)
I1	157	0.94	25	26.60
I2	72	1.13	25	22.12
Jv	48	14.13	50	3.54
Pq	24	13.47	50	3.71
Md	34	16.88	100	5.92
Gr	46	10.05	250	24.88
Mg	16	13.62	100	7.34

* La tasa de crecimiento se calculó como la diferencia entre la altura final y la inicial de cada planta.

3.2.2 Matrices anuales

Del análisis de las tres matrices anuales, se obtuvieron los eigen-valores dominantes (λ), los cuales mostraron que en el año NR la población de *F. parmentieri* crece ligeramente ($\lambda > 1$), debido a la mínima reproducción que llega a presentarse. En el año R la población decrece ($\lambda < 1$), debido a la muerte de los individuos que produjeron las inflorescencias, mientras que en el año E la población crece, ahora de manera más pronunciada, debido al gran número de plántulas que se incorporan a la población (Tabla 3.3).

La estructura estable de estadios (w) que se obtuvo a partir del análisis de cada matriz presentó sus proporciones más altas, en todos los casos, en la categoría de Infantiles 1 (I1), aunque la proporción de Plántulas del año E fue también muy alta. El valor más bajo varió según el tipo de año: en el año NR se presentó en la categoría Pequeñas (Pq), mientras que en los años R y E, se presentó en la categoría Magnas (Mg; Tabla 3.4). El vector w de los tres tipos de años difirió del de la estructura poblacional observada en campo ($\chi^2 = 126.24$, g.l. = 6, $p < 0.000$ para el año NR; $\chi^2 = 106.52$, g.l. = 6, $p < 0.000$ para el año R; y $\chi^2 = 391.71$, g.l. = 6, $p < 0.000$ para el año E).

El valor reproductivo también cambió de acuerdo al tipo de año. En el año NR el valor reproductivo aumentó conforme a la categoría, siendo así el valor de las Magnas el más alto. En el año R, por su parte, el valor más alto se encontró en la categoría Juveniles, mientras que el de las Mg fue muy bajo. El año E destaca por presentar valores muy elevados a comparación de los otros dos tipos de años, principalmente a partir de la categorías Pequeñas (Tabla 3.5).

Tabla 3.3. Matrices de proyección poblacional de los tres tipos de años. **NR**: no reproductivo (mortalidad mínima y fecundidad mínima). **R**: reproductivo (mortalidad alta y fecundidad mínima). **E**: de establecimiento (mortalidad mínima y fecundidad alta). Las categorías de tamaño son: Plántulas (Pl), Infantiles 1 (I1), Infantiles 2 (I2), Juveniles (Jv), Pequeñas (Pq), Medianas (Md), Grandes (Gr), y Magnas (Mg). Sólo se muestran los valores mayores de 0 para facilitar la lectura. El valor de λ aparece arriba de cada matriz. q_x = tasa de mortalidad por categoría.

NR

$\lambda = 1.029$

	Pl	I1	I2	J	Pq	Md	Gr	Mg
Pl				0.35 6	0.415	0.421	0.733	0.733
I1	0.45	0.879	0.153	0.00 4	0.004	0.004	0.004	0.004
I2		0.051	0.597	0.06 4				
Jv			0.208	0.78 6				
Pq				0.12 7	0.707	0.031		
Md				0.02 1	0.25	0.811		
Gr						0.156	0.934	
Mg							0.043	0.998
q_x	0.55	0.07	0.042	0.00 2	0.044	0.002	0.024	0.002

R

$\lambda = 0.992$

Pl				0.35 6	0.415	0.421	0.733	0.733
I1	0.45	0.879	0.153	0.00 4	0.004	0.004	0.004	0.004
I2		0.051	0.597	0.06 3				
Jv			0.208	0.77 1				
Pq				0.12 5	0.679	0.029		
Md				0.02 1	0.24	0.765		
Gr						0.147	0.873	
Mg							0.04	0.688
q_x	0.55	0.07	0.042	0.02 1	0.082	0.059	0.087	0.313

E

$\lambda = 1.247$

Pl				7.87 9	17.63	26.3 6	50.88	243.8
----	--	--	--	-----------	-------	-----------	-------	-------

I1	0.45	0.879	0.153	0.08	7	0.167	0.24	6	0.273	1.306
I2		0.051	0.597	0.06	4					
Jv			0.208	0.78	6					
Pq				0.12	7	0.707	0.03	1		
Md				0.02	1	0.25	0.81	1		
Gr							0.15	6	0.934	
Mg									0.043	0.998
q_x	0.55	0.07	0.042	0.00	2	0.044	0.00	2	0.024	0.002
N	280	157	72		48	24		34	46	16

Tabla 3.4. Estructura estable de estadios (w) obtenidas al iterar las matrices anuales para los diferentes años. Los valores en negritas son los más altos y los más bajos de cada vector.

Categoría	NR	R	E
Pl	0.147	0.112	0.404
I1	0.518	0.571	0.523
I2	0.070	0.087	0.043
Jv	0.060	0.082	0.019
Pq	0.027	0.037	0.005
Md	0.037	0.046	0.004
Gr	0.060	0.057	0.002
Mg	0.081	0.008	0.000

Tabla 3.5. Vector de los valores reproductivos (v) obtenidos a partir del análisis de las matrices anuales de los tres tipos de años. Los valores en negritas son los más altos de cada vector.

Categoría	NR	R	E
Pl	1	1	1
I1	2.288	2.205	2.771
I2	6.759	4.894	20.02
Jv	12.35	7.659	60.44
Pq	14.53	6.972	115.5
Md	17.09	7.352	177.6
Gr	18.29	7.052	300.2
Mg	23.64	2.436	993.1

A través del cálculo de las matrices de elasticidades se observó que la importancia de los procesos demográficos (crecimiento, fecundidad y permanencia) varía de acuerdo con el tipo de año del que se trate (Tabla 3.6). El año NR presentó su mayor valor de elasticidad en la permanencia de las Magnas, aunque la permanencia de los Infantiles 1 y de las Grandes también contribuyeron de manera importante a λ . En contraste, en el año R se observó un valor bajo de elasticidad en la permanencia de la categoría Mg y los mayores valores de elasticidad se encontraron en las permanencias de Infantiles 1, Juveniles y Grandes. De modo parecido, en el año E se encontraron los mayores valores de elasticidad en las permanencias de las categorías I1 y Jv. En cuanto a la contribución de la fecundidad, se observó que en los años NR y R tuvo valores muy bajos (0.022 y 0.032 respectivamente, sumando todas las entradas), mientras que en el año E estos valores fueron más elevados (0.068). Con respecto a la propagación vegetativa, se observó un fenómeno similar, ya que en los años NR y R su contribución a λ fue muy baja (< 0.001), mientras que en el año E fue ligeramente mayor (0.001).

Tabla 3.6. Matrices de elasticidad obtenidas a partir de las matrices de transición anuales de los diferentes tipos de años: **NR** = no reproductivo. **R** = reproductivo. **E** = de establecimiento. Los valores mayores de 0.1 aparecen en negritas. Únicamente se muestran los valores mayores de 0.

NR

	PI	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
PI	0.022			0.003	0.002	0.002	0.006	0.009
I1	4	0.154	0.004	8E-05	4E-05	5E-05	8E-05	1E-04
I2		0.026	0.042	0.004				
Jv			0.027	0.085				
Pq				0.016	0.041	0.002		
Md				0.003	0.017	0.075		
Gr						0.015	0.151	
Mg							0.009	0.284

R

	PI	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
PI	0.032			0.008	0.004	0.006	0.012	0.002
I1	6	0.324	0.009	2E-04	9E-05	1E-04	1E-04	2E-05
I2		0.042	0.074	0.007				
Jv			0.041	0.141				
Pq				0.021	0.051	0.003		
Md				0.004	0.019	0.076		
Gr						0.014	0.103	
Mg							0.002	0.004

E

Pl				0.021	0.011	0.013	0.013	0.01
	0.067							
I1	9	0.172	0.002	6E-04	3E-04	3E-04	2E-04	2E-04
I2		0.072	0.069	0.003				
Jv			0.073	0.124				
Pq				0.038	0.053	0.002		
Md				0.01	0.029	0.071		
Gr						0.023	0.069	
Mg							0.01	0.042

3.2.3 Matrices periódicas

Los tres escenarios presentaron tasas finitas de crecimiento poblacional (λ_p) mayores que uno, lo cual indica que la población estaría creciendo con cualquiera de las frecuencias de reproducción contempladas. El escenario de cinco años presentó una λ_p de 1.829, el de 10 años de 2.635 y el de 15 años de 2.557 (Tabla 3.7). Al proyectar a 90 años el tamaño poblacional de *F. parmentieri* con las tres tasas finitas de crecimiento poblacional, se observó que la población crecería en mayor grado a lo largo del tiempo si la frecuencia de reproducción fuera de cada 5 años, seguida por la de cada 10 y luego por la de cada 15 años. (Figura 3.8).

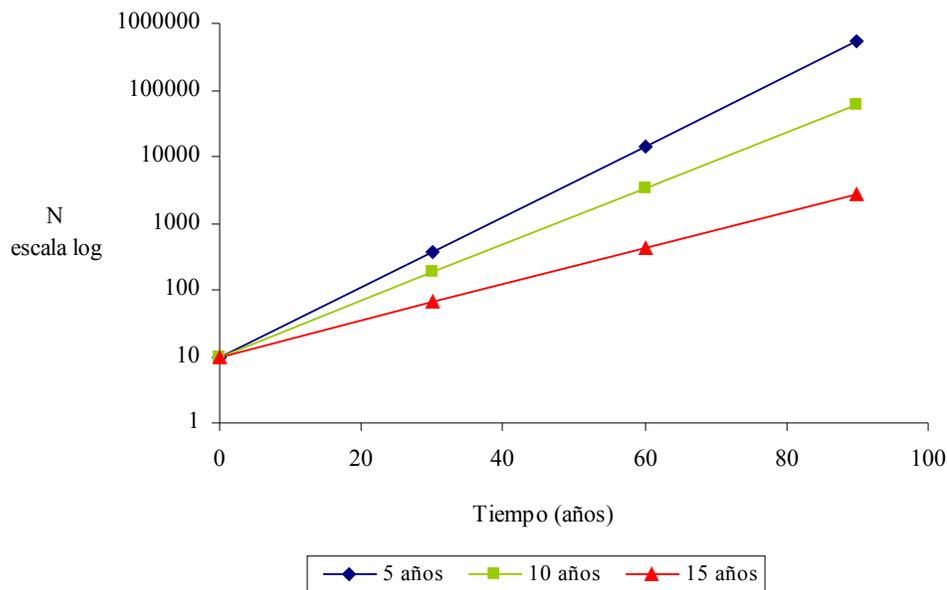


Figura 3.8. Tamaño poblacional de *Furcraea parmentieri* proyectado a 90 años con tres diferentes frecuencias de eventos reproductivos masivos.

Al comparar la estructura estable de estadios promedio (w) de cada escenario, se encontró que los tres escenarios proyectan una estructura diferente de la estructura poblacional observada ($\chi^2 = 301.99$, g.l. = 6, $p < 0.000$ para el escenario de 5 años; $\chi^2 = 240.52$, g.l. = 6, $p < 0.000$ para el escenario de 10 años; y $\chi^2 = 197.87$, g.l. = 6, $p < 0.000$ para el de 15 años).

En cuanto a las matrices de elasticidades de las matrices periódicas, se observó que los valores más altos se presentan en las permanencias de las categorías I1, Jv y Gr (Tabla 3.7). En el Anexo II se presentan las matrices de sensibilidad de cada fase ($S^{(h)}_B$), las matrices de sensibilidad de cada escenario ($S^{(h)}_A$), y las matrices de elasticidad ($E_{ij}^{(h)}$). En las matrices $E^{(NR1)}$ de los tres escenarios, los mayores valores se presentan en la transición de las plántulas a los Infantiles 1; estos valores aumentan progresivamente del escenario que contempla reproducción cada de 5 años al de 15. Otros valores altos de elasticidad se presentan en las permanencias de los I1 y los Jv en los escenarios de 5 y 10 años.

En las matrices $E^{(NR1)}$ a la $E^{(R)}$, se observa que los valores más altos se encuentran en las permanencias de I1, Jv, Md, Gr y Mg, aunque se observan algunas diferencias entre los diferentes escenarios. En términos generales, las permanencias de Jv, Md, Gr y Mg aumentaron del año NR1 hasta el último año NR; posteriormente, disminuyó ligeramente este valor en el año R, y en el E aumentó nuevamente. La permanencia de la categoría Gr tuvo una mayor importancia que la de Md y Mg, particularmente en el escenario de 15 años. La permanencia de I1 y Jv, en cambio, fue más importante en el escenario de 5 años y disminuyó en los otros dos escenarios. La permanencia de los I1 de todos los escenarios fue muy alta en los años NR2 y fue disminuyendo gradualmente hasta el año E.

En la matriz $E^{(E)}$ del escenario de 5 años la permanencia de Jv y Md fue más importante que en los otros dos escenarios. Las entradas de fecundidad alcanzaron sus valores más altos durante este año, en particular en el de 15 años. En este año todas las demás entradas tuvieron valores muy bajos.

Tabla 3.7 Matrices promedio de elasticidad para cada escenario, con su desviación estándar. **a** = reproducción cada 5 años, **b** = cada 10 años, y **c** = cada 15 años. Únicamente se muestran los valores mayores de 0. Los valores mayores de 0.1 se muestran en negritas. Los valores menores de 0.001 aparecen como 0.000. El valor de λ_p global para cada escenario se presenta arriba de cada matriz.

		$\lambda_p = 1.829$							
		Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
a	Pl				0.009 ± 0.015	0.006 ± 0.013	0.008 ± 0.019	0.013 ± 0.026	0.011 ± 0.023
	I1	0.048 ± 0.098	0.189 ± 0.084	0.003 ± 0.000	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000
	I2		0.054 ± 0.025	0.065 ± 0.019	0.004 ± 0.000				
	Jv			0.054 ± 0.014	0.123 ± 0.009				
	Pq				0.032 ± 0.003	0.057 ± 0.006	0.002 ± 0.000		
	Md				0.007 ± 0.001	0.028 ± 0.003	0.088 ± 0.009		
	Gr						0.024 ± 0.004	0.107 ± 0.016	
	Mg							0.011 ± 0.004	0.051 ± 0.015
		$\lambda_p = 2.635$							
b	Pl				0.004 ± 0.005	0.003 ± 0.006	0.005 ± 0.013	0.010 ± 0.028	0.012 ± 0.037
	I1	0.041 ± 0.112	0.181 ± 0.102	0.003 ± 0.001	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000
	I2		0.045 ± 0.025	0.060 ± 0.023	0.004 ± 0.001				
	Jv			0.046 ± 0.017	0.114 ± 0.031				
	Pq				0.028 ± 0.008	0.055 ± 0.010	0.003 ± 0.000		
	Md				0.006 ± 0.002	0.026 ± 0.005	0.090 ± 0.012		
	Gr						0.024 ± 0.004	0.127 ± 0.025	
	Mg							0.013 ± 0.005	0.087 ± 0.032
		$\lambda_p = 2.557$							
c	Pl				0.003 ± 0.002	0.002 ± 0.003	0.003 ± 0.007	0.007 ± 0.022	0.012 ± 0.043
	I1	0.037 ± 0.117	0.176 ± 0.119	0.004 ± 0.002	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000
	I2		0.041 ± 0.026	0.056 ± 0.025	0.004 ± 0.001				
	Jv			0.042 ± 0.017	0.110 ± 0.036				
	Pq				0.026 ± 0.009	0.054 ± 0.017	0.003 ± 0.001		
	Md				0.006 ± 0.002	0.025 ± 0.008	0.091 ± 0.023		
	Gr						0.023 ± 0.008	0.136 ± 0.033	
	Mg							0.013 ± 0.005	0.113 ± 0.046

4. Discusión

4.1 Fases tempranas

Los experimentos de germinación en el laboratorio mostraron que las semillas de *Furcraea parmentieri* colectadas en diciembre de 2005 y sembradas en junio de 2006 germinaron en porcentajes cercanos al 100 %, lo cual es consistente con lo que se ha encontrado en otras especies del género *Furcraea*, como *F. cahum*, *F. longaeva* y *F. pubescens* (García-Mendoza, 2001), así como en otras especies de la familia Agavaceae, tales como *Polianthes sp.*, *P. geminiflora* var. *geminiflora* y *P. longiflora* (Serrano *et al.*, 2000). En ese mismo grupo de semillas, pero sembradas unos meses antes (en febrero de 2006, se alcanzaron porcentajes de germinación menores, cercanos al 45 %. Por otro lado, García-Mendoza (2001), reportó una germinación de 60 % en semillas de *F. parmentieri* después de dos años de almacenamiento a temperatura ambiente, y los resultados mostraron que las semillas de 8 años de edad (colectadas en 1998) no germinaron. Esto sugiere que las semillas de *F. parmentieri* probablemente sean liberadas con cierto grado de latencia innata; al pasar unos cuantos meses, durante la época de lluvias siguiente a su dispersión, podrían alcanzar su mayor porcentaje de germinación. Esto podría deberse a que las semillas requieran de un periodo de post-maduración para poder alcanzar porcentajes de germinación más altos. Sin embargo, las semillas aparentemente van perdiendo su viabilidad con el paso del tiempo. Así, es probable que *F. parmentieri* pueda formar un banco de semillas de corto plazo, que dure en el suelo sólo unos cuantos años. En contraste, las semillas de *F. cahum* presentan porcentajes de germinación del 100 % incluso después de siete años de almacenamiento (García-Mendoza, 2000).

Los porcentajes de germinación de semillas obtenidos en los experimentos de campo fueron menores que los de laboratorio (ca. 40 %). En los micrositos rocosos fue en los que se encontró una mayor germinación de semillas, mientras que en los micrositos de suelo profundo la germinación fue menor. Esto se puede deber a que posiblemente el sustrato pedregoso durante la temporada de lluvias puede mantener por más tiempo la humedad por el efecto de autosombreado y cobertura que genera en el suelo (Peters *et al.*, 2008), como ocurre con diversas especies de plantas en ambientes áridos (Reyes-Olivas *et al.*, 2002; Nobel y Zutta, 2005).

Los porcentajes de germinación obtenidos en el campo fueron bastante elevados en comparación con lo que se ha observado en otras especies. Por ejemplo, las semillas de *Agave cupreata* presentan bajos porcentajes de germinación en el campo, de 10 % sin exclusión de

depredadores y de 24 % con exclusión (García-Meneses, 2004). La mayor germinación observada en el campo para *F. parmentieri* era de esperarse, pues el ambiente templado en el que vive permite una mejor conservación de la humedad que en las zonas áridas. Por otro lado, de las semillas que germinaron sobrevivió el 14 % al cabo de un año. Nuevamente este porcentaje es bastante alto en comparación con lo que se ha observado en otras agaváceas, como *Agave deserti* (Nobel, 1992) y *A. victoriae-reginae* (Martínez-Palacios, 1998), en los que la supervivencia de plántulas recién emergidas al cabo de un año es cercana al 1 %. Estos datos hacen suponer que las poblaciones de *F. parmentieri* podrían presentar un reclutamiento de genets nuevos (vía la germinación de semillas) bastante alto, y que la entrada de individuos a las poblaciones no se da sólo por ramets, tal como ha sido sugerido (L. Eguiarte, com. pers.). Sin embargo, es necesario realizar estudios de genética de poblaciones para poder corroborar esta hipótesis, así como monitorear la dinámica de las plántulas provenientes de semilla y los juveniles provenientes de bulbilos para cuantificar su reclutamiento.

Con respecto al crecimiento y supervivencia de las plántulas de *F. parmentieri* que se introdujeron al campo, nos interesaba conocer en qué tipo de micrositos se da la mayor supervivencia y la mayor tasa de crecimiento. La mayor supervivencia de las plántulas se dio en los sitios de suelo profundo y en sombra (PS), con cerca del 100 %, mientras que en los sitios rocosos y expuestos (RE) fue muy baja (ca. 10 %). Las plántulas de los micrositos RE probablemente presentan una mayor vulnerabilidad a las condiciones ambientales, tales como los cambios bruscos de temperatura o el estrés hídrico, así como al efecto negativo de algunas interacciones bióticas, como la herbivoría por conejos. En contraste, los micrositos PS se encuentran menos visibles a los depredadores y menos expuestos a condiciones ambientales estresantes. La supervivencia de las plántulas sufrió un fuerte decremento particularmente durante los últimos meses de la temporada de secas (febrero y marzo), con excepción del micrositio PS, el cual presentó una mayor supervivencia todo el año. Esto sugiere nuevamente que en este micrositio las condiciones ambientales fueron más benéficas, probablemente porque tanto la sombra como el suelo profundo lograron conservar la humedad.

Por otro lado, el crecimiento de las plántulas fue más rápido en los micrositos RE y en los PS, y más lento en los RS y PE. Estos resultados son contradictorios, ya que ambos micrositos son totalmente contrastantes, tanto en su profundidad de suelo, como en sus niveles de radiación lumínica. Por otro lado, si la tasa de crecimiento fuera congruente con las condiciones de mayor

supervivencia, se esperaría que las plántulas de los micrositios rocosos hubieran mostrado una mayor tasa de crecimiento que las introducidas a suelo profundo, pues 13 de las 16 plántulas sobrevivientes al final del año de observación (provenientes del experimento de germinación – ver sección anterior) se encontraban en micrositios RE. Este fenómeno parece indicar la existencia de un conflicto semilla-plántula, pues las condiciones que favorecen la germinación de las semillas son diferentes de las que favorecen la supervivencia o el crecimiento de las plántulas (Schupp, 1995). Con respecto a los bulbilos, al igual que con las plántulas se observó una mayor tasa de crecimiento en los micrositios sombreados y con suelo profundo (PS). Los bulbilos de los micrositios sombreados y con suelo rocoso (RS) también presentaron una alta tasa de crecimiento. La mayor tasa de crecimiento observada en sitios sombreados pudo deberse a que estaban relativamente protegidos de la acción de los depredadores en comparación con los micrositios expuestos, ya que los bulbilos de los micrositios PS estaban bajo la protección de pastos amacollados y los del micrositio RS debajo de un pino que los fue cubriendo con su hojarasca; en estos bulbilos se observaron pocas señales de la actividad de herbívoros. En contraste, los bulbilos de los micrositios expuestos se encontraron en repetidas ocasiones con señales de haber sido consumidos por conejos, o algún otro herbívoro grande. En *Agave macroacantha* se ha visto que las plántulas colocadas lejos de plantas nodrizas no sobreviven, aunque en este caso se debe más a las condiciones estresantes del ambiente que a la herbivoría (Arizaga y Ezcurra, 2002).

El decremento de tamaño que sufrieron los bulbilos a lo largo de la temporada de sequía se debió principalmente a la intensa herbivoría por conejos, los cuales parecen ser sus principales depredadores, dada la gran cantidad de excretas de conejo que se encontraron en esta zona. Los conejos han sido reportados como uno de los principales depredadores de una gran cantidad de plántulas y semillas, principalmente de plantas herbáceas, por lo que se ha propuesto que actúan como determinantes de la estructura de la vegetación (Tiver y Andrew, 1997; Edwards y Crawley, 1999; Holl y Quiros-Nietzen, 1999). En nuestro sitio de estudio, los conejos parecen haber sido los responsables del desenterramiento de un gran número de bulbilos durante la primera semana después de su introducción, como se comentó en los Métodos. Por esta razón, si se introdujeran bulbilos de *F. parmentieri* como parte de programas de repoblación o restauración ecológica en sitios en los que las poblaciones de conejos son abundantes, sería conveniente proteger a los bulbilos con una cerca, por lo menos durante los primeros meses, hasta que sus raíces logren afianzarse bien al terreno. El decrecimiento observado en el tamaño de los bulbilos desde que se

sembraron hasta el momento de la última observación, 12 meses después, sugiere que podrían permanecer mucho tiempo, quizá años, con una talla relativamente pequeña, creciendo poco o incluso decreciendo, hasta que la presencia de condiciones favorables les permita crecer lo suficiente como para contrarrestar el efecto dañino de los herbívoros.

Por otro lado, en lo que concierne a los infantiles que se siguieron a través del tiempo, se observó que mostraron un tamaño similar en los cuatro diferentes micrositios. Aparentemente, una vez que las plantas de *F. parmentieri* alcanzan un cierto tamaño, se ven poco afectadas por el medio abiótico y dejan de ser consumidas por los herbívoros; a nivel externo, se aprecia que las hojas se vuelven más coriáceas y probablemente sean menos digeribles para los herbívoros conforme las plantas aumentan de tamaño. Por otro lado, si los herbívoros son de tamaño pequeño, tal vez no alcancen a consumir las hojas de individuos de mayor tamaño. Sería necesario hacer un estudio sobre el comportamiento de forrajeo de los conejos y un análisis de anatomía de las hojas de esta agavácea con el objeto de comprobar estas hipótesis.

Con respecto a la categorización microambiental que se llevó a cabo en los dos sitios de estudio para dar seguimiento a los infantiles, cabe aclarar que ambos factores experimentales (profundidad de suelo y nivel de radiación lumínica) se dividieron de forma distinta en cada localidad para poder representar a los cuatro microambientes considerados. Debido a que los infantiles ya se encontraban establecidos en estas áreas de forma natural, no fue posible estandarizarlos en términos de sus parámetros ambientales. Sin embargo, esta categorización microambiental arbitraria arrojó resultados interesantes. En primer lugar, en el volcán Pelado se encontraron pocos infantiles establecidos en sitios con suelo profundo. Es posible que en este sitio no haya mucha disponibilidad de microambientes con suelo profundo, o que el establecimiento en ellos represente algún tipo de desventaja para las plantas. El volcán Xitle, en cambio, está constituido por arenales, lo cual puede constatarse en el mayor intervalo de profundidad de suelo que se encontró. En cuanto a la categorización de la radiación lumínica, se observó que no hubo valores elevados en el volcán Xitle, pues es un bosque más denso que el del Pelado y la mayor parte de los infantiles en el área de muestreo se encontraban debajo de encinos o madroños. El volcán Pelado, en cambio, presenta sitios más abiertos, por lo que fue posible obtener suficientes infantiles como para dividir a los micrositios a lo largo de un mayor intervalo de radiación lumínica. En general, se observó que los infantiles del volcán Xitle crecieron más rápido que los

del volcán Pelado, lo cual se debió a que los del volcán Pelado fueron mucho más depredados que los del Xitle.

Para terminar esta sección, vale la pena rescatar el hecho de que los resultados de las semillas, plántulas y bulbilos del volcán Pelado mostraron un conflicto, en el sentido de que las diferentes fases del ciclo de vida se ven favorecidas por distintos microambientes. Sin embargo, dicho conflicto no parece trascender a largo plazo, ya que la selección del hábitat, a fin de cuentas, depende de que los beneficios de establecerse ahí sean mayores que los costos (Schupp, 1995). Así, en este sitio se observó que las semillas de *F. parmentieri* germinan mejor en los micrositos de suelo rocoso y expuesto, las plántulas y los bulbilos sobreviven en mayor proporción en los suelos profundos y bajo sombra, probablemente porque son menos aparentes a sus depredadores, mientras que los infantiles por su parte, muestran un comportamiento similar en todos los micrositos. Así, es probable que aquellos individuos que lleguen a sitios rocosos y expuestos y que sobrevivan sus primeras fases de vida, se encuentren en mejores condiciones para completar su ciclo de vida en comparación con aquéllos que llegan a sitios profundos y sombreados. A fin de cuentas, esto puede explicar por qué esta especie ocupa típicamente zonas rocosas y expuestas.

4.2 Demografía

La densidad poblacional de *Furcraea parmentieri* fue diferente en ambos volcanes, siendo el del volcán Pelado el que tuvo una mayor densidad. Este sitio se caracteriza por presentar parches de roca volcánica en los que se establecen las colonias de *F. parmentieri* en densidades muy altas, debido posiblemente a la limitada dispersión que tienen los propágulos, ya que estos parecen ser dispersados sólo por gravedad (en el caso de los bulbilos) y por la acción del viento (en el caso de las semillas). El sitio del volcán Xitle, en cambio, se encuentra en una pendiente muy pronunciada (cerca al 45°), por lo que la dispersión puede determinar que forme poblaciones menos densas. Otra causa posible de la baja densidad de plantas en este sitio es la pérdida de suelo por erosión, pues varias de las plantas incluidas en la muestra que utilizamos para construir la matriz de proyección poblacional se perdieron así.

Comparando la densidad de *F. parmentieri* con las de otras especies emparentadas, puede mencionarse que las poblaciones de la especie rara *Agave victoriae-reginae* tienen una alta densidad, de 47 individuos/100 m² (Martínez-Palacios, 1998); *A. lechuguilla* y *A. garcía-mendozae*, por su parte, se encuentra en densidades todavía más elevadas, de 204 y 260 rosetas/100 m² (Silva-

Montellano y Eguiarte, 2003; González, en prep., respectivamente). La nolinácea *Beaucarnea gracilis*, planta con una arquitectura parecida a la de *F. parmentieri* pero que habita en ambientes xéricos, presenta densidades muy bajas, de 0.167 individuos/100 m² sobre terrenos planos, y de 0.4 a 0.5 en colinas y pendientes (Cardel *et al.*, 1997). Por otro lado, *Senecio keniodendron* (Asteraceae), que también es una planta morfológica y arquitecturalmente similar a *Furcraea parmentieri* (i. e. presenta un tronco, es de crecimiento monopodial y produce rosetas semélparas), y que habita también en ambientes templados en el monte Kenya, presenta densidades similares a las de *F. parmentieri*, de 1 a 10 plantas en 100 m² (Smith y Young, 1994).

Tabla 4.1 Densidad poblacional de especies de la familia Agavaceae y familias relacionadas, reportada en individuos en 100 m².

Especie	Densidad	Localidad	Referencia
<i>Furcraea parmentieri</i>	14.43	Volcán Pelado	
“	4.96	Volcán Xitle	
<i>Agave victoria-reginae</i>	47		Martínez-Palacios, 1998
<i>A. lechuguilla</i>	204		Silva-Montellano y Eguiarte, 2003
<i>A. garcia-mendozae</i>	260		González (en prep)
<i>Beaucarnea gracilis</i>	0.167	Sitios planos	Cardel <i>et al.</i> , 1997
“	0.04-0.05	Colinas y pendientes	
<i>Senecio keniodendron</i>	1-10		Smith y Young, 1994

La estructura poblacional de *Furcraea parmentieri* tuvo muchas similitudes en los tres sitios de estudio y difirió de la estructura de muchas otras poblaciones vegetales en las cuales el número de individuos disminuye conforme aumenta su tamaño o su edad. La estructura poblacional de *F. parmentieri* presentó un gran número de individuos en las categorías iniciales y en medianas y grandes, pero pocas juveniles y pequeñas. Este tipo de estructura poblacional se puede deber a un evento de floración masiva ocurrido hace varios años, a partir del cual hubo un evento masivo de establecimiento del que surgieron las plantas que ahora están en esas categorías de tamaño. El comportamiento reproductivo de *F. parmentieri* presenta este tipo de floración masiva eventual, lo cual explica la estructura actual de las poblaciones estudiadas y el parecido entre ellas.

Con los datos utilizados para la construcción de la matriz de proyección poblacional del año de estudio (2006-2007) se calcularon tasas de crecimiento individual promedio por categoría y se

hizo una estimación aproximada de las edades. *Furcraea parmentieri* se reproduce a partir de la categoría juveniles (entre 50 cm y 1 m de altura), cuya edad se estimó entre 49 y 56 años. Esta categoría se designó como reproductiva debido a la presencia de un solo individuo juvenil que se reprodujo en el área de muestreo del volcán Xitle. Por otro lado, no se observaron individuos reproductivos de la categoría pequeñas en las parcelas de muestreo, pero sí en sitios aledaños a las mismas. De esta forma, la mayoría de los individuos que se reprodujeron fueron los de las categorías medianas, grandes y magnas. Los individuos de la categoría medianas deben haber vivido alrededor de 60 años, mientras que los individuos de mayor tamaño que se encontraron en las poblaciones (ca. 6 m de altura), quizá tengan alrededor de 90 años de edad. Otras especies leñosas y semélparas características de los páramos de altura, como *Lobelia telekii* (Campanulaceae) en el Monte Kenya, florecen y mueren entre los 40 y 70 años de edad (Young, 1994); *Argyroxiphium sandwicense* (Asteraceae) por su parte, florece entre los 21 y 55 años (Rundel y Witter, 1994); y *Lobelia keniensis* entre los 30 y 70 años (Young, 1994). Las rosetas de esta última, además, producen una nueva roseta después de florecer, por lo cual Young (1994) cree que los genets de estas plantas pueden vivir de 300 a 400 años. La mayoría de los individuos de *Furcraea parmentieri* producen una sola roseta, que al florecer muere, pero excepcionalmente algunos de ellos llegan a presentar más rosetas (ca. cinco), las cuales se desarrollan desde la base del tallo de alguna planta, probablemente debido a que algún evento favorece la activación de los meristemos laterales, por lo cual es probable que algunos de estos individuos vivan más de 150 años.

La estimación de la edad a través del cálculo de las tasas de crecimiento individual en plantas de lento crecimiento y larga vida presenta serias dificultades, debido a que el crecimiento rara vez es lineal a través del tiempo, y algunos individuos pueden permanecer del mismo tamaño durante mucho tiempo (Smith y Young, 1994). Este último fenómeno ocurre en *Furcraea parmentieri*, así como en *Senecio keniodendron*, *S. brassica* (Asteraceae) y *Espeletia schultzi* (Campanulaceae), siendo todas estas plantas semélparas de larga vida y lento crecimiento. Dada la tasa de crecimiento individual de *F. parmentieri* (que por cierto, se calculó para cada clase de tamaño de manera independiente, asumiendo que cambia con el tamaño del individuo), es probable que la mayoría de los infantiles y juveniles que se observaron en las poblaciones de este estudio tengan alrededor de 10 años de edad, por lo que posiblemente provengan de la floración masiva

ocurrida en el año 1996, la cual está ampliamente documentada por Abisaí García-Mendoza, en los ejemplares del Herbario Nacional (MEXU).

El elevado número de individuos de las categorías medianas y grandes puede explicarse por la alta probabilidad de supervivencia que tienen estas plantas una vez alcanzado cierto tamaño, y probablemente este tipo de individuos provenga de diferentes eventos de floración masiva, ocurridos hace unos 60 a 100 años. Así, las poblaciones de *Furcraea parmentieri* presentan generaciones traslapadas, coexistiendo en cada población individuos que probablemente se han establecido a partir de diferentes eventos de floración masiva, en contraste con lo que ocurre en *Senecio keniondendron*, que también es semélpara y que presenta parches o subpoblaciones de individuos de un mismo tamaño, todos aparentemente de la misma edad (Smith y Young, 1994).

Por otro lado, fue notorio que la mayor parte de los individuos que se reprodujeron en las dos poblaciones de estudio fueron los de mayor talla, debido posiblemente a que las plantas más grandes tienen una mayor cantidad de recursos para asignar a la reproducción. De hecho, la correlación positiva entre el tamaño de la planta y el tamaño de la inflorescencia lo sugiere. Este fenómeno también ha sido reportado en diferentes familias de plantas (Silva *et al.*, 1991; Horvitz y Schemske, 1995). En *Argyroxiphium sandwicense*, que es una planta semélpara arrosada, también se presenta una correlación entre el tamaño de la inflorescencia y el diámetro de la roseta, siendo los individuos más grandes los que producen las mayores inflorescencias (Rundell y Witter, 1994). *Lobelia telekii* también presenta un mayor número de semillas conforme aumenta el tamaño de la inflorescencia (Young, 1990).

Con respecto a los resultados de las matrices de proyección poblacional, es importante comentar que la matriz del año de estudio (2006-2007) presentó una λ menor a la unidad, por lo que si este estudio se hubiera limitado sólo a ese año, se concluiría que la población se encuentra decreciendo. Sin embargo, a través de la estimación e incorporación de las otras dos matrices anuales y de las matrices periódicas, se observó que la población tiene el potencial de crecer en cualquiera de los escenarios considerados. Las matrices periódicas son una herramienta muy útil porque incorporan variación temporal interanual (Vavrek *et al.*, 1997; Golubov *et al.*, 1999; Mandujano *et al.* 2001). Gracias a esta herramienta, es posible incluir el hecho de que las tasas vitales cambian cada año, y que la manera en la que cambian es característica y distintiva para cada fase del ciclo de vida (Bierzychudek, 1982; Horvitz y Schemske, 1995; Lesica y Shelly, 1995; Golubov *et al.*, 1999; Mandujano *et al.*, 2001).

Al comparar cada una de las estructuras estable de estadios (w) de las matrices anuales, así como las w promedio de las matrices periódicas, contra la estructura poblacional observada en 2006, se encontró que ninguna fue igual a la observada, lo cual no es de extrañarse ya que la estructura estable de estadios asume que el crecimiento, fecundidad, permanencia y mortalidad son invariantes en el tiempo, lo cual en la realidad es poco probable que ocurra (Bierzychudek, 1982).

Las elasticidades de las tres matrices periódicas (que difieren entre ellas por el número de años entre eventos reproductivos) mostraron que la permanencia es el proceso demográfico más importante, seguida por el crecimiento y por último por la fecundidad, tal como se ha reportado para diversas especies de plantas leñosas de larga vida (Piñero *et al.*, 1984; Silva *et al.*, 1991; Silvertown *et al.*, 1993; Olmsted y Álvarez-Buylla, 1995; Golubov *et al.*, 1999). Silvertown *et al.* (1993) mostraron, en una comparación entre 21 especies de plantas leñosas y 45 herbáceas, que para las primeras la supervivencia es un fenómeno que contribuye en mayor medida a λ en comparación con la fecundidad, pues la mayoría de ellas son plantas de larga vida y de lento crecimiento y su permanencia en las poblaciones contribuye a mantenerlas. Por supuesto, para todas las plantas también es importante la fecundidad, pues es la vía que permite la entrada de nuevos individuos a las poblaciones. En *F. parmentieri* la renovación de las poblaciones puede ocurrir por dos vías: la sexual (vía plántulas) y la vegetativa (vía bulbilos). De acuerdo con los datos que se utilizaron para la construcción de la matriz de proyección poblacional del año de estudio, el 99.42 % de los individuos nuevos que se establecen provienen de la reproducción sexual, mientras que sólo el 0.58 % proviene del establecimiento de bulbilos. Estos datos probablemente sobreestimen la reproducción sexual y subestimen la propagación vegetativa, pues los valores del número de frutos y bulbilos por infrutescencia que utilizamos se obtuvieron de un número reducido de plantas y quizá con un sesgo hacia aquellas que tenían más frutos que bulbilos (García-Mendoza, 2001, reporta que en otras especies de *Furcraea* hay infrutescencias que tienen cerca de 10,000 bulbilos).

En la figura 4.1 se presenta una simulación de la contribución porcentual de la reproducción sexual y la propagación vegetativa entre los nuevos reclutas si se modificara el número promedio de bulbilos que presenta una inflorescencia. El primer valor (83 bulbilos por infrutescencia) fue el que se utilizó para calcular la contribución de la propagación vegetativa en las matrices que se presentaron en los Resultados. Nótese además, que estos porcentajes cambiarían si la fecundidad real por la vía sexual fuera más baja que la estimada, o si la probabilidad de los bulbilos de

establecerse y sobrevivir más de un año fuera mayor de 0.05 (que fue el valor que se asignó para el cálculo de la propagación vegetativa - ver Métodos).

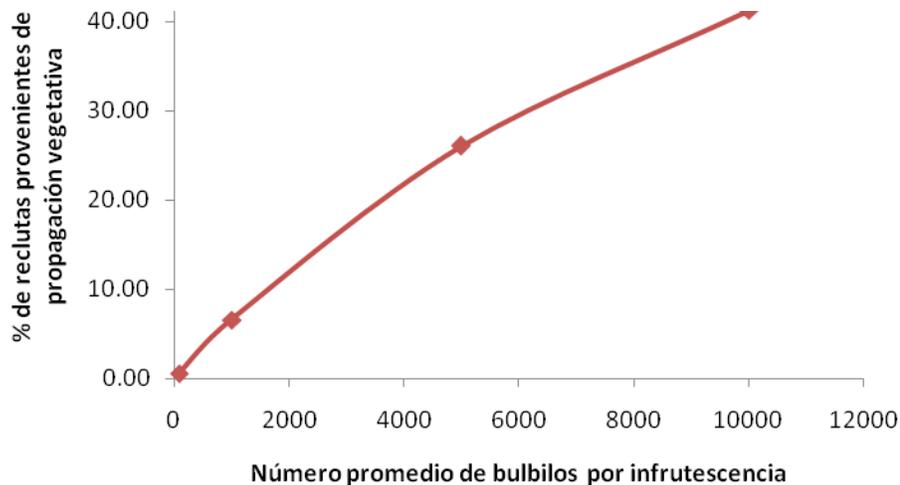


Figura 4.1 Porcentaje de reclutas de *F. parmentieri* que provendrían de propagación vegetativa con diferente número de bulbilos por infrutescencia.

Con las proyecciones de las diferentes tasas de crecimiento poblacional (λ) periódicas se puede concluir que la población de *F. parmentieri* tiene el potencial de crecer bajo esas condiciones. Sin embargo, existe una gran diferencia entre estos escenarios si el tamaño poblacional se proyecta a largo plazo. La proyección con reproducción cada 5 años es la que favorecería un incremento más rápido del tamaño poblacional. En especies que habitan en páramos de altura como *Senecio keniodendron* (Asteraceae) las floraciones masivas ocurren en intervalos de cada 5 años, o más, mientras que *Espeletia timotensis* (Asteraceae) florece masivamente cada 4 años aproximadamente (Smith, 1981 en Smith y Young 1994).

Cabe preguntarse cuál de los escenarios considerados (floración cada 5, 10 y 15 años) es el más aproximado a la realidad para *Furcraea parmentieri*. Es difícil precisar cada cuanto ocurren los eventos masivos de reproducción en esta especie ya que no se cuenta con un seguimiento preciso de los años en los que ha florecido, además de que no se conocen las condiciones ambientales que disparan la floración. Rundel y Witter (1994) buscaron una correlación entre las floraciones masivas de *Argyroxiphium sandwicense* y la precipitación y no la encontraron, aunque estos autores sugieren que los eventos de floración masiva podrían estar asociados a un periodo de humedad constante, seguido por uno de sequía. García-Mendoza (2001) sugiere que las

poblaciones de *Furcraea parmentieri* presentan floraciones masivas relacionadas con la temperatura, el fotoperiodo y las lluvias abundantes. Por otro lado, la presencia de ejemplares de *F. parmentieri* con flores en las colecciones de herbario y el análisis de las fechas de colecta sugiere que la periodicidad probable de la reproducción debe ser de alrededor de cada 10 años.

Las matrices periódicas son una herramienta que se ha subutilizado, ya que los estudios que las aplican se han limitado a comparar diversos tipos de modelos matriciales (i. e. matrices anuales, promedio, periódicas y/o simulaciones estocásticas), para conocer cuáles de las λ son más útiles o realistas para explicar el comportamiento demográfico a largo plazo (Golubov *et al.*, 1999; Mandujano *et al.*, 2001; Mondragón *et al.*, 2004; Santini, 2007). Mondragón *et al.* (2004) mencionan que el modelo más eficiente para la especie que ellos analizaron (*Tillandsia brachycaulos*) es el de las simulaciones estocásticas, ya que se puede conocer qué frecuencia de tipos de años favorecerían el incremento poblacional. Por otro lado, el presente trabajo utilizó matrices periódicas para poder incorporar un evento cíclico como es la reproducción masiva de *Furcraea parmentieri*, lo cual hace evidente la utilidad de las matrices periódicas para sistemas en los que se presenta este tipo de comportamiento. Así, a pesar de que las poblaciones de *F. parmentieri* no se reprodujeran estrictamente con la regularidad aquí modelada (i.e., cada 5, cada 10 o cada 15 años), la reproducción masiva si es un evento que ocurre cíclicamente, como se vio con el análisis de los ejemplares de herbario. Así, la modelación del comportamiento poblacional con esta herramienta es de gran importancia, porque logra incorporar en la proyección numérica de la población esta importante característica de la biología de *F. parmentieri*. Obviamente hace falta llevar a cabo una investigación a mayor profundidad de las tasas vitales que caracterizan a cada uno de los tipos de años, pues en este estudio solamente una de las tres matrices anuales consideradas fue obtenida a partir de observaciones de campo.

4. 3. ¿Qué nos enseña *Furcraea parmentieri* sobre la evolución de la semelparidad?

En los organismos semélparos el esfuerzo reproductivo es de tal magnitud que produce inevitablemente la muerte del organismo entero. En contraste, en los organismos iteróparos se presentan múltiples eventos reproductivos a los cuales el organismo reproductivo sobrevive, contribuyendo a la permanencia de la población tanto con su propia presencia como con su descendencia (generalmente más modesta en número que la de los organismos semélparos) (Young y Augspurger, 1991). Así, la semelparidad tiene la desventaja de que el organismo adulto no

sobrevive a la reproducción, pero este “sacrificio” se hace en aras de una procreación más numerosa (Ims, 1990).

Cerca de 20 familias de plantas de larga vida presentan especies semélparas (Young, 1990; Young y Augspurger, 1991), entre las que se encuentra la familia Agavaceae, con los géneros *Agave*, *Furcraea* y *Hesperoyucca* (Rocha *et al.*, 2006). En esta familia la semelparidad parece haber surgido de forma independiente para cada uno de estos géneros, lo cual llama la atención, ya que es una familia de relativamente pocas especies (Eguiarte *et al.*, 2000).

Eguiarte *et al.* (2000) mencionan que la evolución de la semelparidad en la familia Agavaceae no parece haber estado determinada por presiones de selección por parte de los polinizadores, como indica el modelo del esfuerzo reproductivo, que sugiere que la producción de inflorescencias más grandes se favorece porque son más llamativas y por lo tanto pueden ser polinizadas en mayor proporción y con mayor éxito, para producir un número de semillas fértiles mucho mayor que el de inflorescencias de menor tamaño (Schaffer, 1974; Young, 1990).

Eguiarte *et al.* (2000) mencionan que la propagación asexual, a través de la producción de bulbilos, convierte a las plantas de *Furcraea* en la práctica en plantas iteróparas. Así, la supervivencia de un genet que es exitoso en ese ambiente se asegura, por lo que aunque el ramet sea semélparo, el genet es iteróparo (Arizaga y Ezcurra, 1995). Arizaga y Ezcurra (1995) mencionan que uno de los principales riesgos demográficos en la historia de vida de plantas semélparas de larga vida es la amenaza de fallar totalmente en la reproducción sexual como consecuencia de eventos ambientales aleatorios y esto lo resuelven al producir propágulos vegetativos. Debido a que las poblaciones de *Furcraea parmentieri* se reproducen en forma masiva, es probable que estas respondan a alguna variable ambiental que produzca que estos eventos ambientales aleatorios no afecten a la población, ya que durante años malos no se reproduzca y en los adecuados si lo haga. Sin embargo, es necesario hacer un estudio en el que se relacione los años reportados con floración masiva con datos de precipitación, temperatura o eventos periódicos (como manchas solares, por ejemplo), para poder determinar con certeza la causa de estos eventos.

¿En qué medida la semelparidad de *F. parmentieri* es producto solamente del arrastre filogenético (por su origen ancestral) y en qué medida representa una adaptación actual al medio ambiente en el que habita? Esta pregunta se queda aun sin respuesta, pues requiere de estudios más profundos a nivel comparativo y filogenético.

Por otro lado, *Furcraea parmentieri* no sólo tiene una historia de vida semélpara, sino que además la reproducción se da a través de eventos masivos (“mast seeding”), en la que muchos individuos se reproducen simultáneamente en varias poblaciones, a lo que sigue una serie de años prácticamente sin reproducción (Janzen, 1976). Las presiones de selección que han favorecido este tipo de comportamiento probablemente son diferentes de las que han favorecido la semelparidad. Pero ambas llevan a la presencia simultánea de una gran cantidad de propágulos y/o nuevos reclutas en las poblaciones. Si acaso los disparadores ambientales de la floración (que es masiva tanto a nivel individual – debido a la semelparidad – como a nivel poblacional – por el comportamiento de *mast seeding*) están asociados a la ocurrencia de periodos benignos para el establecimiento de plántulas, las ventajas demográficas asociadas a ambos comportamientos reproductivos serían más claras. Este tipo de comportamiento es el que se presenta en el bambú, precisamente, que ha despertado todo tipo de teorías sobre las presiones de selección que favorecen la ocurrencia de eventos tan masivos de reclutamiento (Janzen, 1976; Keely y Bond, 1999).

4. 4. Implicaciones para la conservación

Dadas las características de historia de vida de *F. parmentieri*, así como su dinámica poblacional en los dos sitios de estudio (Xitle y Pelado), se observa que esta especie no presenta problemas demográficos intrínsecos para su permanencia, pues sus números poblacionales son relativamente altos y de acuerdo con su tasa finita de crecimiento la población se puede mantener en crecimiento. Por estos motivos parecería que su estado de conservación es sano. Sin embargo, a pesar de que esta especie sea muy exitosa en los ambientes en los que se distribuye, sus poblaciones se encuentran amenazadas por el incremento poblacional humano desmedido que se da a lo largo de todo el Eje Neovolcánico Transversal, que constituye su única área de distribución. Esta explosión demográfica desmedida podría ocasionar que se perdieran las poblaciones de esta especie, dada su cercanía a las manchas urbanas. Por esto, a pesar de que sus poblaciones se mantengan creciendo, creemos que es necesario fomentar que las áreas en las que se distribuye se mantengan bien conservadas, pues esta especie amenazada presenta características únicas en su ciclo de vida, además de que no conocemos plenamente su papel en el ecosistema biológico (aunque de manera preliminar se puede pensar que es la fuente de manutención eventual para algunos gremios de polinizadores).

Por otro lado, debido a que *Furcraea parmentieri* presenta una alta germinación de semillas, así como una gran capacidad de colonización por medio de bulbilos y elevadas tasas de supervivencias de sus fases tempranas (aún con la depredación y los cambios ambientales que éstas sufren), creemos que esta especie fácilmente puede ser utilizada en acciones de restauración ecológica, principalmente en zonas templadas a lo largo del Eje Neovolcánico Transversal, en altitudes entre los 2,300 m y los 3,500 m, en sitios rocosos y con poca cobertura vegetal. Una vez estableciendo poblaciones de esta especie, su presencia puede ayudar a retener y generar suelo, generar materia orgánica, cambiar las condiciones microambientales inmediatas al producir sombra, y ofrecer alimento, refugio y sitios de encuentro de una gran variedad de organismos (como aves, conejos, lagartijas y una gran variedad de insectos).

5. Conclusiones

Las principales conclusiones de este trabajo son las siguientes:

1. Las semillas de *Furcraea parmentieri* presentan los mayores porcentajes de germinación unos cuantos meses después de ser dispersadas, y van perdiendo su viabilidad con el paso del tiempo.
2. De las semillas introducidas al campo, sólo emergieron el 40 % en forma de plántulas. De éstas, sólo el 14 % sobrevivió al cabo de un año.
3. El micrositio en el que las plántulas sobrevivieron en mayor proporción fue el de suelo profundo y en sombra. En contraste, se dio un mayor crecimiento en los micrositios de suelo profundo y en sombra, y suelo rocoso y expuesto.
4. Los bulbilos tuvieron un mayor crecimiento en el micrositio de suelo profundo y en sombra.
5. La estructura poblacional de las poblaciones estudiadas de *F. parmentieri* se caracterizó por tener un alto número de individuos de las categorías Infantiles 1 y 2, Medianas y Grandes.
6. Los individuos de *F. parmentieri* se reproducen a una edad estimada de entre 50 y 90 años.
7. Según las estimaciones incorporadas en los modelos demográficos de este trabajo, el 99 % de los reclutas provienen de reproducción sexual, mientras que sólo el 1 % proviene de propagación vegetativa (establecimiento de bulbilos).
8. La dinámica poblacional de *F. parmentieri* se caracteriza por presentar períodos anuales con tres diferentes comportamientos demográficos: años no reproductivos, años reproductivos y años de establecimiento. El crecimiento poblacional más dinámico se presenta fundamentalmente en los años de establecimiento.
9. Los resultados de las matrices periódicas sugieren que la población de *F. parmentieri* muestra una tendencia hacia el crecimiento. Este crecimiento será más dinámico mientras los años de reproducción masiva sean más frecuentes.
10. Las matrices periódicas son una herramienta de gran utilidad para modelar el comportamiento de poblaciones que presentan eventos de reproducción cíclicos.
11. El mayor riesgo para esta especie radica en la transformación y degradación acelerada de su hábitat por efectos antropogénicos

Anexo I

Figura 7.1. Correlación entre la altura de la planta y la altura de la inflorescencia en 10 individuos de *Furcraea parmentieri*.

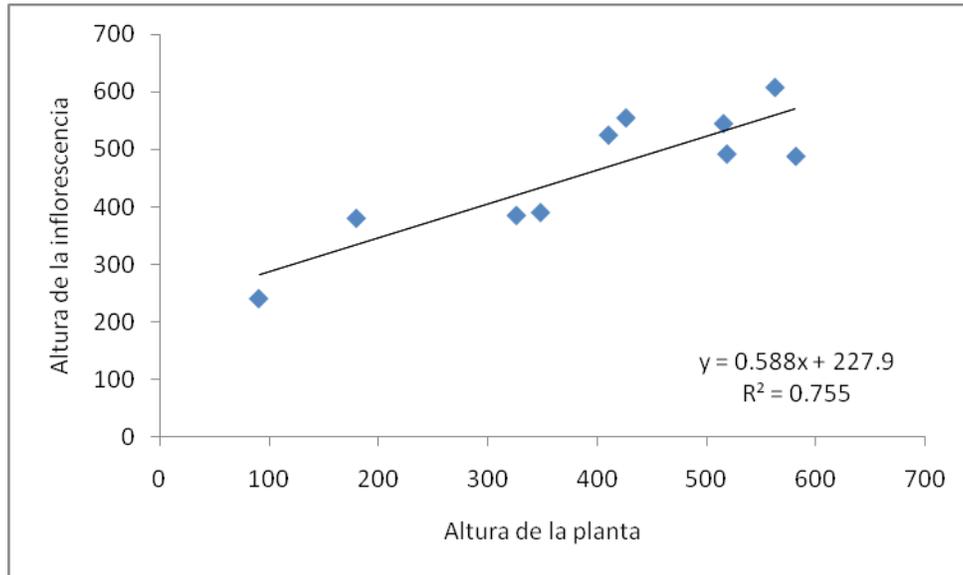


Tabla 7.1. Número de frutos promedio por categoría, en 27 inflorescencias.

Categoría	Promedio \pm desv. est.	N
Jv	61.2 \pm 40.4	5
Pq	71.3 \pm 27.7	6
Md	84.1 \pm 80.0	12
Gr	126.2 \pm 96.4	4

- Anexo II

- Tabla 1: Matrices de sensibilidad de cada fase $S^{(h)}_B$, de sensibilidad de cada ciclo $S^{(h)}_A$, y de elasticidad $e_{ij}^{(h)}$, para el ciclo de 5 años.

		$S^{(NR1)}_A$								$S^{(NR1)}_B$								$E^{(NR1)}$													
		Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg						
Pl		0.229	0.063	0.009	0.006	0.002	0.002	0.001	0.000	Pl		0.363	0.124	0.017	0.010	0.003	0.003	0.002	0.000	Pl		0.225	0.150	0.004	0.000	0.000	0.001	0.001	0.001	0.001	0.000
I1		0.576	0.159	0.023	0.016	0.005	0.005	0.003	0.001	I1		0.913	0.311	0.043	0.025	0.008	0.007	0.005	0.001	I1		0.042	0.150	0.004	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
I2		2.765	0.762	0.112	0.075	0.023	0.022	0.016	0.003	I2		4.379	1.493	0.204	0.122	0.037	0.036	0.026	0.005	I2		0.042	0.067	0.067	0.004						
Jv		6.115	1.684	0.247	0.167	0.051	0.049	0.036	0.007	Jv		9.686	3.303	0.452	0.269	0.082	0.079	0.058	0.011	Jv			0.051	0.116							
Pq		9.613	2.648	0.388	0.262	0.081	0.077	0.057	0.011	Pq		15.226	5.192	0.710	0.423	0.128	0.123	0.091	0.018	Pq				0.029	0.050	0.002					
Md		13.303	3.664	0.537	0.362	0.112	0.106	0.079	0.016	Md		21.071	7.185	0.983	0.585	0.178	0.171	0.127	0.025	Md				0.007	0.024	0.076					
Gr		17.865	4.921	0.721	0.486	0.150	0.142	0.106	0.021	Gr		28.297	9.649	1.320	0.786	0.238	0.229	0.170	0.033	Gr						0.020		0.087			
Mg		34.588	9.527	1.396	0.942	0.290	0.276	0.205	0.041	Mg		54.784	18.681	2.555	1.521	0.462	0.444	0.329	0.064	Mg								0.008	0.035		

		$S^{(NR2)}_A$								$S^{(NR2)}_B$								$E^{(NR2)}$													
		Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg						
Pl		0.004	0.141	0.008	0.006	0.002	0.002	0.001	0.000	Pl		0.007	0.242	0.015	0.010	0.003	0.003	0.002	0.000	Pl		0.004	0.294	0.003	0.000	0.000	0.001	0.001	0.001	0.001	0.000
I1		0.011	0.356	0.020	0.015	0.005	0.005	0.003	0.001	I1		0.018	0.611	0.038	0.025	0.008	0.007	0.006	0.001	I1		0.084	0.084	0.061	0.004						
I2		0.055	1.759	0.100	0.075	0.024	0.023	0.017	0.004	I2		0.088	3.019	0.187	0.126	0.039	0.037	0.027	0.006	I2		0.084	0.061	0.061	0.004						
Jv		0.123	3.967	0.226	0.169	0.055	0.052	0.039	0.008	Jv		0.198	6.811	0.423	0.284	0.088	0.083	0.062	0.013	Jv			0.048	0.122							
Pq		0.196	6.306	0.360	0.269	0.087	0.083	0.061	0.013	Pq		0.315	10.825	0.672	0.451	0.139	0.133	0.098	0.020	Pq				0.031	0.054	0.002					
Md		0.274	8.804	0.503	0.376	0.122	0.115	0.086	0.018	Md		0.440	15.114	0.938	0.630	0.195	0.185	0.137	0.028	Md				0.007	0.027	0.082					
Gr		0.378	12.149	0.694	0.518	0.168	0.159	0.118	0.025	Gr		0.607	20.857	1.295	0.869	0.269	0.255	0.189	0.039	Gr						0.022		0.097			
Mg		0.750	24.099	1.376	1.028	0.333	0.315	0.234	0.050	Mg		1.205	41.373	2.568	1.723	0.533	0.506	0.376	0.078	Mg								0.009	0.042		

		$S^{(NR3)}_A$								$S^{(NR3)}_B$								$E^{(NR3)}$													
		Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg						
Pl		0.004	0.112	0.011	0.006	0.002	0.002	0.001	0.000	Pl		0.007	0.192	0.019	0.010	0.003	0.003	0.002	0.000	Pl		0.004	0.233	0.004	0.000	0.000	0.001	0.001	0.001	0.001	0.000
I1		0.011	0.283	0.028	0.014	0.005	0.005	0.003	0.001	I1		0.018	0.485	0.049	0.025	0.008	0.008	0.006	0.001	I1		0.068	0.068	0.080	0.004						
I2		0.055	1.426	0.139	0.072	0.025	0.024	0.018	0.004	I2		0.090	2.448	0.246	0.124	0.040	0.038	0.028	0.006	I2		0.068	0.080	0.080	0.004						
Jv		0.129	3.319	0.323	0.167	0.057	0.055	0.041	0.009	Jv		0.211	5.696	0.573	0.288	0.093	0.089	0.066	0.014	Jv			0.065	0.124							
Pq		0.207	5.339	0.520	0.269	0.092	0.089	0.066	0.015	Pq		0.339	9.164	0.921	0.464	0.150	0.143	0.106	0.023	Pq				0.032	0.058	0.002					
Md		0.291	7.478	0.728	0.377	0.129	0.124	0.092	0.020	Md		0.475	12.836	1.291	0.650	0.211	0.200	0.148	0.032	Md				0.008	0.029	0.089					
Gr		0.414	10.655	1.037	0.537	0.184	0.177	0.131	0.029	Gr		0.676	18.289	1.839	0.926	0.300	0.284	0.211	0.046	Gr						0.024		0.108			
Mg		0.843	21.696	2.111	1.093	0.376	0.360	0.267	0.059	Mg		1.377	37.240	3.744	1.885	0.611	0.579	0.429	0.093	Mg								0.010	0.051		

		$S^{(R)}_A$								$S^{(R)}_B$								$E^{(R)}$													
		Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg						
Pl		0.004	0.091	0.011	0.006	0.002	0.002	0.001	0.000	Pl		0.007	0.168	0.021	0.011	0.003	0.003	0.002	0.001	Pl		0.005	0.200	0.004	0.000	0.000	0.001	0.001	0.001	0.001	0.000
I1		0.011	0.227	0.028	0.015	0.005	0.005	0.004	0.001	I1		0.018	0.417	0.051	0.026	0.008	0.008	0.006	0.002	I1		0.058	0.058	0.085	0.005						
I2		0.054	1.142	0.141	0.075	0.024	0.024	0.018	0.004	I2		0.092	2.098	0.259	0.133	0.040	0.039	0.030	0.008	I2		0.058	0.085	0.085	0.005						
Jv		0.132	2.800	0.345	0.184	0.059	0.058	0.043	0.010	Jv		0.227	5.142	0.635	0.326	0.099	0.096	0.073	0.019	Jv			0.072	0.137							
Pq		0.217	4.583	0.564	0.301	0.096	0.095	0.071	0.016	Pq		0.371	8.415	1.039	0.533	0.162	0.158	0.120	0.031	Pq				0.036	0.060	0.003					
Md		0.301	6.370	0.784	0.418	0.134	0.132	0.098	0.023	Md		0.515	11.696	1.444	0.741	0.225	0.219	0.166	0.043	Md				0.008	0.029	0.092					
Gr		0.446	9.428	1.161	0.619	0.198	0.195	0.146	0.034	Gr		0.763	17.312	2.137	1.097	0.333	0.324	0.246	0.064	Gr						0.026		0.118			
Mg		0.934	19.750	2.432	1.296	0.415	0.408	0.305	0.071	Mg		1.598	36.266	4.476	2.298	0.698	0.679	0.516	0.134	Mg								0.011	0.050		

		$S^{(E)}_A$								$S^{(E)}_B$								$E^{(E)}$													
		Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg						
Pl		0.004	0.075	0.010	0.006	0.002	0.002	0.001	0.000	Pl		0.007	0.058	0.010	0.008	0.003	0.003	0.002	0.000	Pl		0.004	0.070	0.002	0.036	0.029	0.042	0.060	0.052		
I1		0.011	0.187	0.026	0.016	0.005	0.005	0.003	0.001	I1		0.018	0.145	0.024	0.021	0.008	0.007	0.005	0.001	I1		0.019	0.019	0.002	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001		
I2		0.052	0.870	0.122	0.072	0.022	0.022	0.016	0.003	I2		0.082	0.677	0.111	0.098	0.035	0.034	0.025	0.005	I2		0.019	0.036	0.036	0.003						
Jv		0.143	2.410	0.337	0.200	0.061	0.058	0.043	0.008	Jv		0.226	1.875	0.308	0.270	0.097	0.094	0.069	0.012	Jv			0.035	0.116							
Pq		0.245	4.117	0.576	0.341	0.103	0.099	0.074	0.014	Pq		0.387	3.203	0.525	0.461	0.166	0.161	0.118	0.021	Pq				0.032	0.064	0.003					
Md		0.345	5.794	0.810	0.480	0.145	0.140	0.104	0.019	Md		0.544	4.507	0.739	0.649	0.234	0.226	0.167	0.030	Md				0.008	0.032	0.100					
Gr		0.515	8.660	1.211	0.718	0.217	0.209	0.156	0.029	Gr		0.813	6.737	1.105	0.970	0.350	0.338	0.249	0.045	Gr						0.029		0.127			
Mg		1.567	26.335	3.683	2.184	0.661	0.636	0.473	0.088	Mg		2.474	20.487	3.360	2.951	1.064	1.027	0.758	0.136	Mg								0.018	0.074		

- Tabla 2: Matrices de sensibilidad de cada fase $\mathbf{S}^{(h)}_{B}$, de sensibilidad de cada ciclo $\mathbf{S}^{(h)}_{A}$, y de elasticidad $e_{ij}^{(h)}$, para el ciclo de 10 años.

$$S^{(NR1)}A$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.364	0.044	0.007	0.006	0.002	0.002	0.002	0.001
I1	0.884	0.106	0.016	0.015	0.006	0.006	0.005	0.001
I2	3.626	0.433	0.066	0.062	0.024	0.025	0.021	0.006
Jv	7.580	0.905	0.139	0.130	0.051	0.052	0.044	0.012
Pq	11.154	1.332	0.205	0.192	0.074	0.076	0.065	0.018
Md	14.702	1.756	0.270	0.253	0.098	0.100	0.085	0.023
Gr	18.322	2.188	0.336	0.315	0.122	0.125	0.106	0.029
Mg	33.151	3.959	0.608	0.570	0.221	0.225	0.192	0.053

$$S^{(NR1)}B$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.869	0.118	0.018	0.016	0.006	0.006	0.005	0.001
I1	2.108	0.286	0.044	0.039	0.014	0.014	0.012	0.003
I2	8.645	1.174	0.181	0.161	0.059	0.058	0.050	0.014
Jv	18.074	2.454	0.379	0.337	0.123	0.122	0.104	0.028
Pq	26.597	3.611	0.558	0.497	0.181	0.179	0.153	0.042
Md	35.056	4.759	0.735	0.655	0.239	0.236	0.202	0.055
Gr	43.687	5.931	0.916	0.816	0.298	0.294	0.252	0.069
Mg	79.046	10.732	1.657	1.476	0.539	0.532	0.455	0.124

$$E^{(NR1)}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl				0.002	0.001	0.001	0.001	0.000
I1	0.360	0.095	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
I2		0.023	0.041	0.004				
Jv			0.030	0.101				
Pq				0.024	0.049	0.002		
Md				0.005	0.023	0.073		
Gr						0.017	0.089	
Mg							0.007	0.047

$$S^{(NR2)}A$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.006	0.185	0.006	0.006	0.002	0.003	0.002	0.001
I1	0.014	0.452	0.015	0.014	0.006	0.006	0.005	0.001
I2	0.058	1.886	0.061	0.059	0.024	0.025	0.022	0.006
Jv	0.122	3.971	0.129	0.123	0.051	0.054	0.046	0.013
Pq	0.182	5.913	0.192	0.184	0.075	0.080	0.069	0.019
Md	0.242	7.874	0.256	0.244	0.100	0.106	0.091	0.026
Gr	0.306	9.959	0.324	0.309	0.127	0.135	0.116	0.033
Mg	0.566	18.393	0.598	0.571	0.235	0.249	0.213	0.061

$$S^{(NR2)}B$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.014	0.454	0.016	0.015	0.006	0.006	0.005	0.001
I1	0.034	1.106	0.040	0.037	0.014	0.015	0.012	0.004
I2	0.142	4.617	0.166	0.153	0.060	0.061	0.052	0.015
Jv	0.300	9.720	0.350	0.323	0.126	0.128	0.109	0.031
Pq	0.447	14.472	0.521	0.481	0.187	0.191	0.162	0.046
Md	0.595	19.271	0.694	0.641	0.249	0.254	0.216	0.061
Gr	0.752	24.375	0.878	0.810	0.315	0.322	0.274	0.077
Mg	1.389	45.016	1.622	1.497	0.582	0.594	0.505	0.143

$$E^{(NR2)}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl				0.002	0.001	0.001	0.001	0.000
I1	0.006	0.369	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
I2		0.089	0.038	0.004				
Jv			0.028	0.096				
Pq				0.023	0.050	0.002		
Md				0.005	0.024	0.078		
Gr						0.019	0.097	
Mg							0.008	0.054

$$S^{(NR3)}A$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.006	0.151	0.012	0.005	0.002	0.002	0.002	0.001
I1	0.014	0.370	0.030	0.013	0.006	0.006	0.005	0.002
I2	0.058	1.576	0.127	0.055	0.023	0.026	0.023	0.007
Jv	0.123	3.342	0.269	0.116	0.050	0.055	0.048	0.014
Pq	0.185	5.031	0.405	0.175	0.075	0.083	0.072	0.021
Md	0.248	6.771	0.545	0.235	0.101	0.112	0.098	0.029
Gr	0.319	8.706	0.701	0.302	0.130	0.143	0.125	0.037
Mg	0.603	16.436	1.324	0.570	0.245	0.271	0.237	0.069

$$S^{(NR3)}B$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.014	0.371	0.031	0.014	0.006	0.006	0.005	0.002
I1	0.034	0.907	0.075	0.034	0.014	0.015	0.013	0.004
I2	0.143	3.860	0.320	0.144	0.059	0.063	0.054	0.016
Jv	0.303	8.185	0.679	0.306	0.126	0.133	0.114	0.033
Pq	0.457	12.322	1.023	0.461	0.189	0.201	0.172	0.050
Md	0.614	16.583	1.376	0.621	0.255	0.270	0.231	0.067
Gr	0.790	21.323	1.770	0.798	0.327	0.347	0.297	0.086
Mg	1.491	40.255	3.341	1.506	0.618	0.656	0.562	0.163

$$E^{(NR3)}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl				0.002	0.001	0.001	0.001	0.000
I1	0.006	0.302	0.004	0.000				
I2		0.075	0.073	0.003				
Jv			0.054	0.091	0.000	0.000		
Pq				0.022	0.051	0.002		
Md				0.005	0.024	0.083	0.000	
Gr						0.021	0.105	
Mg							0.009	0.062

$$S^{(NR4)}A$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.005	0.124	0.014	0.006	0.002	0.002	0.002	0.001
I1	0.013	0.305	0.034	0.015	0.005	0.006	0.005	0.002
I2	0.057	1.328	0.148	0.064	0.023	0.026	0.023	0.007
Jv	0.122	2.838	0.317	0.138	0.048	0.056	0.050	0.015
Pq	0.186	4.316	0.481	0.209	0.074	0.085	0.076	0.023
Md	0.253	5.871	0.655	0.285	0.100	0.115	0.104	0.031
Gr	0.331	7.689	0.857	0.373	0.131	0.151	0.136	0.041
Mg	0.640	14.862	1.657	0.721	0.253	0.292	0.262	0.079

$$S^{(NR4)}B$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.013	0.305	0.035	0.016	0.005	0.006	0.005	0.002
I1	0.033	0.749	0.085	0.038	0.013	0.015	0.013	0.004
I2	0.142	3.255	0.369	0.167	0.058	0.064	0.056	0.017
Jv	0.304	6.956	0.788	0.357	0.123	0.137	0.119	0.036
Pq	0.462	10.577	1.198	0.544	0.188	0.208	0.181	0.054
Md	0.629	14.389	1.630	0.739	0.255	0.282	0.246	0.074
Gr	0.824	18.843	2.134	0.968	0.334	0.370	0.323	0.096
Mg	1.592	36.421	4.125	1.872	0.646	0.715	0.624	0.186

$$E^{(NR4)}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl				0.002	0.001	0.001	0.001	0.000
I1	0.006	0.250	0.005	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
I2		0.063	0.084	0.004				
Jv			0.062	0.107				
Pq				0.026	0.050	0.002		
Md				0.006	0.024	0.087		
Gr						0.022	0.114	
Mg							0.010	0.070

$$S^{(NR5)}A$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.006	0.103	0.014	0.007	0.002	0.002	0.002	0.001
I1	0.014	0.253	0.033	0.017	0.005	0.006	0.005	0.002
I2	0.061	1.125	0.148	0.075	0.023	0.026	0.024	0.007
Jv	0.131	2.427	0.320	0.163	0.050	0.056	0.052	0.016
Pq	0.201	3.724	0.491	0.249	0.077	0.086	0.079	0.025
Md	0.276	5.118	0.674	0.343	0.105	0.118	0.109	0.034
Gr	0.369	6.840	0.901	0.458	0.141	0.158	0.146	0.045
Mg	0.732	13.560	1.786	0.908	0.279	0.314	0.289	0.090

$$S^{(NR5)}B$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.014	0.251	0.033	0.018	0.005	0.006	0.005	0.002
I1	0.034	0.620	0.083	0.043	0.013	0.015	0.013	0.004
I2	0.151	2.759	0.367	0.193	0.059	0.065	0.057	0.018
Jv	0.326	5.952	0.792	0.416	0.128	0.139	0.124	0.038
Pq	0.500	9.131	1.214	0.637	0.196	0.214	0.190	0.058
Md	0.687	12.549	1.669	0.876	0.270	0.294	0.261	0.080
Gr	0.919	16.772	2.230	1.171	0.361	0.392	0.349	0.107
Mg	1.821	33.251	4.422	2.321	0.715	0.778	0.691	0.212

$$E^{(NR5)}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl				0.002	0.001	0.001	0.001	0.000
I1	0.006	0.207	0.005	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
I2		0.053	0.083	0.005				
Jv			0.063	0.124				
Pq				0.031	0.053	0.003		
Md					0.026	0.090		
Gr						0.023	0.124	
Mg							0.011	0.080

$$S^{(NR6)}_A$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.006	0.085	0.012	0.007	0.002	0.002	0.002	0.001
I1	0.014	0.210	0.031	0.018	0.005	0.006	0.005	0.002
I2	0.065	0.957	0.139	0.083	0.025	0.026	0.024	0.008
Jv	0.142	2.092	0.303	0.181	0.054	0.057	0.053	0.017
Pq	0.219	3.234	0.469	0.280	0.083	0.089	0.082	0.026
Md	0.304	4.482	0.650	0.388	0.115	0.123	0.114	0.036
Gr	0.415	6.129	0.888	0.531	0.158	0.168	0.156	0.050
Mg	0.846	12.489	1.810	1.082	0.322	0.342	0.318	0.102

$$S^{(NR6)}_B$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.014	0.208	0.030	0.019	0.006	0.006	0.005	0.002
I1	0.035	0.516	0.075	0.046	0.014	0.014	0.013	0.004
I2	0.161	2.348	0.342	0.210	0.063	0.066	0.059	0.018
Jv	0.352	5.132	0.748	0.458	0.138	0.143	0.128	0.040
Pq	0.545	7.934	1.157	0.709	0.213	0.222	0.198	0.062
Md	0.755	10.998	1.604	0.982	0.295	0.307	0.274	0.086
Gr	1.033	15.038	2.193	1.343	0.404	0.420	0.375	0.118
Mg	2.105	30.644	4.469	2.736	0.823	0.856	0.764	0.240

$$E^{(NR6)}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl				0.003	0.001	0.001	0.001	0.000
I1	0.006	0.172	0.004	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
I2		0.045	0.078	0.005				
Jv			0.059	0.137				
Pq				0.034	0.057	0.003		
Md				0.008	0.028	0.095		
Gr						0.025	0.133	
Mg							0.012	0.091

$$S^{(NR7)}_A$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.006	0.071	0.011	0.007	0.002	0.002	0.002	0.001
I1	0.015	0.176	0.027	0.019	0.006	0.006	0.005	0.002
I2	0.068	0.815	0.125	0.086	0.026	0.027	0.025	0.008
Jv	0.151	1.817	0.279	0.192	0.059	0.059	0.055	0.018
Pq	0.236	2.830	0.434	0.298	0.091	0.093	0.085	0.028
Md	0.328	3.942	0.605	0.416	0.127	0.129	0.119	0.039
Gr	0.461	5.532	0.849	0.583	0.179	0.181	0.166	0.055
Mg	0.967	11.612	1.782	1.224	0.375	0.380	0.349	0.115

$$S^{(NR7)}_B$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.015	0.174	0.027	0.019	0.006	0.006	0.005	0.002
I1	0.036	0.432	0.067	0.047	0.014	0.014	0.013	0.004
I2	0.169	2.001	0.308	0.216	0.067	0.067	0.059	0.019
Jv	0.376	4.461	0.687	0.481	0.149	0.149	0.132	0.043
Pq	0.586	6.949	1.071	0.749	0.233	0.233	0.206	0.066
Md	0.816	9.679	1.491	1.043	0.324	0.324	0.287	0.092
Gr	1.145	13.581	2.093	1.464	0.455	0.455	0.402	0.129
Mg	2.404	28.511	4.393	3.073	0.955	0.955	0.845	0.272

$$E^{(NR7)}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl				0.003	0.001	0.001	0.001	0.000
I1	0.006	0.144	0.004	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
I2		0.039	0.070	0.005				
Jv			0.054	0.143				
Pq				0.036	0.062	0.003		
Md				0.008	0.031	0.100		
Gr						0.027	0.143	
Mg							0.014	0.103

$$S^{(NR8)}_A$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.006	0.060	0.010	0.007	0.002	0.002	0.002	0.001
I1	0.015	0.148	0.024	0.018	0.006	0.006	0.005	0.002
I2	0.069	0.691	0.110	0.084	0.027	0.027	0.024	0.008
Jv	0.159	1.592	0.253	0.194	0.063	0.062	0.056	0.019
Pq	0.250	2.502	0.397	0.305	0.099	0.098	0.088	0.030
Md	0.347	3.478	0.552	0.425	0.138	0.136	0.123	0.041
Gr	0.502	5.027	0.798	0.613	0.199	0.197	0.177	0.060
Mg	1.089	10.900	1.730	1.330	0.432	0.427	0.384	0.129

$$S^{(NR8)}_B$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.015	0.148	0.024	0.018	0.006	0.006	0.005	0.002
I1	0.037	0.364	0.058	0.045	0.015	0.015	0.013	0.004
I2	0.171	1.697	0.270	0.210	0.069	0.068	0.059	0.019
Jv	0.395	3.910	0.622	0.485	0.160	0.157	0.137	0.045
Pq	0.621	6.148	0.979	0.763	0.251	0.247	0.215	0.070
Md	0.863	8.545	1.360	1.060	0.349	0.343	0.299	0.098
Gr	1.246	12.349	1.966	1.532	0.504	0.496	0.431	0.141
Mg	2.703	26.778	4.263	3.322	1.094	1.075	0.935	0.307

$$E^{(NR8)}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl				0.002	0.001	0.001	0.001	0.000
I1	0.006	0.122	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
I2		0.033	0.061	0.005				
Jv			0.049	0.145				
Pq				0.037	0.067	0.003		
Md				0.009	0.033	0.106		
Gr						0.029	0.153	
Mg							0.015	0.116

$$S^{(R)}_A$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.006	0.053	0.009	0.007	0.002	0.002	0.002	0.001
I1	0.015	0.127	0.021	0.017	0.006	0.006	0.005	0.002
I2	0.067	0.575	0.093	0.078	0.027	0.027	0.024	0.008
Jv	0.164	1.405	0.227	0.191	0.066	0.065	0.058	0.020
Pq	0.262	2.244	0.363	0.305	0.106	0.105	0.092	0.032
Md	0.359	3.073	0.497	0.418	0.145	0.143	0.126	0.043
Gr	0.537	4.595	0.743	0.624	0.217	0.214	0.189	0.065
Mg	1.206	10.326	1.670	1.403	0.487	0.481	0.425	0.145

$$S^{(R)}_B$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.016	0.144	0.023	0.020	0.007	0.006	0.006	0.002
I1	0.040	0.348	0.056	0.047	0.016	0.016	0.013	0.005
I2	0.179	1.575	0.255	0.214	0.074	0.071	0.060	0.022
Jv	0.439	3.849	0.624	0.523	0.180	0.173	0.147	0.054
Pq	0.700	6.147	0.997	0.836	0.287	0.277	0.235	0.087
Md	0.959	8.419	1.365	1.145	0.393	0.379	0.322	0.119
Gr	1.434	12.590	2.041	1.712	0.588	0.567	0.482	0.177
Mg	3.223	28.290	4.587	3.848	1.321	1.274	1.084	0.399

$$E^{(R)}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl				0.003	0.001	0.001	0.002	0.001
I1	0.007	0.116	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
I2		0.030	0.058	0.005				
Jv			0.049	0.153				
Pq				0.040	0.074	0.003		
Md				0.009	0.036	0.110		
Gr						0.032	0.160	
Mg							0.016	0.104

$$S^{(E)}_A$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.006	0.046	0.008	0.007	0.002	0.002	0.002	0.001
I1	0.015	0.112	0.018	0.016	0.006	0.006	0.005	0.001
I2	0.060	0.452	0.074	0.065	0.024	0.023	0.020	0.005
Jv	0.169	1.265	0.206	0.183	0.067	0.066	0.057	0.015
Pq	0.282	2.110	0.344	0.305	0.111	0.110	0.094	0.025
Md	0.388	2.905	0.473	0.420	0.153	0.151	0.130	0.034
Gr	0.580	4.343	0.708	0.628	0.229	0.226	0.194	0.051
Mg	1.915	14.329	2.335	2.072	0.754	0.745	0.640	0.169

$$S^{(E)}_B$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.010	0.042	0.006	0.006	0.003	0.004	0.005	0.001
I1	0.024	0.101	0.015	0.015	0.008	0.010	0.011	0.003
I2	0.098	0.405	0.061	0.062	0.031	0.041	0.046	0.012
Jv	0.275	1.136	0.171	0.173	0.086	0.116	0.128	0.035
Pq	0.459	1.894	0.286	0.288	0.144	0.194	0.213	0.058
Md	0.631	2.607	0.393	0.397	0.198	0.266	0.294	0.080
Gr	0.944	3.899	0.588	0.594	0.296	0.398	0.439	0.120
Mg	3.114	12.862	1.940	1.958	0.978	1.314	1.449	0.395

$$E^{(E)}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl				0.019	0.021	0.042	0.090	0.118
I1	0.004	0.034	0.001	0.001	0.000	0.001	0.001	0.002
I2		0.008	0.014	0.001				
Jv			0.014	0.052				
Pq				0.014	0.039	0.002		
Md				0.003	0.019	0.082		
Gr						0.024	0.156	
Mg							0.024	0.150

- Tabla 3: Matrices de sensibilidad de cada fase $S^{(h)}_B$, de sensibilidad de cada ciclo $S^{(h)}_A$, y de elasticidad $e_{ij}^{(h)}$, para el ciclo de 15 años.

$S^{(NR1)}_A$									$S^{(NR1)}_B$									$E^{(NR1)}$								
	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg		Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg		Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.464	0.035	0.005	0.005	0.002	0.003	0.003	0.001	Pl	1.525	0.124	0.018	0.018	0.008	0.010	0.009	0.003	Pl				0.002	0.001	0.001	0.002	0.001
I1	1.107	0.083	0.012	0.012	0.006	0.007	0.007	0.002	I1	3.640	0.296	0.043	0.044	0.020	0.023	0.021	0.007	I1	0.460	0.073	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
I2	4.192	0.316	0.045	0.046	0.022	0.026	0.025	0.008	I2	13.780	1.121	0.163	0.166	0.075	0.087	0.080	0.025	I2		0.016	0.027	0.003				
Jv	8.477	0.638	0.091	0.093	0.044	0.052	0.050	0.016	Jv	27.866	2.267	0.330	0.337	0.152	0.176	0.161	0.051	Jv			0.019	0.074				
Pq	11.802	0.889	0.127	0.130	0.061	0.073	0.069	0.022	Pq	38.796	3.156	0.460	0.469	0.212	0.245	0.224	0.071	Pq				0.017	0.042	0.002		
Md	15.002	1.130	0.161	0.165	0.077	0.093	0.088	0.028	Md	49.316	4.011	0.584	0.596	0.270	0.311	0.285	0.090	Md				0.004	0.019	0.071		
Gr	17.810	1.341	0.192	0.196	0.092	0.110	0.105	0.033	Gr	58.548	4.762	0.693	0.707	0.320	0.369	0.338	0.107	Gr						0.016	0.089	
Mg	29.938	2.254	0.322	0.330	0.154	0.185	0.176	0.056	Mg	98.414	8.005	1.166	1.188	0.538	0.621	0.569	0.180	Mg							0.007	0.050
$S^{(NR2)}_A$									$S^{(NR2)}_B$									$E^{(NR2)}$								
	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg		Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg		Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.006	0.223	0.005	0.005	0.002	0.003	0.003	0.001	Pl	0.021	0.741	0.017	0.017	0.008	0.010	0.009	0.003	Pl				0.002	0.001	0.001	0.002	0.001
I1	0.015	0.534	0.011	0.011	0.005	0.007	0.007	0.002	I1	0.050	1.774	0.041	0.041	0.019	0.023	0.022	0.007	I1	0.006	0.438	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
I2	0.057	2.046	0.043	0.043	0.021	0.026	0.026	0.008	I2	0.192	6.798	0.156	0.155	0.073	0.088	0.083	0.027	I2		0.097	0.026	0.003				
Jv	0.115	4.164	0.088	0.088	0.042	0.053	0.052	0.017	Jv	0.391	13.835	0.317	0.316	0.148	0.178	0.169	0.055	Jv			0.019	0.070				
Pq	0.162	5.863	0.124	0.123	0.059	0.074	0.073	0.024	Pq	0.551	19.479	0.446	0.445	0.208	0.251	0.237	0.077	Pq				0.016	0.041	0.002		
Md	0.208	7.507	0.159	0.158	0.076	0.095	0.094	0.031	Md	0.705	24.938	0.571	0.570	0.267	0.321	0.304	0.099	Md				0.003	0.019	0.073		
Gr	0.249	8.999	0.191	0.189	0.091	0.114	0.112	0.037	Gr	0.845	29.896	0.685	0.683	0.320	0.385	0.364	0.118	Gr						0.017	0.096	
Mg	0.426	15.369	0.325	0.324	0.155	0.194	0.192	0.063	Mg	1.443	51.058	1.169	1.166	0.546	0.657	0.622	0.202	Mg							0.007	0.057
$S^{(NR3)}_A$									$S^{(NR3)}_B$									$E^{(NR3)}$								
	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg		Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg		Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.006	0.185	0.013	0.004	0.002	0.003	0.003	0.001	Pl	0.020	0.615	0.045	0.016	0.007	0.009	0.009	0.003	Pl				0.002	0.001	0.001	0.002	0.001
I1	0.014	0.444	0.032	0.010	0.005	0.007	0.007	0.002	I1	0.049	1.475	0.109	0.037	0.018	0.022	0.022	0.007	I1	0.006	0.364	0.005	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
I2	0.056	1.722	0.125	0.040	0.020	0.025	0.026	0.009	I2	0.191	5.725	0.423	0.145	0.070	0.087	0.086	0.029	I2		0.082	0.071	0.003				
Jv	0.115	3.528	0.256	0.083	0.040	0.052	0.054	0.018	Jv	0.390	11.726	0.865	0.298	0.142	0.178	0.175	0.059	Jv			0.051	0.066				
Pq	0.164	5.024	0.365	0.118	0.057	0.074	0.076	0.026	Pq	0.556	16.699	1.233	0.424	0.203	0.254	0.250	0.083	Pq				0.015	0.040	0.002		
Md	0.211	6.482	0.470	0.152	0.074	0.096	0.099	0.033	Md	0.717	21.546	1.590	0.547	0.262	0.327	0.322	0.108	Md				0.003	0.018	0.075		
Gr	0.256	7.854	0.570	0.184	0.090	0.116	0.119	0.040	Gr	0.869	26.107	1.927	0.662	0.317	0.396	0.390	0.130	Gr						0.017	0.102	
Mg	0.444	13.642	0.990	0.319	0.156	0.201	0.207	0.070	Mg	1.510	45.348	3.347	1.151	0.551	0.688	0.678	0.226	Mg							0.008	0.064
$S^{(NR4)}_A$									$S^{(NR4)}_B$									$E^{(NR4)}$								
	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg		Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg		Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.006	0.155	0.016	0.006	0.002	0.003	0.003	0.001	Pl	0.020	0.515	0.055	0.020	0.007	0.009	0.009	0.003	Pl				0.002	0.001	0.001	0.002	0.001
I1	0.014	0.372	0.039	0.014	0.005	0.006	0.007	0.002	I1	0.048	1.237	0.132	0.048	0.017	0.022	0.022	0.008	I1	0.006	0.306	0.006	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
I2	0.055	1.463	0.155	0.054	0.019	0.025	0.027	0.009	I2	0.188	4.865	0.519	0.190	0.066	0.085	0.088	0.030	I2		0.070	0.087	0.003				
Jv	0.114	3.015	0.319	0.112	0.038	0.051	0.055	0.019	Jv	0.388	10.029	1.070	0.391	0.136	0.176	0.181	0.062	Jv			0.063	0.086				
Pq	0.164	4.344	0.460	0.161	0.055	0.074	0.079	0.028	Pq	0.560	14.447	1.542	0.563	0.196	0.253	0.260	0.090	Pq				0.020	0.039	0.002		
Md	0.214	5.652	0.598	0.209	0.072	0.096	0.103	0.036	Md	0.728	18.798	2.006	0.733	0.255	0.330	0.339	0.117	Md				0.004	0.018	0.075		
Gr	0.262	6.929	0.733	0.257	0.088	0.117	0.126	0.044	Gr	0.893	23.045	2.460	0.899	0.313	0.404	0.415	0.143	Gr						0.018	0.109	
Mg	0.463	12.254	1.297	0.454	0.156	0.207	0.223	0.078	Mg	1.579	40.758	4.350	1.589	0.553	0.715	0.735	0.253	Mg							0.009	0.071
$S^{(NR5)}_A$									$S^{(NR5)}_B$									$E^{(NR5)}$								
	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg		Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg		Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.006	0.130	0.017	0.007	0.002	0.003	0.003	0.001	Pl	0.021	0.433	0.056	0.025	0.007	0.009	0.009	0.003	Pl				0.003	0.001	0.001	0.002	0.001
I1	0.015	0.314	0.040	0.018	0.005	0.006	0.007	0.002	I1	0.051	1.044	0.134	0.060	0.017	0.021	0.022	0.008	I1	0.006	0.258	0.006	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
I2	0.060	1.250	0.160	0.070	0.020	0.024	0.027	0.010	I2	0.203	4.161	0.534	0.241	0.069	0.084	0.089	0.032	I2		0.060	0.090	0.004				
Jv	0.124	2.593	0.331	0.145	0.040	0.050	0.056	0.020	Jv	0.422	8.630	1.108	0.500	0.143	0.174	0.185	0.066	Jv			0.065	0.110				
Pq	0.181	3.778	0.482	0.212	0.059	0.073	0.081	0.030	Pq	0.615	12.574	1.614	0.728	0.208	0.254	0.269	0.096	Pq				0.026	0.041	0.002		
Md	0.237	4.960	0.633	0.278	0.077	0.096	0.107	0.039	Md	0.807	16.509	2.119	0.956	0.273	0.333	0.354	0.126	Md				0.006	0.019	0.076		
Gr	0.295	6.160	0.787	0.345	0.096	0.119	0.133	0.048	Gr	1.003	20.500	2.631	1.187	0.339	0.414	0.439	0.156	Gr						0.018	0.115	
Mg	0.531	11.107	1.418	0.623	0.173	0.215	0.239	0.087	Mg	1.808	36.964	4.744	2.141	0.612	0.746	0.792	0.282	Mg							0.010	0.079

	$S^{(NR6)}_A$							
	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.007	0.110	0.016	0.008	0.002	0.002	0.003	0.001
I1	0.016	0.266	0.038	0.020	0.005	0.006	0.007	0.003
I2	0.066	1.076	0.153	0.083	0.022	0.024	0.027	0.010
Jv	0.137	2.245	0.319	0.172	0.046	0.051	0.056	0.021
Pq	0.202	3.306	0.470	0.254	0.067	0.075	0.083	0.031
Md	0.267	4.383	0.623	0.336	0.089	0.099	0.110	0.042
Gr	0.337	5.520	0.784	0.424	0.113	0.125	0.139	0.052
Mg	0.619	10.161	1.444	0.780	0.207	0.230	0.255	0.097

	$S^{(NR6)}_B$							
	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.023	0.367	0.052	0.029	0.008	0.009	0.009	0.003
I1	0.055	0.887	0.126	0.070	0.019	0.021	0.022	0.008
I2	0.223	3.582	0.511	0.281	0.077	0.085	0.090	0.033
Jv	0.465	7.476	1.066	0.586	0.160	0.176	0.188	0.069
Pq	0.685	11.011	1.569	0.864	0.236	0.260	0.277	0.102
Md	0.908	14.597	2.081	1.145	0.312	0.344	0.367	0.135
Gr	1.143	18.383	2.620	1.442	0.393	0.434	0.462	0.170
Mg	2.104	33.838	4.823	2.654	0.724	0.799	0.851	0.313

	$E^{(NR6)}$							
	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl				0.003	0.001	0.001	0.002	0.001
I1	0.007	0.219	0.005	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
I2		0.051	0.086	0.005				
Jv			0.062	0.130				
Pq				0.031	0.047	0.002		
Md				0.007	0.022	0.079		
Gr						0.019	0.121	
Mg							0.010	0.088

	$S^{(NR7)}_A$							
	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.007	0.094	0.014	0.009	0.003	0.003	0.003	0.001
I1	0.017	0.227	0.034	0.022	0.006	0.006	0.007	0.003
I2	0.071	0.932	0.141	0.090	0.025	0.025	0.027	0.011
Jv	0.149	1.957	0.296	0.189	0.052	0.053	0.057	0.022
Pq	0.222	2.911	0.441	0.282	0.078	0.079	0.085	0.033
Md	0.297	3.899	0.591	0.377	0.105	0.105	0.113	0.044
Gr	0.379	4.987	0.755	0.483	0.134	0.135	0.145	0.057
Mg	0.714	9.385	1.422	0.909	0.252	0.253	0.273	0.107

	$S^{(NR7)}_B$							
	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.024	0.312	0.047	0.031	0.009	0.009	0.009	0.003
I1	0.059	0.757	0.115	0.074	0.021	0.021	0.022	0.008
I2	0.240	3.106	0.472	0.305	0.086	0.087	0.091	0.035
Jv	0.505	6.521	0.990	0.641	0.181	0.183	0.190	0.072
Pq	0.751	9.702	1.473	0.953	0.270	0.273	0.283	0.108
Md	1.006	12.993	1.972	1.277	0.362	0.365	0.380	0.144
Gr	1.286	16.618	2.523	1.633	0.462	0.467	0.485	0.185
Mg	2.420	31.274	4.748	3.073	0.870	0.880	0.914	0.347

	$E^{(NR7)}$							
	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl				0.003	0.001	0.001	0.002	0.001
I1	0.007	0.187	0.005	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
I2		0.044	0.079	0.005				
Jv			0.058	0.142				
Pq				0.034	0.054	0.002		
Md				0.008	0.025	0.083		
Gr						0.020	0.127	
Mg							0.011	0.097

	$S^{(NR8)}_A$							
	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.007	0.080	0.013	0.009	0.003	0.003	0.003	0.001
I1	0.018	0.195	0.031	0.022	0.007	0.006	0.007	0.003
I2	0.075	0.814	0.128	0.093	0.028	0.027	0.027	0.011
Jv	0.159	1.718	0.271	0.197	0.059	0.056	0.057	0.023
Pq	0.238	2.579	0.406	0.296	0.088	0.084	0.086	0.035
Md	0.322	3.490	0.550	0.401	0.120	0.114	0.117	0.047
Gr	0.419	4.541	0.715	0.522	0.156	0.148	0.152	0.061
Mg	0.808	8.751	1.378	1.005	0.300	0.286	0.293	0.118

	$S^{(NR8)}_B$							
	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.025	0.267	0.042	0.031	0.009	0.009	0.009	0.004
I1	0.061	0.651	0.103	0.076	0.023	0.022	0.022	0.009
I2	0.254	2.713	0.428	0.315	0.096	0.092	0.092	0.036
Jv	0.537	5.728	0.903	0.665	0.202	0.195	0.193	0.075
Pq	0.806	8.601	1.356	0.998	0.303	0.292	0.290	0.113
Md	1.091	11.639	1.835	1.351	0.410	0.395	0.393	0.153
Gr	1.419	15.142	2.388	1.757	0.534	0.514	0.511	0.199
Mg	2.735	29.184	4.602	3.387	1.029	0.991	0.985	0.384

	$E^{(NR8)}$							
	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl				0.003	0.001	0.001	0.002	0.001
I1	0.008	0.161	0.004	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
I2		0.039	0.072	0.006				
Jv			0.053	0.147				
Pq				0.036	0.060	0.003		
Md				0.008	0.029	0.090		
Gr						0.023	0.134	
Mg							0.012	0.108

	$S^{(NR9)}_A$							
	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.008	0.069	0.011	0.009	0.003	0.003	0.003	0.001
I1	0.018	0.168	0.027	0.022	0.007	0.007	0.006	0.003
I2	0.078	0.715	0.115	0.093	0.030	0.028	0.027	0.011
Jv	0.166	1.519	0.245	0.198	0.064	0.060	0.058	0.024
Pq	0.251	2.299	0.370	0.299	0.097	0.091	0.088	0.036
Md	0.343	3.143	0.506	0.409	0.133	0.125	0.121	0.049
Gr	0.455	4.166	0.671	0.542	0.176	0.165	0.160	0.065
Mg	0.899	8.239	1.327	1.072	0.348	0.327	0.317	0.129

	$S^{(NR9)}_B$							
	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.025	0.230	0.037	0.030	0.010	0.009	0.009	0.004
I1	0.062	0.562	0.091	0.074	0.024	0.023	0.022	0.009
I2	0.264	2.386	0.385	0.313	0.103	0.098	0.093	0.037
Jv	0.560	5.070	0.817	0.665	0.219	0.208	0.197	0.078
Pq	0.848	7.672	1.237	1.006	0.331	0.315	0.299	0.118
Md	1.159	10.489	1.691	1.375	0.452	0.430	0.408	0.162
Gr	1.537	13.903	2.241	1.823	0.599	0.570	0.541	0.214
Mg	3.039	27.493	4.432	3.605	1.185	1.127	1.070	0.423

	$E^{(NR9)}$							
	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl				0.003	0.001	0.001	0.002	0.001
I1	0.008	0.139	0.004	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
I2		0.034	0.065	0.006				
Jv			0.048	0.147				
Pq				0.036	0.066	0.003		
Md				0.008	0.032	0.098		
Gr						0.025	0.142	
Mg							0.013	0.119

	$S^{(NR10)}_A$							
	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.008	0.060	0.010	0.008	0.003	0.003	0.003	0.001
I1	0.018	0.146	0.024	0.021	0.007	0.007	0.006	0.003
I2	0.080	0.632	0.103	0.090	0.032	0.030	0.028	0.011
Jv	0.171	1.354	0.221	0.193	0.068	0.065	0.060	0.025
Pq	0.260	2.062	0.336	0.294	0.103	0.098	0.091	0.037
Md	0.358	2.845	0.464	0.405	0.142	0.136	0.125	0.052
Gr	0.485	3.850	0.628	0.548	0.192	0.184	0.170	0.070
Mg	0.986	7.828	1.276	1.115	0.391	0.373	0.345	0.142

	$S^{(NR10)}_B$							
	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.025	0.199	0.032	0.028	0.010	0.010	0.009	0.004
I1	0.062	0.488	0.080	0.070	0.025	0.024	0.022	0.009
I2	0.269	2.110	0.344	0.302	0.107	0.103	0.094	0.038
Jv	0.576	4.522	0.737	0.647	0.230	0.222	0.202	0.081
Pq	0.877	6.884	1.122	0.985	0.349	0.338	0.308	0.123
Md	1.210	9.501	1.549	1.360	0.482	0.466	0.425	0.170
Gr	1.638	12.857	2.096	1.840	0.653	0.630	0.576	0.230
Mg	3.330	26.141	4.261	3.742	1.327	1.282	1.170	0.467

	$E^{(NR10)}$							
	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl				0.003	0.001	0.001	0.002	0.001
I1	0.008	0.121	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
I2		0.030	0.058	0.005				
Jv			0.043	0.143				
Pq				0.035	0.069	0.003		
Md				0.008	0.034	0.106		
Gr						0.028	0.151	
Mg							0.014	0.131

$$S^{(NR11)A}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.007	0.052	0.008	0.008	0.003	0.003	0.003	0.001
I1	0.018	0.127	0.021	0.019	0.007	0.007	0.006	0.003
I2	0.080	0.561	0.092	0.085	0.032	0.032	0.028	0.012
Jv	0.173	1.216	0.199	0.184	0.069	0.068	0.061	0.025
Pq	0.265	1.861	0.304	0.282	0.106	0.105	0.094	0.039
Md	0.369	2.586	0.423	0.392	0.148	0.146	0.131	0.054
Gr	0.510	3.581	0.586	0.543	0.205	0.202	0.181	0.075
Mg	1.070	7.505	1.228	1.138	0.429	0.422	0.379	0.156

$$S^{(NR11)B}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.025	0.173	0.028	0.026	0.010	0.010	0.009	0.004
I1	0.061	0.426	0.070	0.065	0.025	0.025	0.022	0.009
I2	0.270	1.874	0.307	0.285	0.108	0.108	0.096	0.038
Jv	0.585	4.064	0.665	0.618	0.235	0.234	0.209	0.083
Pq	0.895	6.218	1.017	0.946	0.360	0.358	0.319	0.127
Md	1.244	8.643	1.414	1.315	0.500	0.498	0.444	0.177
Gr	1.722	11.967	1.957	1.821	0.692	0.690	0.615	0.245
Mg	3.609	25.077	4.102	3.815	1.450	1.445	1.288	0.514

$$E^{(NR11)}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl				0.003	0.001	0.001	0.002	0.001
I1	0.008	0.105	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
I2		0.027	0.051	0.005				
Jv			0.039	0.137				
Pq				0.034	0.071	0.003		
Md				0.008	0.035	0.114		
Gr						0.030	0.161	
Mg							0.015	0.144

$$S^{(NR12)A}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.007	0.045	0.007	0.007	0.003	0.003	0.003	0.001
I1	0.018	0.112	0.018	0.018	0.007	0.007	0.006	0.003
I2	0.079	0.498	0.081	0.079	0.032	0.032	0.029	0.012
Jv	0.174	1.101	0.180	0.174	0.070	0.072	0.064	0.026
Pq	0.268	1.692	0.276	0.267	0.107	0.110	0.098	0.040
Md	0.374	2.358	0.385	0.373	0.150	0.154	0.136	0.056
Gr	0.531	3.350	0.547	0.530	0.212	0.218	0.193	0.079
Mg	1.150	7.255	1.185	1.147	0.460	0.472	0.419	0.172

$$S^{(NR12)B}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.024	0.152	0.025	0.024	0.010	0.010	0.009	0.004
I1	0.060	0.373	0.061	0.059	0.024	0.025	0.022	0.009
I2	0.266	1.665	0.272	0.264	0.107	0.111	0.098	0.039
Jv	0.588	3.681	0.601	0.583	0.236	0.244	0.216	0.086
Pq	0.904	5.658	0.923	0.896	0.362	0.376	0.332	0.132
Md	1.260	7.886	1.287	1.249	0.505	0.524	0.463	0.184
Gr	1.790	11.202	1.828	1.774	0.717	0.744	0.658	0.262
Mg	3.877	24.259	3.960	3.842	1.552	1.610	1.424	0.567

$$E^{(NR12)}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl				0.002	0.001	0.001	0.002	0.001
I1	0.008	0.092	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
I2		0.024	0.046	0.005				
Jv			0.035	0.129				
Pq				0.032	0.072	0.003		
Md				0.007	0.035	0.119		
Gr						0.033	0.173	
Mg							0.017	0.159

$$S^{(NR13)A}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.007	0.040	0.007	0.007	0.003	0.003	0.003	0.001
I1	0.017	0.099	0.016	0.016	0.007	0.007	0.006	0.003
I2	0.076	0.439	0.071	0.071	0.030	0.032	0.029	0.012
Jv	0.174	1.004	0.163	0.163	0.069	0.074	0.066	0.027
Pq	0.270	1.553	0.252	0.252	0.107	0.114	0.102	0.041
Md	0.374	2.154	0.350	0.349	0.148	0.159	0.141	0.057
Gr	0.547	3.149	0.511	0.510	0.216	0.232	0.206	0.084
Mg	1.227	7.069	1.148	1.145	0.485	0.521	0.464	0.189

$$S^{(NR13)B}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.024	0.135	0.022	0.022	0.009	0.010	0.009	0.004
I1	0.058	0.330	0.054	0.053	0.023	0.025	0.022	0.009
I2	0.257	1.468	0.238	0.238	0.101	0.110	0.098	0.039
Jv	0.588	3.359	0.545	0.545	0.232	0.251	0.224	0.089
Pq	0.909	5.197	0.843	0.843	0.359	0.389	0.346	0.137
Md	1.261	7.206	1.169	1.168	0.498	0.539	0.480	0.190
Gr	1.843	10.534	1.709	1.708	0.727	0.789	0.702	0.278
Mg	4.138	23.652	3.837	3.835	1.633	1.771	1.577	0.625

$$E^{(NR13)}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl				0.002	0.001	0.001	0.002	0.001
I1	0.007	0.082	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
I2		0.021	0.040	0.004				
Jv			0.032	0.120				
Pq				0.030	0.071	0.003		
Md				0.007	0.035	0.123		
Gr						0.035	0.184	
Mg							0.019	0.175

$$S^{(R)A}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.007	0.037	0.006	0.006	0.003	0.003	0.003	0.001
I1	0.017	0.088	0.014	0.014	0.006	0.007	0.007	0.003
I2	0.071	0.378	0.061	0.062	0.027	0.031	0.028	0.011
Jv	0.173	0.921	0.148	0.151	0.067	0.075	0.068	0.028
Pq	0.271	1.445	0.232	0.237	0.105	0.118	0.107	0.043
Md	0.369	1.965	0.316	0.322	0.143	0.161	0.145	0.059
Gr	0.558	2.969	0.478	0.487	0.216	0.243	0.220	0.089
Mg	1.303	6.938	1.116	1.137	0.504	0.567	0.513	0.208

$$S^{(R)B}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.026	0.142	0.023	0.023	0.010	0.012	0.010	0.004
I1	0.063	0.337	0.054	0.055	0.025	0.027	0.024	0.010
I2	0.268	1.442	0.233	0.238	0.105	0.117	0.103	0.043
Jv	0.652	3.510	0.567	0.578	0.256	0.285	0.250	0.104
Pq	1.022	5.506	0.889	0.907	0.401	0.447	0.391	0.162
Md	1.390	7.490	1.209	1.234	0.546	0.608	0.532	0.221
Gr	2.100	11.316	1.827	1.865	0.824	0.919	0.804	0.334
Mg	4.907	26.440	4.269	4.357	1.926	2.148	1.880	0.780

$$E^{(R)}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl				0.002	0.001	0.001	0.002	0.001
I1	0.008	0.083	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
I2		0.021	0.039	0.004				
Jv			0.033	0.125				
Pq				0.032	0.077	0.004		
Md				0.007	0.037	0.131		
Gr						0.038	0.197	
Mg							0.021	0.151

$$S^{(E)A}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.007	0.034	0.005	0.006	0.003	0.003	0.003	0.001
I1	0.016	0.082	0.013	0.013	0.006	0.007	0.006	0.002
I2	0.061	0.306	0.049	0.049	0.022	0.026	0.024	0.007
Jv	0.173	0.861	0.137	0.139	0.063	0.072	0.067	0.020
Pq	0.283	1.409	0.224	0.228	0.103	0.119	0.109	0.034
Md	0.385	1.916	0.305	0.309	0.140	0.161	0.148	0.046
Gr	0.579	2.881	0.458	0.465	0.210	0.242	0.223	0.069
Mg	2.000	9.951	1.581	1.607	0.726	0.837	0.770	0.237

$$S^{(E)B}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl	0.012	0.041	0.006	0.005	0.003	0.004	0.006	0.002
I1	0.028	0.099	0.014	0.012	0.006	0.009	0.014	0.006
I2	0.103	0.369	0.051	0.046	0.023	0.034	0.054	0.022
Jv	0.290	1.040	0.144	0.130	0.065	0.096	0.151	0.062
Pq	0.474	1.702	0.236	0.213	0.106	0.156	0.247	0.101
Md	0.645	2.314	0.321	0.290	0.144	0.213	0.336	0.137
Gr	0.970	3.480	0.483	0.436	0.216	0.320	0.505	0.206
Mg	3.349	12.019	1.667	1.507	0.747	1.104	1.744	0.711

$$E^{(E)}$$

	Pl	I1	I2	Jv	Pq	Md	Gr	Mg
Pl				0.012	0.013	0.028	0.086	0.168
I1	0.003	0.024	0.001	0.000	0.000	0.001	0.001	0.002
I2		0.005	0.009	0.001				
Jv			0.008	0.029				
Pq				0.008	0.021	0.001		
Md				0.002	0.010	0.048		
Gr						0.014	0.133	
Mg							0.021	0.199

6. Literatura citada

- Arizaga, S. 1998. Biología reproductiva de *Agave macroacantha* Zucc. En Tehuacan, Puebla. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). México, D. F.
- Arizaga, S., y E. Ezcurra. 1995. Insurance against reproductive failure in a semelparous plant: bulbil formation in *Agave macroacantha* flowering stalks. *Oecologia* **101**:329-334.
- Arizaga, S., y E. Ezcurra. 2002. Propagation mechanisms in *Agave macroacantha* (Agavaceae), a tropical arid-land succulent rosette. *American Journal of Botany* **89**:632-641.
- Begon, M., C. Townsend, y J. Harper. 2006. *Ecology from individuals to ecosystems*. Fourth Edition. Blakwell Publishing.
- Beissinger, S. 1995. Modeling extinction in periodic environments: Everglades water levels and snail kite population viability. *Ecological Applications*. **5**: 618-631.
- Bierzychudek, P. 1982. The demography of jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological Monographs*. **52**: 335-351.
- Cardel, Y., V. Rico-Gray, J. García-Franco, y L. Thien. 1997. Ecological status of *Beaucarnea gracilis*, an endemic species of the semiarid Tehuacán Valley, México. *Conservation Biology* **11**:367-384.
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models: Construction, analysis, and interpretation*. Sinauer Associated. Inc. Publishers. Estados Unidos de América.
- Caswell, H, y M. Trevisan. 1994. Sensitivity analysis of periodic matrix models. *Ecology* **75**: 1299-1303.
- Colunga-García, P., y Zizumbo-Villareal, D. 2007. El tequila y otros mezcales del centro-occidente de México: domesticación, diversidad y conservación de germoplasma. En: Colunga-García, P., A. Larqué, L. Eguiarte, y D. Zizumbo-Villareal. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. pp. 113-131.
- Dahlgren, R., H. Clifford, y P. Yeo. 1985. The Families of the monocotyledons. Structure, evolution, and taxonomy. Springer-Verlag, Alemania.
- de Kroon, H., A. Plaisier, J. van Groenendael, y H. Caswell. 1986. Elasticity: The Relative contributions of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* **6**:1427-1431.

- Declaración de Cancún de países megadiversos afines (DCPMA) en: http://www.cdi.gob.mx/internacional/declaracion_de_cancun_de_paises_megadiversos_afines.pdf. (febrero de 2008).
- Edwards, G. y M. Crawley. Herbivores, seed banks and seedling recruitment in mesic grassland. *Journal of Ecology*. **87**: 423-435.
- Eguiarte, L. 1995. Hutchinson (Agavales) vs. Hubery Dahlgren (Asparagales): análisis moleculares sobre la filogenia y evolución de la familia Agavaceae *sensu* Hutchinson dentro de las monocotiledóneas. *Bol Soc. Bot. México* **56**:45-56.
- Eguiarte, L., y A. Búrquez. 1987. Reproductive ecology of *Manfreda brachystachya*, an iteroparous species of Agavaceae. *Southwestern Naturalist* **32**:169-178.
- Eguiarte, L., M. Duvall, G. Learn, y M. Clegg. 1994. The systematic status of the Agavaceae and Nolinaceae and related Asparagales in the Monocotyledons: An analysis based on the rbcL gene sequence. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **54**: 35-56.
- Eguiarte, L., V. Souza, y A. Silva-Montellano. 2000. Evolución de la Familia Agavaceae: Filogenia, Biología reproductiva y genética de poblaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **66**:131-150.
- Enright, N., y J. Ogden. 1979. Applications of transition matrix models in forest dynamics: *Araucaria* in Papua New Guinea and *Nothofagus* in New Zealand. *Austral Ecology*. **4**: 3-23.
- Estrella, J. 2005. Biología de la polinización de *Agave salmiana* Otto y Salm-Dick en el Valle de Tehuacan-Cuicatlán, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F.
- Ezcurra, E., M. Mazari, I. Pisanty, y A. Aguilar. 2006. *La cuenca de México*. Fondo de cultura económica. México, D. F., p 32.
- Franco, I. 1995. Conservación *in-situ* y *ex-situ* de las agaváceas y nolináceas mexicanas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **57**: 27-37.
- García-Mendoza, A. 1995. Riqueza y endemismos de la familia Agavaceae en México. pp. 59-83. En: E. Linares, P. Dávila, F. Ching, R. Bye, y T. Elias [eds.], Conservación de plantas en peligro de extinción: diferentes enfoques. UNAM, México, D. F.
- García-Mendoza, A. 2000. Revisión taxonómica de *Furcraea* (Agavaceae) en México y Guatemala. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **66**:113-129.

- García-Mendoza, A. 2001. Revisión del género *Furcraea* (Agavaceae). Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM.
- García-Mendoza, A., y R. Galván. 1995. Riqueza de las familias Agavaceae y Nolinaceae en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **56**:7-24.
- García-Meneses, P. 2004. Reproducción y germinación de *Agave cupreata* Trel. Y Berger (Agavaceae) en la localidad de Ayahualco, Guerrero. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Golubov, J., M. Mandujano, M. Franco, C. Montaña, L. Eguiarte, y J. López-Portillo. 1999. Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (honey mesquite). *Journal of Ecology*. **87**: 955-962.
- Golubov, J., M. Mandujano, S. Arizaga, A. Martínez-Palacios, y P. Koleff. 2007. Inventarios y conservación de Agavaceae y Nolinaceae. En: Colunga-García, P., A. Larqué, L. Eguiarte, y D. Zizumbo-Villareal. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. pp. 133-152.
- González, A. 2004. Biología reproductiva y genética de poblaciones del *Agave garciae-mendozae*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México D. F.
- González, A. En preparación. *Agave garcia-mendozae*. En: Eguiarte, E., y E. Scheinvar. Agaváceas y cactáceas de Meztitlán: ecología, evolución y conservación.
- Good-Avila, S., V. Souza, B. Gaunt, y L. Eguiarte. 2006. Timing and rate of speciation *Agave* (Agavaceae). *PNAS* **103**: 9124-9129.
- Halffter, G., y E. Ezcurra. 1992. ¿Qué es la biodiversidad? En Halffter G (Comp.) *La diversidad biológica de Iberoamérica*. Instituto de Ecología A. C. Xalapa.
- Janzen, D. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **7**: 347-391.
- Jordan, P. y P. Nobel. 1979. Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in the Northwestern Sonoran desert. *American Journal of Botany*. **66**: 1079-1084.
- Keeley, J., y W. Bond. 1999. Mast flowering and semeparity in bamboos: the bamboo fire cycle hypothesis.
- Horvitz, C. y D. Schemske. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb projection matrix analysis. *Ecological Monographs*. **65**: 155-192.

- Holl, K. y E. Quiros-Nietzen. 1999. The effect of rabbit herbivory on reforestation of abandoned pasture in southern Costa Rica. *Biological Conservation*. **87**: 391-395.
- Ims, R. 1990. The ecology and evolution of reproductive synchrony. *Trends in Ecology and Evolution*. **5**: 135-140.
- Lefkovich, L. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*. **21**: 1-18.
- Mandujano, M., C. Montaña, M. Franco, J. Golubov, y A. Flores-Martínez. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology*. **82**: 344-359.
- Marr, D., J. Leebens-Mack, L. Elms, y O. Pellmyr. 2000. Pollen dispersal in *Yucca filamentosa* (Agavaceae): The paradox of self-pollination behavior by *Tegeticula yucasella* (Prodoxidae). *American Journal of Botany* **87**:670-677.
- Martínez-Palacios, A. 1998. Evaluación genética y demográfica de *Agave victoriae-reginae* T. Moore y aplicación del cultivo de tejidos para su conservación. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F.
- Molina-Freaner, F., y L. Eguiarte. 2003. The pollination biology of two paniculate agaves (Agavaceae) from northwestern Mexico: contrasting roles of bats as pollinators. *American Journal of Botany* **90**: 1016-1024.
- Mondragón, A. 2001. Flora y Estructura de la comunidad de *Furcraea bedinghausii* en el volcán “El Pelado” México, D. F. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, UNAM.
- Nava, A. Los bosques de la cuenca alta del Rio Magdalena, D.F., México: un estudio de vegetación y fitodiversidad. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Nobel, P. 1992 Annual variations in flowering percentage, seedling establishment, and ramet production for a desert perennial. *International Journal of Plant Science* **153**:102-107.
- Nobel, P., y B. Zutta. 2005. Morphology, ecophysiology, and seedling establishment for *Fouquieria splendens* in the northwestern Sonoran Desert. *Journal of Arid Environments*. **62**: 251–265.

- Orozco-Segovia, A., L. González-Zertuche, A. Mendoza, y S. Orozco. 1996. A mathematical model that uses Gaussian distribution to analyze the germination of *Manfreda brachystachya* (Agavaceae) in a thermogradient. *Physiologia Plantarum* **98**:431-438.
- Pellmyr, O. 2003. Yuccas, yucca moths, and coevolution: a review. *Annals of the Missouri botanical Garden*. **90**:35-55.
- Pellmyr, O., y E. Augenstein. 1997. Pollination Biology of *Hesperaloe parviflora*. *Southwestern Naturalist* **42**:182-187.
- Peters, E., C. Martorell, y E. Ezcurra. 2008. Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (Mammillaria) in the Tehuacá'n Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments*. **72**: 593-601.
- Piñero, D., M. Martínez-Ramos, y J. Sarukhán. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology*. **72**: 977-991.
- Pritchard, H., y A. Miller. 1995. The effects of constant temperatures, light and seed quality on the germination characteristics of *Agave americana*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **57**: 11-14.
- Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity. En Synge H. *The biological aspects of rare plant conservation*. John Wiley and Sons. Chichester. Pp: 205-217.
- Reyes-Olivas, A., E. García-Moya, y L. Lopez-Mata. 2002. Cacti–shrub interactions in the coastal desert of northern Sinaloa, Mexico. *Journal of Arid Environments*. **52**: 431–445.
- Rocha, M., A. Valera, y L. Eguiarte. 2005. Reproductive ecology of five sympatric *Agave littaea* (Agavaceae) species in central Mexico. *American Journal of Botany* **82**:1330-1341.
- Rocha, M., S. Good-Avila, F. Molilna-Freaner, H. Arita, A. Castillo, A. García-Mendoza, A. Silva-Montellano, B. Gaunt, V. Souza, y L. Eguiarte. 2006. Pollination biology and adaptative radiation of Agavaceae, with special emphasis of the genus *Agave*. *Aliso* **22**: 327-342
- Rundel, P. y M. Witter. 1994. Population dynamics and flowering in a Hawaiian alpine rosette plant, *Argyroxiphium sandwicense*, en: Rundel, P., A. Smith, y F. Meinzer. *Tropical alpine environments: Plant form and function*. Cambridge University Press. Pp: 295-306
- Rzedowski, J. y G. Rzedowski. 2001. Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología A. C.

- Santini, B. 2004. Efecto de la heterogeneidad ambiental y el disturbio sobre la dinámica poblacional de dos especies raras del género *Mammillaria* (Cactaceae). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Schafer, W. 1974. Selection for optimal life histories: the effects of age structure. *Ecology*. **55**: 291-303.
- Schaffer, W., y V. Schaffer. 1977. The reproductive biology of Agavaceae: I. Pollen and nectar production in four Arizona agaves. *Southwestern Naturalist* **22**:157-168.
- Serrano, H., E. Solano, y A. Ocampo. 2000. Morfología de semillas, germinación y desarrollo postemergente de tres especies del género *Polianthes* L. (Agavaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **66**:55-65.
- Schupp, E. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*. **82**:399-409.
- Silva-Montellano, A. 2001. Ecología reproductiva y genética de poblaciones de *Agave lechuguilla* (Torr.) en un gradiente latitudinal. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F.
- Silva-Montellano, A., y L. Eguiarte. 2003. Geographic patterns in the reproductive ecology of *Agave lechuguilla* (Agavaceae) in the chihuahuan desert. II. Genetic variation, differentiation, and inbreeding estimates. *American Journal of Botany* **90**:700-706.
- Silva, J., J. Raventos, H. Caswell, y M. Trevisan. 1991. Population responses to fire in a tropical savanna grass, *Andropogon semiberbis*: a matrix model approach. *Journal of Ecology*. **79**: 345-355.
- Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty, y A. Mendoza. 1993. Comparative plant demography – relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*. **81**: 465-476.
- Slauson, L. 2000. Pollination biology of two chiropterophilous agaves in Arizona. *American Journal of Botany* **87**:825-836.
- Smith, A. y T. Young. 1994. Population biology of *Senecio keniondendron* (Asteraceae) – an Afroalpine giant rosette plant, en: Rundel, P., A. Smith, y F. Meinzer. *Tropical alpine environments: Plant form and function*. Cambridge University Press. Pp: 273-293.
- Szarek, S., y G. Holmesley. 1996. Physiological activity in persistent bulbils of *Agave vilmoriniana* (Agavaceae) *American Journal of Botany* **83**:903-909.

- Szarek, S., B. Driscoll, C. Shonet, y S. Priebe. 1996. Bulbil production in *Agave* (Agavaceae) and related Genera. *Southwestern Naturalist* **41**:465-469.
- Tiver, F. y M. Andrew. 1997. Relative effects of herbivory by sheep, rabbits, goats and kangaroos on recruitment and regeneration of shrubs and trees in Eastern South Australia. *Journal of Applied Ecology* **34**: 903-914.
- Tuljapurkar, S. 1989. An uncertain life: demography in random environments. *Theoretical Population Biology*. **35**: 221-294.
- Valverde, T., y J. Silvertown. 1998. Variation in the demography of a woodland understorey herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *Journal of Ecology* **86**:545-562.
- Valverde, T., S. Quijas, M. López-Villavicencio, y S. Castillo. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava field in central Mexico. *Plant Ecology*. **170**: 167-184.
- van Groenendael J., H. de Kroon, y H. Caswell. 1988. Projection matrices in population biology. *TREE* **3**:264-269.
- Vavrek, M., J. McGraw y S. Yang. 1997. Within-population variation in demography of *Taraxacum officinale*: season- and size-dependent survival, growth and reproduction. *Journal of Ecology*. **85**: 277-287.
- Velázquez, A., y F. Romero. 1999. *Biodiversidad de la Región de Montaña del Sur de la Cuenca de México*. Universidad Autónoma Metropolitana. México D. F. pp: 41 – 46.
- Villaseñor, J. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia*. **28**: 160-167.
- Young, T. 1990. Evolution of semelparity in Mount Kenya lobelias. *Evolutionary Ecology* **4**: 157-171.
- Young, T. 1994. Population biology of Mount Kenya lobelias, en: Rundel, P., A. Smith, y F. Meinzer. *Tropical alpine environments: Plant form and function*. Cambridge University Press. Pp: 251-272.
- Young, T., y C. Augspurger. 1991. Ecology and Evolution of long-lived semelparous plants. *Trends in Ecology and Evolution*. **6**: 285-289.

