



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

RECONSTRUCCIÓN DE LA HISTORIA DE LA VIDA DE
Pittocaulon praecox CON BASE EN SU MORFOLOGÍA

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

P R E S E N T A:

JOSE RUBÉN PÉREZ ISHIWARA

DIRECTOR DE TESIS:

DR. MIGUEL FRANCO BAQUEIRO

2011



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

ÍNDICE

Resumen

I. Introducción	1
II. Antecedentes	
II. 1 Organismos modulares y su relación con la arquitectura de las plantas	4
II. 2 Demografía y dinámica poblacional	5
II.3 Modelos demográficos matriciales	6
II. 4 Periodicidad del reclutamiento de plántulas en ambientes naturales	10
III. Justificación y objetivos	13
IV. Métodos	
IV. 1 Sitio y especie de estudio	15
IV. 2 Elección de los individuos de estudio	17
IV. 3 Periodicidad en el reclutamiento de <i>Pittocaulon praecox</i>	18
IV. 4 Matrices periódicas para la población de <i>Pittocaulon praecox</i>	20
V. Resultados	
V.1 Patrones generales en la historia de vida de <i>Pittocaulon praecox</i>	22
V.2 Esfuerzo reproductivo	25
V.3 Arquitectura	27
V.4 Reclutamiento en <i>Pittocaulon praecox</i>	28
V.5 Simulación con matrices periódicas	30
VI. Discusión	
VI. 1 Patrones generales en la historia de vida de <i>Pittocaulon praecox</i>	34
VI. 2 Reclutamiento periódico en <i>Pittocaulon praecox</i>	40
VI. 3 Simulación con Matrices Periódicas	43
VII. Conclusiones	46
VIII. Apéndice	47
IX. Literatura Citada	61

Resumen

Reconstrucción de la historia de la vida de *Pittocaulon praecox* con base en su morfología.

En este estudio se intentó reconstruir la dinámica poblacional de *Pittocaulon praecox* a partir de la morfología de la planta. *Pittocaulon praecox* presenta atributos arquitectónicos muy valiosos que permiten obtener información sobre la edad de las ramas, calcular la edad a la primera reproducción, estimar el esfuerzo reproductivo, conocer el número de eventos reproductivos por individuo, entre otros, de manera rápida y veraz. Además, la relevancia de este estudio muestra también que con el análisis arquitectónico de las ramas se genera información en un periodo de tiempo muy corto, en comparación a un estudio demográfico tradicional. Como complemento, en este estudio se simuló a partir de la utilización de matrices periódicas la importancia del reclutamiento periódico masivo de plántulas y su repercusión en el éxito futuro de esta especie en el Pedregal de San Ángel.

Pittocaulon praecox es un arbusto de la familia *Asteraceae* que habita y es endémico en el Centro y Valle de México, así como en los estados de Hidalgo, Michoacán, Puebla, Veracruz y Oaxaca, entre otros. El presente estudio se llevó a cabo en la Reserva del Pedregal de San Ángel, ubicada en el Campus de Ciudad Universitaria, localizada al Sur de la Cd. de México. *P. praecox* es una planta suculenta que presenta un crecimiento discontinuo determinado por la estacionalidad de la zona. Cada crecimiento anual de *P. praecox* se manifiesta en el tallo como una compactación de las cicatrices foliares producidas hacia finales de la época de crecimiento (verano). Asimismo, debido a que la floración ocurre solamente en los meristemos terminales, ésta tiene como consecuencia que la continuación del crecimiento vegetativo al año siguiente se realice a partir de la liberación de yemas laterales, localizadas por debajo del meristemo apical. Así, se produce la forma de candelabro típica de esta especie. Por lo anterior, con la excepción de la muerte del meristemo terminal por causas diferentes de la floración, la presencia de una ramificación es indicadora de la presencia de un evento reproductivo.

El registro de las cicatrices foliares sobre el tallo original mostró que la edad promedio en la que las ramas de *P. praecox* alcanzan la edad a la primera reproducción fue de 5.28 años con una moda de 5 años (ramas provenientes de semilla). Debido a que en los primeros años de crecimiento de la rama original no quedan registradas las cicatrices foliares sobre el tallo, este estudio detectó que las ramas pueden tardar de 5 a 10 años más en alcanzar una edad reproductiva y que las cicatrices sean evidentes en el tallo. De ahí, que la edad verdadera en que las plántulas alcanzan la edad reproductiva sea muy cercana a los 15 años. En contraste, ramas provenientes del rebrote (provenientes de la parte baja del tallo en los límites con la raíz), alcanzan la edad reproductiva con mayor rapidez (entre 3 y 6 años). El análisis modular de 6349 entrenudos mostró que cerca del 50% de los meristemos que crecen en la temporada no producen inflorescencias. Por otra parte, el análisis del esfuerzo reproductivo mostró que éste es muy variable y no se encontró un patrón definido. El análisis modular de los crecimientos anuales mostró que los entrenudos más viejos tienen longitudes más grandes en comparación a entrenudos recientes ("Regla de Corner"). Este análisis también sugirió que existe un límite a la edad de las ramas. En este estudio se encontró que la edad máxima de las ramas de un individuo puede estar cercana a los 50 años.

Un análisis con matrices periódicas reveló que un reclutamiento exitoso masivo (c.a. de 1500 plántulas reclutadas en la temporada de 1992 en una hectárea), es capaz de mantener a la población estable por al menos 200 años. Es decir, un evento de esta naturaleza sin cambios extremos en el ambiente cada 200 años permite que la población de *P. praecox* no presente valores por debajo de uno en λ . Las plántulas que sobrepasan el cuello de botella en las etapas tempranas tienen altas posibilidades de alcanzar categorías de tamaño de juveniles y adultos. Observaciones de campo mostraron que los adultos de *P. praecox* pueden perder toda su parte aérea por incidencia del fuego o parásitos, sin embargo, tienen la capacidad de rebrotar y persistir indefinidamente.

I. Introducción

La implementación de las técnicas demográficas para el estudio de poblaciones vegetales constituye una herramienta muy útil para el entendimiento de los patrones que pudiesen estar regulando los números poblacionales de las especies. En los últimos años, el desarrollo de estas técnicas ha progresado de una manera importante en el aspecto analítico y, por ende, en la interpretación de los resultados (de Kroon *et al.* 1986; Martínez-Ramos *et al.* 1988; Caswell 1989; Enright *et al.* 1995; Toft 1995). La diversidad de los métodos analíticos, así como de los enfoques modulares, han generado gran cantidad de trabajos que abordan de muy diferentes maneras los aspectos demográficos de poblaciones de plantas (e.g., Harper 1977; Harper & White 1974; Sarukhán 1978; Bullock 1980; Piñero *et al.* 1982; Hutchings *et al.* 1991; Felfili 1995; Eriksson & Froborg 1996; Piqueras & Klimes 1998; Vaughton 1998; Gross 2002, por citar algunos). En particular, la clasificación de las plantas como organismos modulares ha resultado ser un enfoque práctico y útil para estudiarlas desde un punto de vista que toma en cuenta la capacidad de crecimiento que puede ser potencialmente ilimitada, en muchos casos. La utilidad de este enfoque está implícita en el hecho de que las plantas están compuestas de unidades (módulos) repetidas que determinan el que estos organismos tengan un nivel de complejidad diferente al de los organismos unitarios (Harper 1981; de Steven 1989; Tuomi & Vuorisalo 1989; Sprugel *et al.* 1991; Gallegos *et al.* 1992; Gallegos *et al.* 1993; Mendoza *et al.* 1987; Andrews 1998; Mendoza & Franco 1998; Hall & Hughes 1996; Rinkevich 2002; Collado-Vides 2001).

Para plantas leñosas, los estudios que describen los patrones de crecimiento (producción de módulos) mortalidad de meristemas, producción de frutos y autonomía modular en ramas independientes han cobrado especial interés en los últimos años (Sprugel *et al.* 1991). Gran parte de estos trabajos se han dedicado a evaluar la autonomía fisiológica de las ramas (Gray 1983; Gray & Schlesinger 1983; Heywood & Levin 1986; Hardwick 1986; Slade & Hutchings 1987(a); Slade & Hutchings 1987 (b); Kelly 1990; Caraco & Kelly 1991; Sprugel, *op. cit.* 1991; de Kroon & Hutchings 1995, entre otros) y recientemente se han enfocado en el aspecto demográfico arquitectónico de las mismas (Pinard 1993; Martínez-Balleste 1995; Ishii & Takeda 1997; Golubov *et al.* 1999; Valverde & Pisanty 1999; Blinova 2000; Kubota 2000; Umeki & Kikuzawa 2000; Collado-Vides 2001; Cooper *et al.* 2003).

Realizar estudios demográficos enfocados en la arquitectura de las plantas, provee información rápida y veraz de su dinámica modular (ramas, meristemas de crecimiento, meristemas reproductivos, entre otros), en comparación con muestreos periódicos de corto y mediano plazo en plantas perennes. Sin embargo, pocas plantas presentan características morfológicas tales que permitan realizar un estudio demográfico utilizando su arquitectura como base informativa. En este sentido, se escogió una población de *Pittocaulon praecox* (arbusto de la familia *Asteraceae* que se distribuye únicamente en los estados de Jalisco, Michoacán, Guerrero, Oaxaca, Puebla, Veracruz, Tlaxcala y el Centro y Valle de México) que habita en el Pedregal de San Ángel, presenta una arquitectura y una morfología muy particular, donde la presencia de cicatrices foliares anuales en su tallo permite conocer la frecuencia de eventos reproductivos, estimar el esfuerzo reproductivo, la estructura de edades, entre otros, así como tener una idea muy cercana de la edad verdadera de las ramas. En muchas especies de plantas, la edad de la planta debe inferirse de una manera un tanto subjetiva y en la mayoría de los casos se deduce a partir de su tamaño. El tamaño puede ser un buen indicador de la edad, sin embargo, es un estimador cuyo error seguramente es grande y difícil de cuantificar (Franco 1990).

Otra característica que presenta *P. praecox* es la posibilidad de conocer el número de eventos reproductivos que cada individuo en ha tenido a lo largo de su vida, a partir de contabilizar las cicatrices foliares del tallo. En la mayor parte de las especies de plantas, conocer la edad de las ramas y contabilizar los eventos reproductivos pasados son rasgos casi imposibles de determinar a partir de un simple análisis arquitectónico. Por lo anterior, la presencia de estas características en *P. praecox* hacen que esta especie constituya un excelente candidato para realizar un estudio demográfico con base en su arquitectura y, así, intentar reconstruir su historia de vida. Entiéndase la *historia de vida* como la recopilación de eventos demográficos pasados (relacionados con la supervivencia, el crecimiento y la reproducción) que pueden ser registrados en los tallos de *P. praecox*.

Este trabajo pretende reconstruir parte de la historia demográfica de *Pittocaulon praecox* en el Pedregal de San Ángel, México, utilizando como base la arquitectura de la planta. Para realizar lo anterior, se obtuvo información sobre su demografía a tres niveles: módulos (producción de entrenudos), ramas y genets. Esta información permitió conocer la edad de las ramas, la cantidad de eventos reproductivos a lo largo de su vida, estimar la

edad de los genets y estimar el esfuerzo reproductivo de las ramas calculado como la proporción de meristemas reproductivos que se producen cada año.

Por otra parte, como complemento al análisis arquitectónico de *P. praecox*, se exploró también la importancia del reclutamiento de plántulas por vía sexual. El reclutamiento de plántulas en especies perennes con ciclos de vida largos es un proceso que en muchas especies ocurre esporádicamente y, por lo tanto, no es fácil de observar en condiciones naturales (Steenberg & Lowe, 1977; Mandujano *et al.* 2001). *Pittocaulon praecox* produce flores y semillas año con año, sin embargo, esta producción de semillas no siempre se ve reflejada en el reclutamiento de plántulas. La mayor parte de las plántulas reclutadas anualmente no persiste al año siguiente (observación personal). Bajo este argumento, la utilización de *matrices periódicas de proyección poblacional* constituye una herramienta muy útil para describir el comportamiento de reclutamiento esporádico en *P. praecox*. Por lo anterior, surgen las siguientes preguntas: 1) ¿Que tan frecuente es el reclutamiento exitoso de plántulas en *P. praecox*? y 2) Si el reclutamiento ocurre esporádicamente; ¿Es lo suficientemente alto para mantener a la población estable o en crecimiento?.

II. Antecedentes

II. 1 *Organismos modulares y su relación con la arquitectura de las plantas*

Un organismo modular está constituido por la repetición de sub-unidades físicamente relacionadas entre sí, conocidas como módulos (Harper & White 1974; Tuomi & Vuorisalo 1989). Un módulo (Hallé 1986; Perreta & Vegetti 2006) puede reconocerse como una estructura constituida por metámeros (nivel más bajo de integración) y que una vez determinada su estructura y función a partir de la definición del meristemo apical, puede dar origen a hojas, tallos y ramas de una planta. Comúnmente, los organismos modulares se ramifican, producen raíces adventicias y en ocasiones las conexiones entre las ramas se pierden y las diferentes partes que los conforman se separan. Este potencial de separarse en partes fisiológicamente independientes (por ejemplo en *Hydra spp.* y las lentejas de agua del género *Lemna* (Tuomi & Vuorisalo 1989) permiten la definición al concepto de ramet: la porción de una planta que se separa del genet original y que tiene la misma información genética que su antecesor, pero con capacidad de vida fisiológica independiente. Por otro lado, el genet es el organismo genético, real u original capaz de vida independiente, proveniente de un cigoto y que contiene información genética única.

En los organismos unitarios (eg., artrópodos, seres humanos), la ontogenia es predecible, direccional e irreversible: la juventud, la madurez sexual y la senescencia, por mencionar grandes escalones del desarrollo, están fijos y vinculados con determinado nivel de avance en el tamaño. Ambos procesos (crecimiento y desarrollo) son altamente predecibles en los organismos unitarios. En contraste, en los organismos modulares, que en su mayoría son sésiles, como es el caso de las plantas superiores (Harper 1977; Franco, 1990) aspectos como la forma, el tamaño o el desarrollo, no son correlativos ni predecibles. Los individuos están compuestos de un número variable de módulos, los cuales producen módulos similares, siendo su desarrollo muy dependiente del ambiente. En las plantas superiores, el módulo básico está constituido por una hoja con su yema axilar y el entrenudo correspondiente del tallo; cada yema produce nuevos entrenudos y hojas, cada una con su respectiva yema axilar. De esta manera, la planta entera crece acumulando módulos de manera sucesiva. En algún momento o etapa del desarrollo, aparece una clase nueva de módulo, asociado con la reproducción: en este caso, la yema floral. Las raíces son también modulares, si bien un tanto diferentes, al igual que los tallos aéreos o subterráneos.

De lo anterior se desprende la gran versatilidad que muestran las plantas que en complicidad con el ambiente tienen la oportunidad de diversificar e improvisar la dinámica más adecuada para sobrevivir, crecer y reproducirse. Así, la ecología de poblaciones de plantas se ha centrado en estudiar los factores que promueven y afectan este comportamiento, así como en la creación de herramientas matemáticas que permitan el análisis de los patrones demográficos mencionados (Franco 1990).

II. 2 *Demografía y dinámica poblacional*

El estudio de la dinámica de poblaciones de plantas ha generado información muy valiosa para intentar conocer los factores bióticos (e.g. herbivoría, competencia, depredación) y abióticos (precipitación, temperatura, pH del suelo, salinidad, entre otros) que regulan los procesos de supervivencia, crecimiento y fecundidad en las poblaciones naturales (e.g., Klemow & Raynal 1983; Franco 1990; Vaughton 1998; Drewa *et al.* 2002; Warner & Cushman 2002; Mollet & Cailliet 2002). La demografía ha mostrado ser una herramienta muy útil para cuantificar y comprender la variación en el tiempo de los números poblacionales (Harper & White 1974).

Los estudios demográficos surgieron con el propósito de conocer los cambios numéricos que ocurren en las poblaciones humanas (Malthus 1798; en Sadava 2002). Este tipo de estudios ha fomentado el conocimiento de la dinámica de poblaciones humanas y también de animales y de plantas. Si se busca conocer solamente el número de habitantes por unidad de área y estimar las tasas de natalidad y mortalidad de una población, los estudios demográficos son muy útiles para detectar patrones de supervivencia, crecimiento y fecundidad para grupos particulares de individuos. Estos métodos fueron adoptados por los ecólogos y han permitido generar información muy valiosa de los parámetros demográficos en poblaciones naturales y manejadas de plantas y animales (Franco, 1990).

Uno de los métodos más prácticos y útiles para describir la estructura y dinámica de una población son las Tablas de Vida, ya sean dinámicas (horizontales) o estáticas (verticales) (Begon & Mortimer 1981). A pesar de que las plantas y los animales son organismos con comportamientos y estrategias completamente distintas, este método es aplicable para ambas y es adecuado para describir la estructura y dinámica de poblaciones en la que los individuos se clasifican en edades o estadios. Por otro lado, en particular para

este estudio, la utilización de modelos matriciales permitió analizar los procesos de reclutamiento, supervivencia, crecimiento y reclutamiento de una manera fácil y práctica.

II. 3. Modelos demográficos matriciales

Otra forma de representar la dinámica de una población es a través de modelos matriciales. Estos modelos surgen como una alternativa para expresar el crecimiento poblacional de una manera compacta y sencilla. El modelo matricial original fue introducido por Lewis y Leslie en el año de 1945 (Caswell 1989).

En general, el álgebra de matrices permite resumir y manipular una gran cantidad de datos que con otros métodos sería más complejo de realizar (Caswell 1989). Una matriz de proyección poblacional se puede describir como un arreglo numérico en renglones y columnas que permite plasmar la dinámica del ciclo de vida de poblaciones particulares.. Este arreglo en renglones y columnas permite identificar las contribuciones o transiciones entre diferentes categorías de edad. Para una matriz $\mathbf{A}=\{a_{ij}\}$, cada elemento contiene las contribuciones que el individuo promedio de la categoría j hace a la categoría i en un intervalo de tiempo de t a $t+1$. En consecuencia, la matriz está conformada por los datos de fecundidad de la población en cuestión y las probabilidades de transición entre categorías de edad (Caswell 1989). La fecundidad promedio de los individuos de cada categoría de se colocan en el renglón superior (contribuciones de cada una de las categorías adultas a la categoría de recién nacidos, a_{0j}) y el crecimiento entre categorías se coloca por debajo de la diagonal principal (a_{ij} donde $i=j+1$). A esta matriz demográfica donde la población está clasificada por edades se le conoce como *matriz de Leslie* (Leslie 1945) y tiene la siguiente forma (Fig.1):

		Estadio al tiempo t				
		0	1	2	3	4
Estadio al tiempo t+1	0	0	0	F_2	F_3	F_4
	1	G_{10}	0	0	0	0
	2	0	G_{21}	0	0	0
	3	0	0	G_{32}	0	0
	4	0	0	0	G_{43}	0

Figura 1. Estructura de una matriz de Leslie.
Los individuos se clasifican por edades.

En este ejemplo, F_i representa los valores de fecundidad promedio de los individuos en cada una de las categorías adultas, es decir, reproductivas, en este caso de 2 a 4. Por simplicidad, se ha omitido el primer valor del subíndice, el cual es cero (F_{0i}). G_{ij} representa los valores de transición entre categorías de edad o envejecimiento (la proporción de sobrevivientes que transitan de una edad a otra).

La matriz de Leslie está estructurada en categorías de edad, restringiendo a los individuos de cada categoría a transitar simultáneamente a la siguiente categoría en un intervalo de tiempo dado. Todos los individuos de una misma categoría de edad transitan a la siguiente al cabo del intervalo t . De esta manera, no existen individuos que permanezcan en la misma categoría de edad de un tiempo al siguiente. Por lo anterior, los individuos sólo pueden seguir dos vías: pasar a la siguiente categoría o morir. Si los individuos de alguna de las categorías es reproducen, su progenie ingresa a la primera categoría de edad.

En contraste, gran parte de los organismos que conforman la naturaleza presentan ciclos de vida con cohortes muy particulares. Tal es el caso de las plantas, en que las categorías de edad no son evidentes y por ende, la duración de las categorías de tamaño y/o estado son variables continuas. En consecuencia, el modelo idóneo para grupos de individuos con categorías de estado diferentes de la edad es el modelo de *Lefkovitch* (Lefkovitch 1965). En éste, las categorías representan estadios del ciclo de vida como pueden ser aquellos por los que pasan los insectos (huevo, larvas de diferentes estadios, pupa y adulto) u organismos de diferentes categorías de tamaño.

Un ejemplo sencillo del modelo de Lefkovitch, en el cual los individuos pueden permanecer en la misma categoría (S_i =estasis), transitar a la categoría siguiente (G_{ij} donde $i=j+1$) y producir descendientes por vía sexual, (F_i) se presenta a continuación (Fig. 2):



Figura (2). Diagrama de una Matriz de Lefkovitch los individuos pueden permanecer en su misma categoría entre t y $t+1$.

En el caso de las plantas, los parámetros demográficos como supervivencia, crecimiento y fecundidad están relacionados con el tamaño del individuo y en pocas ocasiones se pueden relacionar directamente con una edad cronológica (Silvertown *et al.* 1993). Por esta razón, las matrices de Lefkovitch se utilizan con mayor frecuencia al trabajar con plantas.

Con la finalidad de explicar el desarrollo de un modelo matricial, se describe a continuación la proyección temporal.

Modelo: $N_{t+1} = AN_t$, donde N corresponde al vector que contiene la densidad (número de individuos) de cada una de las categorías de la población en dos tiempos sucesivos (t y $t+1$) y A es la matriz de proyección poblacional, que integra una serie de parámetros de importancia fundamental en el entendimiento de la estructura y dinámica de la población. Al proyectar el modelo en el tiempo, bajo las condiciones de constancia de la matriz A supuestas por el modelo, la población tiende hacia una estructura estable de edades o estadios (para matrices de Leslie o Lefkovitch, respectivamente). Una vez alcanzada la estructura estable, existe un parámetro (λ) que cumple con la condición $N_{t+1} = \lambda N_t$. λ es el eigenvalor dominante de la matriz A , el cual es equivalente a la tasa finita de crecimiento poblacional, cuyo comportamiento demográfico se resume en la matriz A y cuantifica si la población tiende a crecer ($\lambda > 1$), decrecer ($\lambda < 1$) o permanecer estable ($\lambda = 1$). Existen dos vectores asociados con λ , conocidos como eigen-vectores derecho (w) e izquierdo (v) que describen, respectivamente, la estructura estable de edades o estadios y el valor reproductivo del individuo promedio de cada una de las categorías de

la población. Estos vectores cumplen con las siguientes propiedades: $Aw = \lambda w$ y $vA = \lambda v$ (de Kroon *et al.* 1986, Caswell 1989).

Dos elementos a considerar en el análisis de matrices son la sensibilidad y la elasticidad de cada uno de los coeficientes de la matriz de transición, es decir las matrices de sensibilidad y elasticidad. La sensibilidad ($S=\{s_{ij}\}$) mide el efecto absoluto que un cambio infinitesimal en cada uno de los coeficientes de la matriz produce en λ . Por su parte, la elasticidad ($E=\{e_{ij}\}$) mide el efecto relativo que un cambio infinitesimal en cada uno de los coeficientes de la matriz produce en λ . Matemáticamente, los elementos de las matrices de sensibilidad y de elasticidad que se definen como:

$$s_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{\langle v, w \rangle} \quad \text{y} \quad e_{ij} = \frac{\partial \lambda / \lambda}{\partial a_{ij} / a_{ij}} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{a_{ij}}{\lambda} s_{ij}$$

en donde $\langle v, w \rangle$ es el producto escalar entre los dos eigenvectores de la matriz de proyección poblacional A .

La matriz de elasticidad tiene la propiedad de que $\sum_i \sum_j e_{ij} = 1$ (de Kroon *et al.* 1986; Mesterton-Gibbons 1993), lo cual permite comparar entre poblaciones o entre especies las contribuciones que los diferentes elementos de la matriz o los distintos procesos demográficos (S_{ii} , G_{ij} , F_i) tienen sobre λ (Silvertown *et al.* 1993).

El modelo poblacional supone que la inmigración y emigración de individuos se mantiene constante, es decir que no hay ingresos ni egresos de individuos durante el período de estudio y de proyección (Begon *et al.* 1990). Asimismo, debe tomarse en consideración que la variación de factores extrínsecos (humedad y temperatura, entre otros) y los factores intrínsecos como la estructura de la población y la denso-dependencia hacen que las poblaciones naturales fluctúen (Franco 1990). Como corolario, las herramientas de análisis de las matrices de proyección poblacional han permitido desarrollar un conocimiento amplio y detallado de la dinámica poblacional en diferentes grupos de plantas y animales (Hsu & Lin 2001, Kazmaier *et al.* 2001, Caswell 2007, Ellner & Rees 2007), permitiendo así su estudio y comprensión.

II. 4 *Periodicidad del reclutamiento de plántulas en ambientes naturales*

Un gran número de estudios de dinámica de poblaciones naturales considera que las variaciones en el comportamiento demográfico de las poblaciones de un año al otro, se deben a fluctuaciones temporales alrededor de un comportamiento promedio que, una vez conocido, refleja adecuadamente las propiedades demográficas de la población. Sin embargo, la mayor parte de los estudios demográficos con plantas no realizan un seguimiento de la supervivencia y mortalidad de las plántulas que germinaron en años diferentes y cohortes particulares (Watson *et al.* 1997; Pierson & Turner 1998; Caldato *et al.* 2003; Villegas *et al.* 2003). La mayor parte de los estudios demográficos únicamente describen comportamientos generales de las categorías de tamaño mas conspicuas y e ignoran, en ocasiones la importancia del destino de diferentes cohortes de plántulas y su impacto en el mantenimiento de poblaciones futuras (Oostermeijer *et al.* 1996; Iida & Nakashizuka 1998). El hecho de que hasta la fecha se evite hasta cierto punto trabajar con poblaciones que presentan problemas para la estimación de algunos de sus parámetros demográficos ha dado la impresión de que son dificultades metodológicas en la obtención de los datos, más que verdaderas diferencias en la dinámica de las especies, lo que ha limitado el avance del conocimiento del reclutamiento masivo periódico de plántulas.

En ambientes con una amplia variación ambiental entre años, es común encontrar que un gran número de especies de plantas perennes, en particular especies leñosas (árboles y arbustos), presentan estructuras poblacionales que se alejan mucho de la distribución de “*J invertida*” que refieren como comunes en la naturaleza (eg. gran cantidad de nacimientos, mortalidad intensa en etapas tempranas y aumento de la supervivencia y tamaño en etapas medias y maduras del ciclo de vida de los organismos (Krebs 1985; Begon *et al.* 1990; Caldato *et al.* 2003). Frecuentemente, estas distribuciones presentan altibajos que parecerían indicar pulsos discretos de reclutamiento y/o mortalidad a lo largo del tiempo. El enfoque demográfico tradicional ha pretendido incorporar esta variación en la forma de error o variación estocástica, sin embargo pocos autores han reconocido este comportamiento como un proceso común y natural (Caswell & Trevisan 1994).

El *modelo matricial* general supone que la estructura y tamaño poblacionales en un tiempo determinado representan la estructura de la población al tiempo anterior, además de la matriz de datos demográficos (**A**) resume adecuadamente la dinámica de la población

(Caswell 1989). De esta forma, si existe variación año con año en estos parámetros y se realizan observaciones por un número suficiente de años para capturar esta variación, basta hacer un promedio de los coeficientes anuales de los parámetros de la matriz para obtener un modelo promedio ideal de la dinámica poblacional a largo plazo. El problema con este enfoque es que arbitrariamente elimina la heterogeneidad temporal de la variación demográfica, un componente fundamental de la dinámica de las poblaciones naturales.

Por lo tanto, el fenómeno de pulsos de reclutamiento, mortalidad o cualquier otro proceso demográfico, es no sólo metodológicamente sino también conceptualmente diferente del fenómeno de variación estocástica. En especies perennes, diversos estudios han mostrado que el reclutamiento masivo de plántulas puede ser un evento ocasional que puede presentarse únicamente en muy pocas ocasiones a lo largo de un ciclo de vida particular (Franco, 1990; Blank *et al.* 1998; Pierson & Turner 1998; Mandujano *et al.* 2001; Alfonso-Corrado *et al.* 2007). Así, en un ambiente que varía cíclicamente, los procesos demográficos pueden estar fluctuando de manera periódica. Un ejemplo claro de la variación cíclica es la estacionalidad dentro de un año. Por ejemplo, la floración y la fructificación pueden ocurrir, respectivamente, a principios y final de la primavera, mientras que la germinación y el crecimiento se presentan en el verano. Si la matriz de proyección poblacional se calcula para un periodo anual, no hay necesidad de distinguir entre esas épocas del año pero, si esta distinción se hiciera, observaríamos que la matriz correspondiente a cada una de las estaciones carecería de alguno o algunos de los procesos demográficos. En concreto, la gráfica del ciclo de vida de la especie estaría desconectada en una o varias de sus fases, es decir, no habría una sucesión inmediata entre cada una de ellos. Este fenómeno ocurre en especies perennes cuyos cambios numéricos extremos de un proceso en particular (e.g. reclutamiento) se presentan a manera de pulsos discontinuos en el tiempo. La diferencia en este caso es que la periodicidad puede no mostrar la misma regularidad que las estaciones, sino que, podría presentarse, por ejemplo, una primavera seguida de varios veranos, o simplemente tener “estaciones raras” que ocurren sólo ocasionalmente. En el caso en que el patrón en que se dan estos eventos sea hasta cierto punto predecible, el uso de *matrices periódicas* es el enfoque más apropiado (McFadden 1991; Caswell & Trevisan 1994; Rydgren *et al.* 2001).

Para constituir una *Matriz Periódica*, el ciclo consiste entonces de m periodos (medidos en meses, años, u otra unidad de tiempo), descritos por m matrices de transición. El producto de estas matrices describe la dinámica del sistema en un periodo de iteración que es igual al tiempo de duración del ciclo, por ejemplo, de varios años.

Supóngase que el ciclo está compuesto de m fases y que B^1, B^2, \dots, B^m constituyen las matrices que resumen el comportamiento de la población durante cada fase. El producto de estas matrices es equivalente a la matriz de transición A introducida anteriormente y el modelo es ahora: $N_{t+m} = [B^m B^{m-1} \dots B^1] N_t$ o, alternativamente, a $N_{t+m} = A^1 N_t$. El superíndice 1 de la matriz A indica que el ciclo comienza (arbitrariamente) en la fase descrita por la matriz B^1 . No obstante, el ciclo puede comenzar en cualquier fase, identificándose ello en el modelo como $N_{t+m} = A^2 N_t$, $N_{t+m} = A^3 N_t$, etc. Sin embargo, todas las matrices A^i proyectan el mismo valor de λ (Caswell & Trevisan 1994).

Las matrices periódicas se han utilizado para incorporar dentro de un mismo ciclo la variación intra-anual de las tasas vitales (Mc Fadden 1991; Mandujano *et al.* 2001). Por otra parte, también se han utilizado para tratar de describir e integrar la dinámica poblacional entre años, en particular para condiciones ambientales que son muy disímiles y que se presumen cíclicas (Huenneke & Marks 1987; Silva *et al.* 1991 & Hernández-Pedrero 2009, entre otros).

En el caso de este estudio, se observó que *Pittocaulon praecox* presenta un reclutamiento masivo esporádico. Con el uso de matrices periódicas se exploró ¿cuál sería el período (ciclo) máximo sin reclutamiento a partir del cual λ podría disminuir su valor por debajo de la unidad, es decir, que tan frecuentes deben ser los eventos de reclutamiento masivo para permitir la persistencia de la población en el tiempo.

III. Justificación:

La mayor parte de los estudios demográficos documentados se han dirigido hacia el estudio de organismos unitarios bajo el método tradicional de análisis. Este método tradicional consiste en intentar caracterizar la dinámica de la población clasificando a las poblaciones de plantas en categorías de tamaño, reconociéndolas individualmente y siguiéndolas en el tiempo. Se realizan muestreos periódicos (usualmente 4 veces por año con la finalidad de tener representados todas las estaciones del año) de los individuos marcados y con los datos obtenidos se realizan los cálculos para obtener la proporción de individuos que mueren, sobreviven, crecen y se reproducen a lo largo de un año en particular.

En contraste, este estudio utilizó como referencia la arquitectura modular de *Pittocaulon praecox* y tiene la virtud de que aborda de una manera diferente y práctica la estimación de los parámetros demográficos. En primer lugar, la toma de datos puede llevarse a cabo en cualquier época del año y puede realizarse rápidamente. En segundo lugar, se pueden obtener datos como la edad a la primera reproducción, el crecimiento y la mortalidad de módulos, la incidencia de eventos reproductivos a lo largo de la vida del individuo, la edad del individuo, entre otros, que bajo el método tradicional, requerirían de un tiempo ecológico muy grande para estimarse. El único requisito para aplicar lo mencionado, es reconocer una especie de planta con las características arquitectónicas adecuadas. Tal es el caso de *Pittocaulon praecox*.

Finalmente, la utilización de matrices periódicas permitirá complementar este estudio al incorporar qué está ocurriendo en las primeras fases del desarrollo de las plántulas de *P. praecox*, además de sugerir un posible escenario de la importancia del reclutamiento periódico masivo en especies perennes en el transcurrir del tiempo ecológico.

Objetivo general:

En esta tesis buscamos reconstruir, mediante el análisis modular de la arquitectura de *Pittocaulon praecox*, los parámetros de supervivencia, crecimiento y fecundidad que permitan caracterizar la dinámica poblacional de esta especie en el Pedregal de San Ángel.

Objetivos particulares:

Reconocer la importancia de la modularidad en plantas como una herramienta útil para describir la dinámica de poblaciones en plantas.

Reconocer la importancia y modelar el efecto del reclutamiento periódico en especies perennes.

IV. Métodos

IV. 1. Sitio y especie de estudio

El presente trabajo se llevó a cabo en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), la cuál se localiza en el campus de la Ciudad Universitaria perteneciente a la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), en el sur del D.F. La REPSA tiene una extensión actual de 1.77 m² y representa una de las áreas mejor conservadas y con mayor diversidad de plantas que aún perduran en la Cd. de México (aprox. 337 especies de acuerdo al listado de Castillo-Argüero *et al.* 2004). El clima es Templado sub-húmedo con régimen de lluvias en verano [Cb(w 1)w] y presenta una altitud de 2263 msnm. Topográficamente la REPSA se localiza entre las isotermas de 15.3° C y 15.6° C y entre las isoyetas de 814.7 mm y 952.7 mm, con un promedio de precipitación de 870.2 mm al año (ver Castillo-Argüero *et al.* 2004).

La zona se caracteriza por presentar un tipo de vegetación de matorral xerófilo. La especie representativa de la REPSA es *Pittocaulon praecox*, el cual es un arbusto suculento que se distribuye principalmente en los Estados de Zacatecas, San Luis Potosí, Querétaro, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Edo. de México, Distrito Federal, Puebla y Oaxaca. Dentro del género, destacan 6 especies, entre ellas *P. praecox* las cuales son endémicas del centro y sur de la República Mexicana. Por la abundancia de esta especie, el sitio recibió también el nombre de “*Senecietum praecoxis*”, antiguo nombre de la especie (“*Lugar de Senecio*”; de acuerdo al sistema fitosiológico de Braun-Blanquet) (Rzedowski & Rzedowski 1979). Por lo general habita en lugares rocosos de origen basáltico con suelos muy someros (Rzedowski & Rzedowski 1979). Las poblaciones mejor conservadas de *P. praecox* se localizan en el derrame del Pedregal de San Ángel, que es producto de la erupción del volcán “Xitle” aproximadamente ca. 2500 años (Carrillo 1995). Entre otras especies que ahí se distribuyen destacan también unas cuantas especies de árboles entre las que se puede mencionar a *Schinus molle* (pirúl), *Buddleia cordata* (tepozán) y en las zonas de mayor altitud *Quercus rugosa*. También pueden citarse algunas herbáceas y arbustos que son relativamente abundantes: *Verbesina virgata*, *Wigandia urens*, *Dodonea viscosa* (Alvarez *et al.* 1989) y a últimas fechas ha aumentado la presencia de *Opuntia robusta*.

Por muchos años, el género permaneció bajo el seudónimo de *Senecio*, sin embargo

alrededor del año de 2006 el nombre del género cambió a *Pittocaulon* por dos razones principales: 1) El género *Senecio* comprendía a un número de especies muy diverso y desde la visión de los taxónomos era necesario fragmentarlo, y 2) el significado del género *Pittocaulon* señala perfectamente las características que identifican a la planta. El nombre proviene del griego *Pitta* (resina) y *kaulon* (tallo); “*tallo resinoso que florece temprano-praecox*” (Olson *com. pers.*).

P. praecox florece y fructifica todos los años. En particular en el Pedregal de San Ángel, cada individuo adulto puede llegar a producir hasta 20 racimos. Cada racimo puede presentar unas 20 inflorescencias (capitula) y cada inflorescencia tiene entre 15 y 20 flores hermafroditas en la zona del disco. Además, cada capítulo presenta cinco flores liguladas (en este caso, flores femeninas usualmente estériles) alrededor del mismo (Rzedowski & Rzedowski 1979).

La presencia de *Pittocaulon praecox* imprime una fisonomía característica al Pedregal de San Ángel. Sus tallos suculentos presentan un crecimiento discontinuo determinado por la estacionalidad de la zona. Por lo general, el tallo original que proviene de semilla es el mas viejo y vigoroso, presentando un crecimiento lento al paso de los años. Una vez establecido el individuo, la producción de tallos adicionales (nuevos) se originan a partir de la parte baja del tallo en los límites con la raíz, siendo morfológicamente equivalentes entre ellos, con la diferencia de que su crecimiento es mucho mas rápido que el del tallo original. Cada temporada de lluvias, el crecimiento anual de *P. praecox* se manifiesta en el tallo como una compactación de las cicatrices foliares producidas en la punta de las ramas hacia finales cada época de crecimiento (verano). Asimismo, debido a que la floración ocurre solamente en los meristemos terminales, ésta tiene como consecuencia que la continuación del crecimiento vegetativo al año siguiente se realice a partir de la activación de yemas laterales, que se localizan por debajo del meristemo terminal que muere después de la reproducción. Así, se produce la forma de “candelabro” típica de esta especie (Fig. 3). Esta forma corresponde al modelo arquitectural de Leeuwenberg (*sensu* Hallé *et al.* 1978).

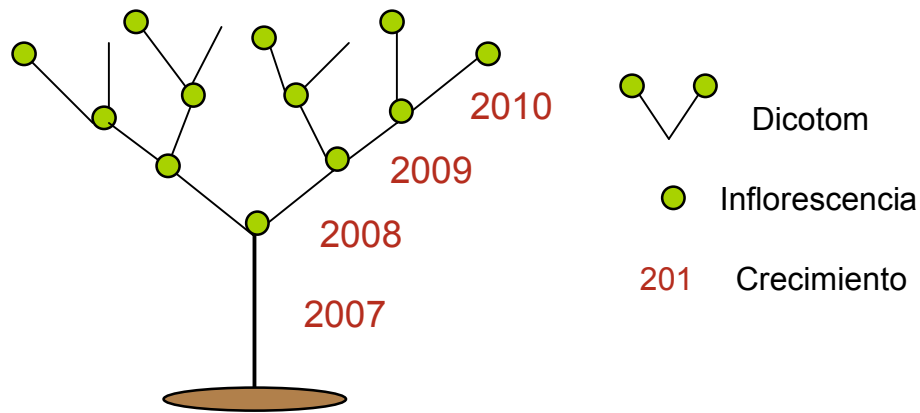


Figura 3. Se muestran los crecimientos anuales (edad) y la arquitectura característica del modelo de Leeuwenberg (Hallé *et al.* 1978).

Por lo anterior, con la excepción de la muerte del meristemo terminal por causas diferentes de la floración, la presencia de una ramificación indica que se presentó un evento reproductivo. La floración se inicia al final de la época seca (entre marzo y abril), cuando la planta se encuentra desprovista de follaje. El follaje comienza a producirse al final de la época de floración, como consecuencia del inicio de la temporada de lluvias (mayo-junio) y perdura en la planta mientras exista suficiente humedad en el suelo. Finalmente, la planta pierde todo el follaje hacia finales del otoño (octubre-noviembre) y permanece así hasta iniciar nuevamente la siguiente época de floración.

IV. 2. Elección de los individuos de estudio

P. praecox presenta grupos densos de individuos en la REPSA. Por tal razón se detectaron y se muestreó un área aproximada de 2.0 ha (cerca de la “Isla de Piedra”, localizada 300 m al oriente de las instalaciones del Instituto de Ecología, UNAM). Para estudiar el patrón de crecimiento, reproducción y esfuerzo reproductivo de esta especie con base en la arquitectura de la planta, se eligieron individuos adultos vigorosos y con abundancia de ramas.

Para determinar la edad a la primera reproducción de los individuos y describir la estructura de edades de la población de ramas, entre los años de 1991 y 1992 se muestrearon 49 adultos reproductivos (genets) de los cuales se escogieron 53 ramas con un total de 6349 meristemos/entrenudos, de los cuales 3087 produjeron una inflorescencia

(48.62 % de los entrenudos han producido inflorescencias a lo largo de la vida de los individuos). Cada una de las ramas se muestreó individualmente desde la base al ápice.

Para determinar la edad de cada genet, se marcaron y contaron los crecimientos anuales dispuestos como cicatrices compactas remanentes de las hojas producidas hacia el final de cada época de crecimiento en la rama principal de cada individuo. Para fines prácticos del estudio, se asumió que el tallo principal de cada individuo (genet) es el que proviene de la germinación de la semilla y por lo general también es la rama mas vieja. De esta manera, la edad del individuo se obtiene al enumerar las cicatrices foliares anuales de la base del tallo principal a las cicatrices foliares del ápice de la misma rama. Como complemento, se elaboró un dibujo arquitectural de cada rama. En estos dibujos se contabilizaron las dicotomías (eventos reproductivos) con la finalidad de conocer la frecuencia reproductiva por año de cada una de las ramas (Fig. 3).

IV. 3. Periodicidad en el reclutamiento de *Pittoculon praecox*.

Con la finalidad de conocer el porcentaje de semillas que germinan cada año, así como determinar el destino de las plántulas que persisten al final de cada temporada de crecimiento, en el periodo de 1988 a 1995 se llevó a cabo un muestreo exhaustivo de plántulas en una parcela permanente de 100 m x 100 m ubicada en *La Isla de Piedra*, localizada a 300 m al oriente del Instituto de Ecología, UNAM dentro de la REPSA. Después de varios años de observación, únicamente en el año de 1992 se registró un reclutamiento masivo de aproximadamente 1500 plántulas que germinaron durante el verano; una vez terminada la época de lluvias (noviembre) el número se había reducido a 486. La dinámica temporal de esta cohorte de 486 plántulas se analiza en los resultados.

Por otro lado, experimentos preliminares sugieren que la mayor parte de las semillas que produce *P. praecox* no son viables. De un promedio de 20 semillas potenciales (flores) por inflorescencia, sólo se genera alrededor de una semilla viable (Obs. pers.), lo que probablemente se deba a una baja eficiencia en la polinización y/o que el sistema reproductivo sea auto-incompatible (no existen estudios formales respecto a este tema). Sin embargo, dada la gran cantidad de racimos que producen los individuos adultos durante la temporada de lluvias, el número de semillas que germinan puede llegar a ser abundante.

Por lo anterior, con el objetivo de conocer la dinámica de las semillas de *P. praecox* que germinan en diferentes ambientes particulares en el Pedregal de San Ángel, se diseñó un experimento simple para evaluar la supervivencia de las plántulas al establecerse en diferentes microambientes. Así, decenas de semillas se pusieron a germinar en laboratorio. Una vez germinadas se trasplantaron 100 plántulas en cada uno de tres diferentes sitios en el Pedregal de San Ángel (sitios planos, grietas y hondonadas). El destino de las plántulas se siguió en el tiempo por varias semanas. Se realizó un análisis de regresión múltiple para establecer si existen diferencias en el tiempo de supervivencia de las plántulas en función del micrositio. Con el objeto de analizar esta relación se realizó como complemento un Análisis de supervivencia (GLIM) para detectar por medio de una exploración simple de medias y error estándar el valor de *Chi 2* para el modelo.

IV. 4. Matrices periódicas para la población de *Pittocaulon praecox*.

Las matrices periódicas son una herramienta muy útil para describir los efectos de la variación cíclica del ambiente, ya sea estacional o de más largo plazo (Caswell & Trevisan 1994). Por lo general, procesos biológicos como el crecimiento, la reproducción y el reclutamiento pueden tener variaciones cíclicas en el tiempo o pueden presentarse solo ocasionalmente debido a la presencia de condiciones ambientales extremas o raras. Un ejemplo de esta variación es el reclutamiento masivo de plántulas, que es un proceso biológico que presenta un gradiente muy amplio de respuesta dependiendo las condiciones de lluvia del año previo (producción de semillas), así como las condiciones de lluvia del año sucesivo (supervivencia y reclutamiento de las plántulas germinadas en la estación). De esta manera, si se concatenan dos años de alta precipitación, la probabilidad de que las semillas de *P. praecox* germinen masivamente de un año al otro puede aumentar significativamente (Higgins *et al.* 2000). Debido a este tipo de dinámicas los procesos demográficos pueden no coincidir en un año en particular y/o estar desconectados en algunos de sus nodos. Con la utilización de matrices periódicas como herramienta de proyección, el ciclo biológico tiene la posibilidad de conectarse naturalmente después de combinar las diferentes matrices anuales de los diferentes procesos involucrados.

Como se ha mencionado, debido a que en la población de *P. praecox* no se presenta reclutamiento numeroso de plántulas todos los años, en este trabajo se utilizó un modelo

periódico para estimar la frecuencia de eventos de reclutamiento que sería necesaria para el mantenimiento de la población, es decir, para que el valor de lambda (λ) producto de la multiplicación de las matrices anuales sea mayor que la unidad. Para dar respuesta a esta pregunta, se utilizaron tres matrices anuales.

En primer lugar, se utilizó una matriz de reproducción que cuantifica los procesos de producción de semillas, su germinación y su establecimiento como plántulas en un año exitoso para estos procesos. La segunda matriz representa un año posterior al año de reclutamiento masivo y cuantifica la permanencia de una porción de estas plántulas en esta misma categoría y el reclutamiento de otra porción a la categoría subsecuente (infantiles). La tercera matriz cuantifica la permanencia y transición entre categorías en años sin reclutamiento.

Con los datos obtenidos en campo se determinó que para simular un evento exitoso de reproducción - reclutamiento, es necesario pre-multiplicar las primeras dos matrices por la matriz de supervivencia un número *indeterminado* de veces (la variable X es igual al número de iteraciones) y verificar el cambio de λ conforme X se incrementa. El producto de la multiplicación de las tres matrices corresponde a un ciclo. Cada ciclo o iteración corresponden a tres años.

La capacidad de supervivencia a largo plazo de la población de *P. praecox* en el Pedregal de San Ángel dependerá de que lambda no disminuya por debajo de 1.

IV. 5. Construcción de la matriz de proyección poblacional para *Pittocaulon praecox*.

Como se ha mencionado anteriormente, el modelo que se utilizó en este trabajo para simular la dinámica poblacional de *P. praecox* fue el modelo de *Lefkovitch*.

En primer lugar, para elaborar la matriz de transición correspondiente se reconocieron las diferencias en tamaño de los individuos de la población a estudiar.

- 1) Las categorías de tamaño se definieron de acuerdo a su ciclo de vida y del conocimiento personal de la biología de la especie. Este método es el mas utilizado y el mas representativo. Existen otros métodos que utilizan algoritmos matemáticos para categorizar a las poblaciones (Moloney 1986), pero en muchas de las ocasiones subestima y/o sobrestima el número de categorías y lo mas importante es que la

división de las categorías resultante por lo general no corresponde con el ciclo de vida de la especie.

- 2) Para este estudio, la población de *Pittocaulon praecox* se dividió en 9 categorías de tamaño con los siguientes intervalos de altura:

Categoría	Altura (cm)
Semillas y plántulas	0 a 10
Infantiles	10 a 20
Juveniles	20 a 30
Adultos 1	30 a 50
Adultos 2	50 a 70
Adultos 3	70 a 100
Adultos 4	100 a 200
Adultos 5	200 a + 400

- 3) Una vez definidas las categorías se determinó para cada una el número de individuos que permanecían en el mismo estado y que proporción pasaba a la siguiente categoría en el lapso de un año (permanencia-diagonal principal) y crecimiento-subdiagonal). Finalmente, se calcularon los valores de fecundidad (fila superior), como la cantidad de semillas promedio producidas por un individuo en un año en particular para cada una de las categorías de adultos. Durante el estudio no hubo mortalidad en la categoría de Adultos 5, sugiriendo que son inmortales. Para fines prácticos del análisis se asumió que la mortalidad en esta categoría fuese de 0.98 (Cuadro 1).

	S	P	I	J	A1	A2	A3	A4	A5
Semillas	0	0	0	0	0.018	0.699	6442	22740	35303
Plántulas	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Infantiles	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0
Juveniles	0	0	0.7	0	0	0	0	0	0
Adultos 1	0	0	0	0.8	0.92	0	0	0	0
Adultos 2	0	0	0	0	0.06	0.92	0	0	0
Adultos 3	0	0	0	0	0	0.06	0.92	0	0
Adultos 4	0	0	0	0	0	0	0.06	0.82	0
Adultos 5	0	0	0	0	0	0	0	0.16	0.98

Cuadro 1. Se presenta como ejemplo la estructura y composición de una de las matrices anuales de transición utilizada en las simulaciones periódicas (Fecundidad, ● permanencia ● y crecimiento ●).

V. Resultados

V. 1. Patrones generales en la historia de vida de *Pittocaulon praecox*

En la distribución de frecuencias para las categorías de edad de 53 ramas de *P. praecox* (Fig. 4), se puede notar que la mayor cantidad de ramas tiene entre 16 y 18 años. Aunque esta distribución refleja nuestra elección subjetiva de ramas de diferentes edades y tamaños, se observa en gran medida que existen pocos individuos con ramas menores de 12 años. Las ramas con edades entre los 18 y 24 años presentan la frecuencia mas alta. En contraste, las ramas con edades mayores a 32 años se presentan en baja frecuencia.

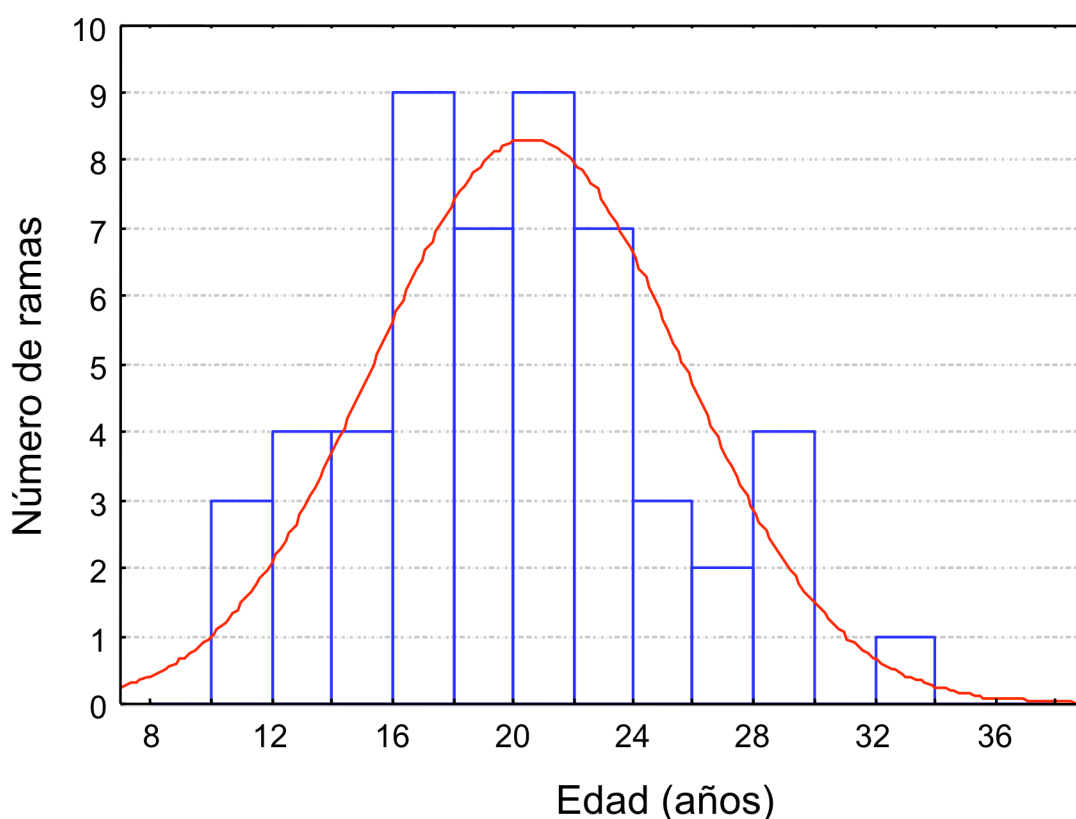


Figura 4. Distribución de frecuencias de categorías de edad de 53 ramas de *Pittocaulon praecox* elegidos para su estudio en el Pedregal de San Ángel.

En la gráfica de distribución de frecuencias de la edad a la primera reproducción de las 53 ramas estudiadas de *P. praecox*, calculados a partir de las marcas observadas en sus tallos (Fig. 5), se observa una distribución asimétrica sesgada hacia los primeros años de vida y la moda está en los cinco años de edad. Se observa también que existen muy pocos individuos que alcanzan la madurez sexual después de los 10 años de vida.

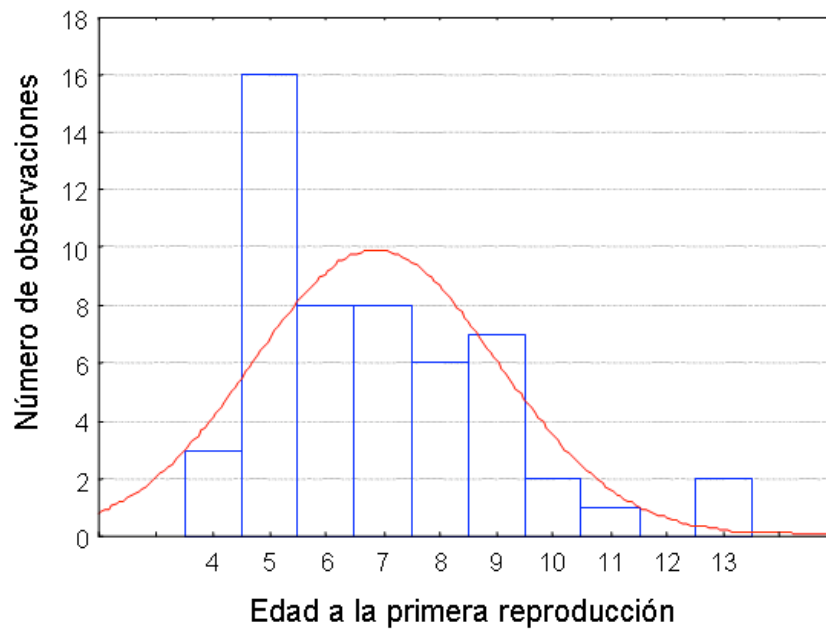


Figura 5. Distribución de frecuencias de la edad a la primera reproducción de 53 ramas de *Pittocaulon praecox*. Notese la distribución asimétrica (sesgada) y la moda en cinco años de edad.

En lo que se refiere al número de meristemas e inflorescencias producidas y la edad aparente de las ramas de *P. praecox* (Fig. 6), se observa que el número total de meristemas (círculos) fue mayor que el de los meristemas que producen inflorescencias (cuadrados). Ello muestra que no todos los meristemas se transforman en inflorescencias todos los años. Sin embargo, es claro que una proporción considerable de meristemas (aproximadamente el 50%) se diferencian hacia a la producción de inflorescencias. También se observa que, a medida que las ramas envejecen, su probabilidad de producir inflorescencias se incrementa.

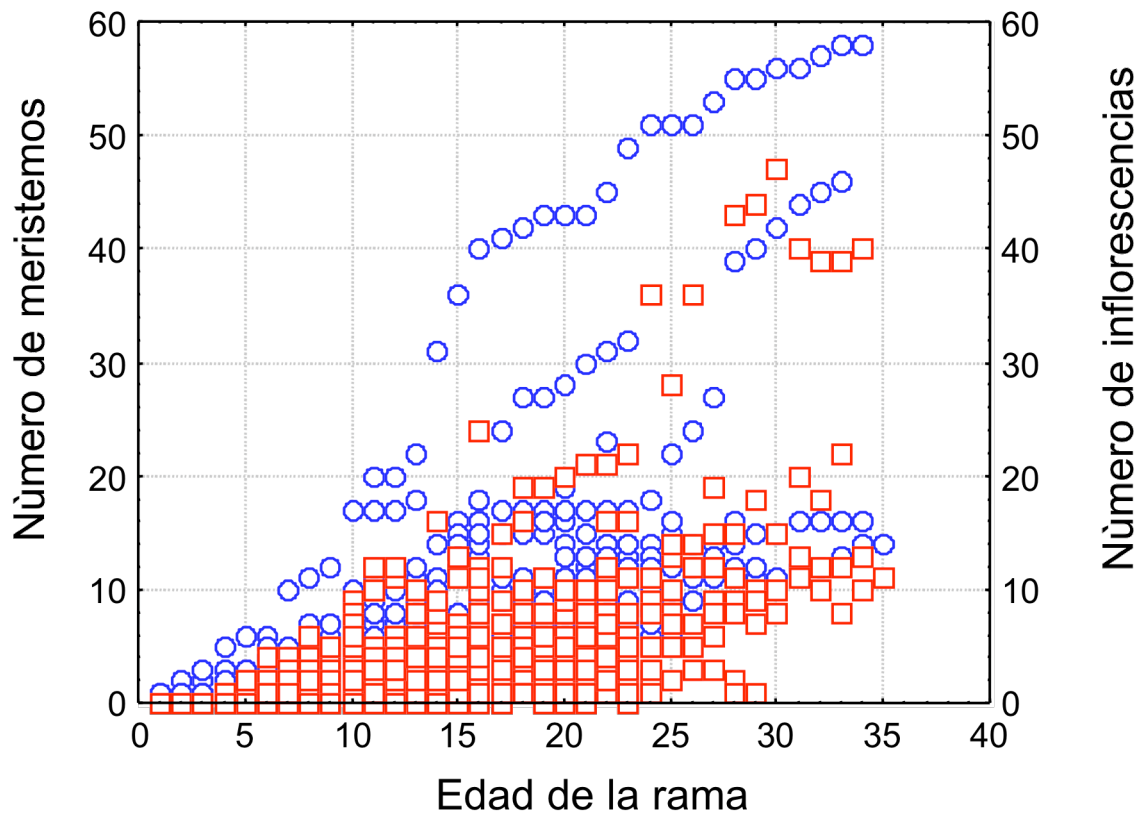




Figura 6. Relación entre el número de meristemos totales  y meristemos reproductivos  y la edad en 53 ramas de *Pittocaulon praecox* (n=6349 meristemos).

V. 2. Esfuerzo reproductivo

El esfuerzo reproductivo (ER; estimado como la proporción de meristemas que producen flores) y la edad de las ramas no se encontró correlación $r = 0.113$; $p = \text{NS}$ (Fig. 7). Se observa que el ER varió ampliamente dentro y sobretodo entre ramas, y además mostró estar en asociación con la edad de la rama. La idea de esta figura es mostrar la gran variación y la ausencia de convergencia hacia un valor mas o menos constante.

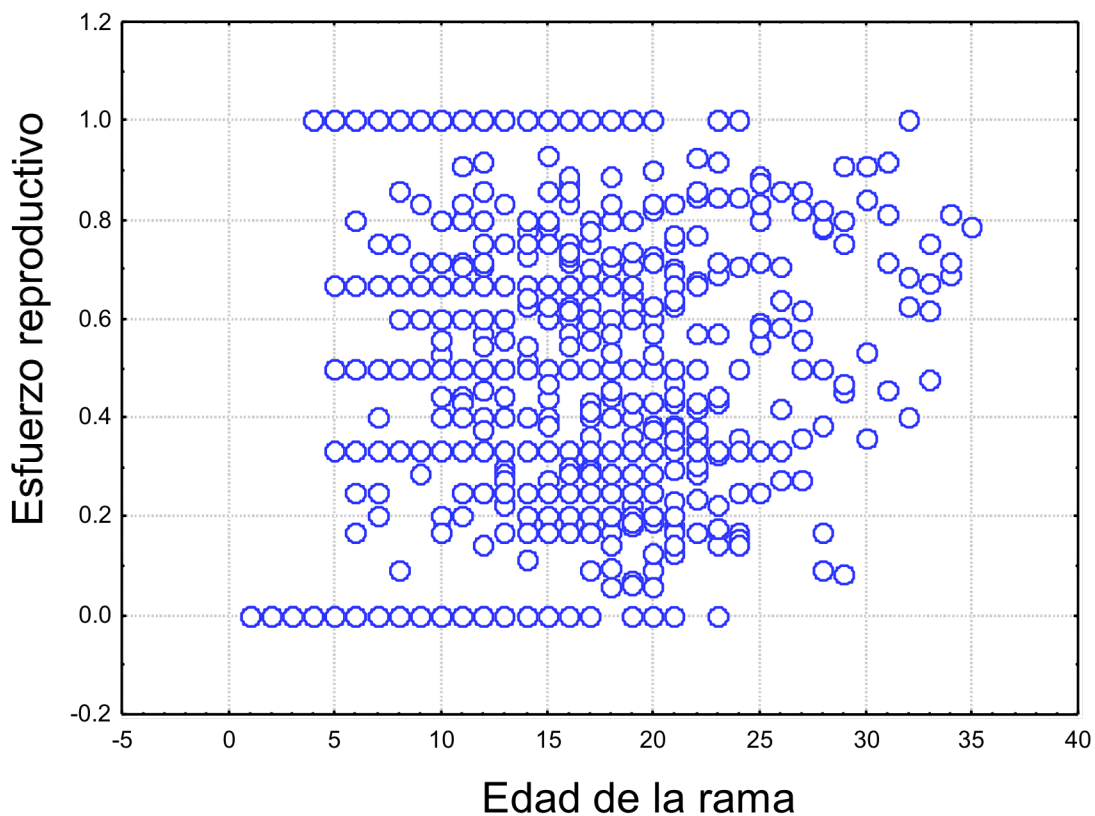


Figura 7. Relación entre el esfuerzo reproductivo y la edad (posición en la planta) de un total de 53 ramas de *Pittocaulon praecox* ($n=6349$ meristemas).

En cuanto a la relación entre el número de inflorescencias producidas y el número de meristemas disponibles en las 53 ramas estudiadas de *P. praecox* (Fig. 8), se observa que independiente de la edad de la rama (estimada a partir del número de meristemas) la producción de inflorescencias fue muy variable. Las ramas que presentan mas de 50 meristemas tienen el potencial de producir, ya sea un número alto de inflorescencias (> de 40), o bien un número muy bajo (< de 20). Se observa también que el límite definido por la línea azul, corresponde a una relación 1:1, es decir, aquella donde cada meristemo produce una inflorescencia.

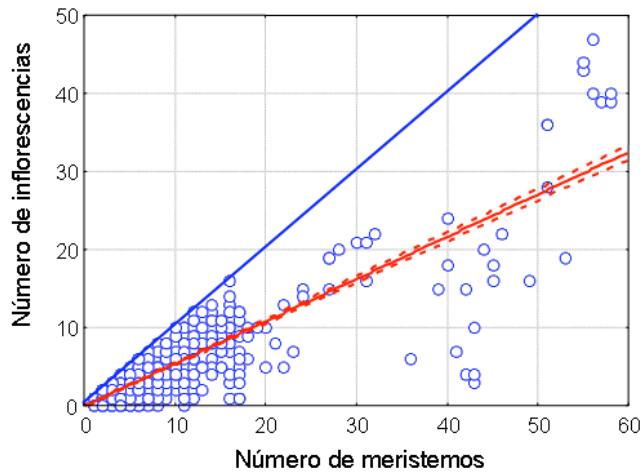


Figura 8. Relación entre el número de inflorescencias producidas y el número total de meristemas disponibles en las 53 ramas estudiadas de *Pittocaulon praecox*. El número de puntos corresponde al número de meristemas-años muestreados, el cual es de 6349. Sin embargo existe una gran sobreposición en muchos de los puntos dando la impresión de un menor tamaño de muestra. La línea roja representa el ajuste lineal (regresión por cuadrados mínimos proporción de varianza explicada = 78%) $y = -0.319 * 0.542x$.

V. 3. Arquitectura

La relación entre la longitud del entrenudo y su posición (edad) dentro de la planta (Fig. 9), mostró que los entrenudos de mayor longitud se producen cuando la planta es joven, alcanzando un máximo cercano a los 50 cm. En contraste, los entrenudos de menor longitud se producen con mayor frecuencia a medida que el individuo se hace mas viejo (< de 10 cm). Los datos muestran también que al parecer existe un límite a la edad de las ramas. En este caso, se observa que el límite está acotado a los 35 años. Es importante señalar que la edad reportada en la Figura 5, está en función únicamente de las cicatrices foliares registradas en las ramas. Si se considera el tiempo que tarda una plántula establecida en llegar a alcanzar su primera reproducción (aproximadamente 30 cm) la cual no queda registrada en la rama, se puede deducir que a la edad de 35 años habrá que aumentarle al menos entre 10 y 15 años. Por consiguiente se puede decir que las ramas pueden llegar a vivir cerca de 50 años.

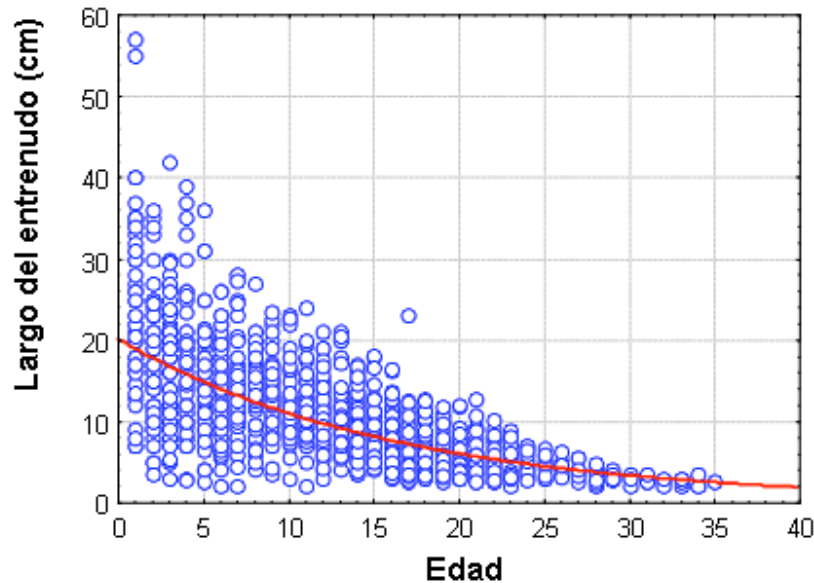


Figura 9. Relación entre la longitud del entrenudo y su posición (edad) dentro de la planta. El porcentaje de la varianza explicada es de 44.2%. La función ajustada es de $y=20,0765 \cdot \exp(-0.0614 \cdot x)$; $p < 0.05$. $n=6349$. Regla de Corner (Hallé *et al.* 1978).

V. 4. Reclutamiento en *Pittocaulon praecox*

Respecto a la curva de supervivencia para las plántulas registradas naturalmente en 1 hectárea en el año de 1992 y monitoreadas hasta el año de 1997 (Fig. 10), se observa que de un total cercano a 500 plántulas registradas al final del verano en 1992, murió la mayor parte en los dos siguientes años mostrando una pendiente negativa. Sin embargo, a partir del intervalo 1995-1996 la mortalidad de las plántulas cesó. En el año de 1997 se registró que sobreviven las mismas 85 plántulas que se registraron en 1995. Un censo posterior realizado en el año de 2002 confirma que aún permanecen vivas.

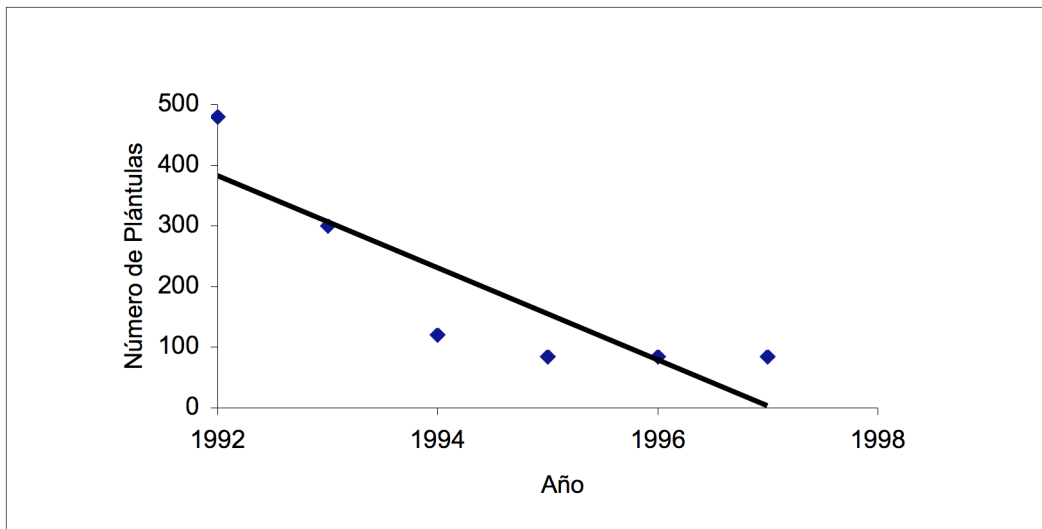


Figura 10. Supervivencia de plántulas de *P. praecox* en condiciones naturales en el Pedregal de San Ángel. Se presenta el Coeficiente de Regresión y el valor de la pendiente ($r=0.8664$; $S=-75.8571$).

Por otro lado, registros preliminares han permitido vislumbrar que la topografía del Pedregal de San Ángel que puede jugar un papel relevante en el éxito del establecimiento de las plántulas de *P. praecox*. En el Cuadro 2, se presentan los datos transformados de la supervivencia de las plántulas de *P. praecox* en los diferentes micrositos (porcentaje).

Supervivencia de plántulas

Tiempo (semanas)	Sitios planos	Grietas	Hondonadas
0.5	1	1	1
1.5	0.8	0.9	1
2.5	0.6	0.85	1
3.5	0.35	0.6	0.9
6	0.1	0.35	0.7
11	0.01	0.15	0.55
17		0.05	0.25
25		0.01	0.05

Cuadro 2. Se presentan los datos de supervivencia de las plántulas introducidas a diferentes micrositios del Pedregal de San Ángel. Los valores en **negritas** originalmente presentaron un valor de 0. Para fines prácticos del estudio estos valores se intercambiaron por **0.01** para poder graficarlos.

De forma gráfica, en la Figura (11) se muestran las curvas de supervivencia de las plántulas trasplantadas cuando se introducen artificialmente en sitios planos, grietas y hondonadas (100 plántulas por sitio). Este análisis mostró el comportamiento de las plántulas en el tiempo. Se observa que las plántulas que se trasplantaron a hondonadas sobreviven algunas semanas más en comparación a plántulas que se trasplantaron a grietas y sitios planos. El análisis estadístico (Regresión múltiple) del modelo integrado sugiere que pudiera existir una mortalidad diferencial entre tratamientos al paso del tiempo, sin embargo no se encontraron diferencias significativas (NS). En complemento a este análisis se realizó un análisis de supervivencia (GLIM), el cuál confirmó que no existen diferencias entre tratamientos para la supervivencia de las plántulas y el sitio de establecimiento ($Chi^2 = 0.645$; $p = NS$).

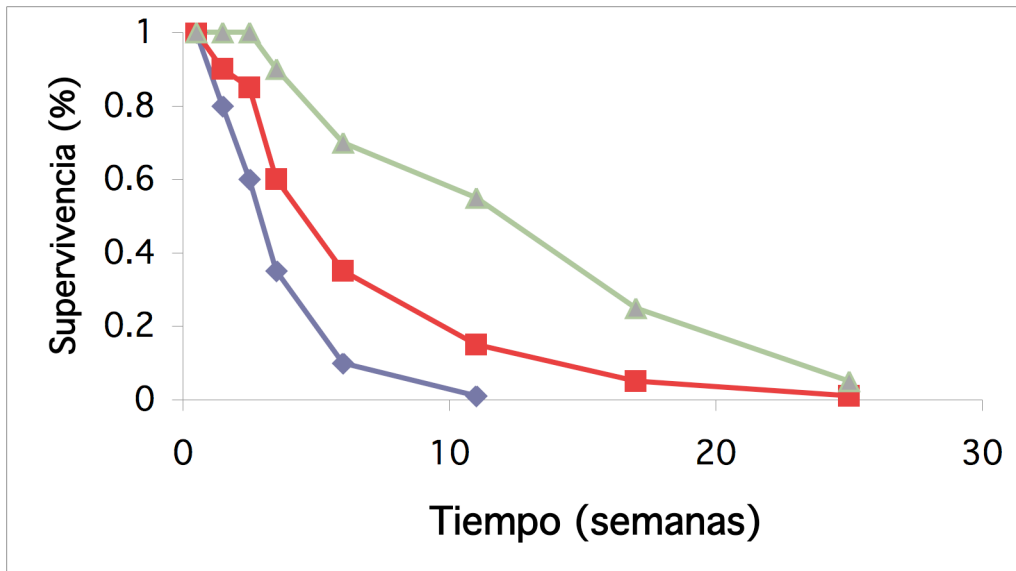


Figura 11. Curvas de supervivencia de plántulas introducidas de *P. praecox* cuando habitan en diferentes sitios de establecimiento en función del tiempo.

V. 5. Simulación con matrices periódicas.

Debido a que el reclutamiento masivo exitoso en la población de *P. praecox* del Pedregal de San Ángel es un evento periódico y no muy evidente de acuerdo a los registros obtenidos en los últimos años, nos dimos a la tarea de simular por medio de las matrices periódicas el tiempo en años que el evento de reclutamiento registrado por este estudio en el año de 1992 tendría la capacidad de mantener a la población estable o en crecimiento, es decir, evitar que la población disminuya por debajo de 1 en lambda (λ). Para lograr lo anterior se construyó un modelo periódico que combina las siguientes matrices de transición (Cuadro 3). Se presenta:

- a) Una matriz que representa un evento de reproducción exitoso (MR).
- b) Una matriz que representa un evento de reclutamiento exitoso masivo (M0), y

- c) Una matriz de supervivencia que representa la transición de los individuos establecidos en las diferentes categorías de edad sin incluir episodios de reclutamiento y de reproducción (M00).

MR = Matriz Reproductiva

	S	P	I	J	A1	A2	A3	A4	A5
Semillas	0	0	0	0	0.02	0.699	6442	22740	35303
Plántulas	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Infantiles	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0
Juveniles	0	0	0.7	0	0	0	0	0	0
Adultos 1	0	0	0	0.8	0.92	0	0	0	0
Adultos 2	0	0	0	0	0.06	0.92	0	0	0
Adultos 3	0	0	0	0	0	0.06	0.92	0	0
Adultos 4	0	0	0	0	0	0	0.06	0.82	0
Adultos 5	0	0	0	0	0	0	0	0.16	0.98

M0 = Matriz de Reclutamiento

	S	P	I	J	A1	A2	A3	A4	A5
Semillas	0.55	0	0	0	0	0	0	0	0
Plántulas	0.06	0	0	0	0	0	0	0	0
Infantiles	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0
Juveniles	0	0	0.7	0	0	0	0	0	0
Adultos 1	0	0	0	0.8	0.92	0	0	0	0
Adultos 2	0	0	0	0	0.06	0.92	0	0	0
Adultos 3	0	0	0	0	0	0.06	0.92	0	0
Adultos 4	0	0	0	0	0	0	0.06	0.82	0
Adultos 5	0	0	0	0	0	0	0	0.16	0.98

M00 = Matriz de Supervivencia

	S	P	I	J	A1	A2	A3	A4	A5
Semillas	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Plántulas	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Infantiles	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0
Juveniles	0	0	0.7	0	0	0	0	0	0
Adultos 1	0	0	0	0.8	0.92	0	0	0	0
Adultos 2	0	0	0	0	0.06	0.92	0	0	0
Adultos 3	0	0	0	0	0	0.06	0.92	0	0
Adultos 4	0	0	0	0	0	0	0.06	0.82	0
Adultos 5	0	0	0	0	0	0	0	0.16	0.98

Cuadro 3. Se presentan las matrices de transición anuales que permiten concatenar un evento de reproducción (MR) con un evento de reclutamiento (M0), multiplicados por la supervivencia de todas las categorías de edad (M00), y así obtener los valores de lambda que simulan el cambio en el crecimiento poblacional de *P. praecox* en el tiempo. S-semillas; P-plántulas; I-infantiles; J-juveniles y A-Adultos.

Como resultante de las simulaciones, en el Cuadro (4) se muestran los valores de lambda obtenidos con las matrices periódicas. Como se ha expresado en este trabajo, es fundamental que para que suceda un periodo de reclutamiento exitoso masivo en *P. praecox* es necesario concatenar un evento de reproducción (Matriz MR) con un evento de reclutamiento (Matriz M0) y con una Matriz de supervivencia de la población en cuestión (Matriz M00). El valor de lambda resultante corresponde a un *Ciclo de reclutamiento* exitoso masivo. Para conocer el número de años que se necesitan sin que ocurra reclutamiento y lambda no disminuya por debajo de 1, solo basta multiplicar el *Ciclo de reclutamiento (Ciclo)* por la matriz de supervivencia reiteradamente hasta que lambda alcance un valor por debajo de 1. Se observa que el valor de lambda inicia en 1.2342 con menos de 5 iteraciones. Se mantiene por arriba de 1 con variaciones muy pequeñas entre años y es hasta que alcanza las 250 iteraciones que lambda disminuye por debajo de 1 (Valor de lambda = 0.9983).

No. de años	Cálculo	Valor de λ
3	<i>MR*M0*M00 (Ciclo de reclutamiento)</i>	1.2342
30	<i>Ciclo no reproductivo (Ciclo * 30 M00)</i>	1.0980
35	<i>Ciclo no reproductivo (Ciclo * 35 M00)</i>	1.0876
40	<i>Ciclo no reproductivo (Ciclo * 40 M00)</i>	1.0786
50	<i>Ciclo no reproductivo (Ciclo * 50 M00)</i>	1.0641
60	<i>Ciclo no reproductivo (Ciclo * 60 M00)</i>	1.0528
70	<i>Ciclo no reproductivo (Ciclo * 70 M00)</i>	1.0439
80	<i>Ciclo no reproductivo (Ciclo * 80 M00)</i>	1.0367
90	<i>Ciclo no reproductivo (Ciclo * 90 M00)</i>	1.0309
100	<i>Ciclo no reproductivo (Ciclo * 100 M00)</i>	1.0260
130	<i>Ciclo no reproductivo (Ciclo * 130 M00)</i>	1.0155
150	<i>Ciclo no reproductivo (Ciclo * 150 M00)</i>	1.0108
160	<i>Ciclo no reproductivo (Ciclo * 160 M00)</i>	1.0088

	<i>M00)</i>	
170	<i>Ciclo no reproductivo (Ciclo * 170 M00)</i>	1.0071
190	<i>Ciclo no reproductivo (Ciclo * 190 M00)</i>	1.0042
210	<i>Ciclo no reproductivo (Ciclo * 210 M00)</i>	1.0019
230	<i>Ciclo no reproductivo (Ciclo * 230 M00)</i>	1.000
250	<i>Ciclo no reproductivo (Ciclo * 250 M00)</i>	0.9983

Cuadro 4. Se presentan los valores de lambda obtenidos a partir de la multiplicación de las matrices periódicas para un máximo de 250 años (negritas). Los valores presentados en itálicas representan los cálculos preliminares para ajustar el número de iteraciones (años) sugeridas para realizar la simulación (Ver apéndice).

VI. Discusión

VI. 1. Patrones generales en la historia de vida de *Pittocaulon praecox*

La distribución de frecuencias de la edad de los ramets de *P. praecox* en el Pedregal de San Ángel presenta una distribución normal que revela una estructura de edades con abundancia de individuos de edades intermedias. Este resultado sugiere que a pesar de que *P. praecox* produce semillas cada verano, no presenta eventos de reclutamiento exitoso masivo todos los años. Esta variación en el reclutamiento puede estar influenciada por diversos factores bióticos y/o abióticos y comúnmente están asociadas a especies leñosas. Entre ellos destacan la variación en la precipitación (Bond & Midgley 2001), en el nivel de insolación, en la disponibilidad de micro-ambientes específicos (Eriksson 1986; Eriksson & Froberg 1996), en la competencia intra e interespecífica y seguramente en la cantidad de semillas disponibles en el suelo para germinar aunado al sitio donde se establecen. Existen algunos trabajos que han abordado alguno de estos factores tratando de caracterizar las variables que intervienen en el reclutamiento periódico masivo. Eriksson & Froberg (1996) realizaron diversos experimentos con cuatro especies del género *Vaccinium*, con el objetivo de analizar la variación en el reclutamiento de plántulas en el tiempo y en el espacio. Encontraron que las cuatro especies responden de manera diferencial al cambio en las condiciones del sustrato. Algunas de ellas presentan mayor reclutamiento en sustratos que contienen mayor cantidad de materia orgánica y otras en sustratos con menor materia orgánica. En particular, *Vaccinium myrtillus* presentó un comportamiento similar en la cantidad de semillas germinadas y en la supervivencia de las plántulas después de algunos meses, sin embargo en el sustrato orgánico las plántulas crecieron a una mayor tasa. Por otra parte, Higgins *et al.* (2000) al simular un gradiente de precipitación, aunado a la presencia de fuegos recurrentes en un modelo teórico encontraron que estos factores parecen promover un reclutamiento exitoso de las especies arbóreas en la Savana Africana. En el presente trabajo realizado con *P. praecox*, se encontró que para el año de 1992 la precipitación total anual para el Pedregal de San Ángel fue muy cercana a los 1000 mm. Alrededor de 200 mm. por encima del promedio para la zona. Además, la presencia de

incendios recurrentes en la zona junto con la alta precipitación puede promover el llamado “Storage effect”, de aquí en adelante *SE* (Warner & Chesson 1985; Higgins *et al.* 2000) donde se sugiere la acumulación de recursos en años malos y destinarlos en años buenos a la reproducción (Iwasa & Cohen 1989). El *SE* sugiere que en un ambiente donde existe la presencia de especies perennes con generaciones superpuestas y variación en el tiempo y el espacio en la tasa de reclutamiento, el potencial reproductivo es “almacenado” entre generaciones, permitiendo a la población reclutar masivamente cuando las condiciones son favorables. Estos resultados se retomarán y discutirán mas ampliamente en el apartado de *Periodicidad en el reclutamiento de individuos en poblaciones naturales*.

En lo que respecta a la edad a la primera reproducción en *P. praecox* se presentan dos facetas. 1) La edad que se puede registrar a partir de las cicatrices anuales en el tallo que proviene directamente de semilla y 2) la edad que se puede registrar también por el mismo método, pero en tallos secundarios que se generan a partir de la corona de la raíz.

Para ejemplificar, el tallo que proviene de semilla es el mas antiguo, el de mayor diámetro y el de mayor edad. Una característica particular de este tallo es que en las primeras etapas de crecimiento (plántula a pre-reproductivo-30 cm. de altura) su tasa de crecimiento anual es muy baja con una producción de hojas mínima (1 a 3 por año). Observaciones personales en el campo mostraron que la transición de la etapa de plántula a la primera dicotomía (primera reproducción) puede demorar un periodo de 10 a 15 años. Por lo anterior, la edad del tallo proveniente de semilla se estima que puede tener de 2 a 3 lustros mas, paralela a la edad reconocida a partir de las cicatrices foliares. En contraste, los tallos que se generan posteriormente y provienen de la corona de la raíz crecen a una tasa mayor (varios centímetros por año) y pueden producir inflorescencias a partir del tercer año en que fueron concebidos. Esta estrategia le permite a los individuos de *P. praecox* generar tallos rápidamente por crecimiento vegetativo (rebrote=*sprouting*) y garantizar la permanencia de los mismos por varios años. A nivel poblacional, si la mayor parte de los individuos adultos conservan la estrategia de producir tallos de crecimiento rápido, se garantizaría la persistencia de la población por varios años, aún sin el ingreso de nuevos reclutas. Esta dinámica representaría una ventaja respecto al tamaño real de la población, sin embargo el reclutamiento masivo *per se*, representa la única fuente de restablecimiento y renovación del *acervo genético* de la población. En este sentido, si las condiciones del

ambiente no son extremas entre años, un evento de reclutamiento masivo periódico permitiría que la población mantenga un balance entre 1) los individuos con crecimiento vegetativo que están permanentemente en la población y 2) un número mínimo pero representativo de reclutas que fortalecen el *acervo genético* de la población. Por lo anterior, la importancia del rebrote cobra especial interés en *P. praecox* al garantizar la supervivencia vía crecimiento vegetativo de nuevas ramas de los individuos adultos ante situaciones extremas como fuegos o condiciones ambientales adversas (Warner & Chesson 1985; Higgins *et al.* 2000; Bond & Midgley 2003).

Otro aspecto importante en la dinámica modular de *P. praecox* es la relación que guarda la producción de meristemas que producen inflorescencias respecto del número de meristemas totales. Esta comparación mostró que al menos el 50 % de los meristemas asignan recursos a la producción de inflorescencias. Esta proporción es muy variable y está determinada en gran parte por la edad del individuo. Las ramas mas longevas por lo general acumulan mayor cantidad de meristemas y en consecuencia también tienen la posibilidad de asignar mayor proporción de estos meristemas a la función reproductiva. En contraste, ramas mas jóvenes presentan menor cantidad de meristemas, pero en proporción asignan mas recursos a crecimiento que a la producción de inflorescencias. Un comportamiento similar se ha observado en el mesquite (*Prosopis glandulosa*) en el Desierto Duranguense (Golubov *et al.* 1999) y en *Juncos gerardi* una planta clonal (Bouzille *et al.* 1997). Ambos trabajos mostraron que ramas mas jóvenes asignan mayor cantidad de recursos a crecimiento durante la temporada de lluvias, en comparación a ramas de mayor edad, las cuales asignan menor cantidad de recursos a crecimiento y en contraste producen mayor cantidad de inflorescencias.

Lo mencionado anteriormente, describe características que se presentan en buena parte de las especies arbóreas perennes, sin embargo, los individuos adultos de *P. praecox* tienen como cualidad excepcional, la capacidad de responder a condiciones extremas si los tallos sufren algún daño irreversible generando nuevos tallos a partir del límite del tallo inferior y la raíz (rebrote) en las temporadas de lluvias subsiguientes. Este comportamiento se ha sugerido para algunas especies Australianas (Bond y Midgley 2003) y especies Africanas (Higgins *et al.* 2000).

Por otra parte, el esfuerzo reproductivo estimado como la proporción de meristemos que producen flores se encontró que varía ampliamente dentro y sobretodo entre ramas, y no parece estar asociado a la edad de la rama en la que se encuentran. Existe evidencia en diversos estudios que el esfuerzo reproductivo en especies perennes se incrementa con la edad del individuo, además de verse afectado por diversos factores abióticos como luz y temperatura entre otros, aunado a la cantidad y calidad de nutrientes y recursos asignados a esta función. Por ejemplo, Piñero & Sarukhán. (1982) encontraron que en la palma *Astrocaryum mexicanum* el esfuerzo reproductivo se incrementa con la edad de la palmas, además de estar íntimamente ligado a la historia del sitio y a la respuesta de los individuos a diversos factores abióticos, tal como la radiación solar (Pérez-Ishiwara 1990).

En el mismo contexto, un estudio realizado por Fox (1995), encontró que al remover los brotes reproductivos de tallos maduros en una especie de sauce, estos últimos crecieron a una tasa mas alta comparada con tallos en donde se mantuvieron los brotes reproductivos. La respuesta en crecimiento fue medida después de tres años de haber realizado la remoción. Este estudio sugiere que existe una asignación de recursos diferencial (*trade-off*) entre crecimiento y reproducción. Tallos maduros en edad reproductiva crecerán a una tasa mas alta cuando no asignen recursos a esta función. Tal es el caso de los tallos de *P. praecox* que crecen a una tasa mas alta cuando no asignan recursos a la reproducción. Otro estudio muy interesante fue realizado por Maillette (1982) en donde desarrolló un modelo que explora la dinámica modular de plantas individuales ante condiciones ambientales extremas. Encontró que los módulos tienen un comportamiento variable, pero en general responden de acuerdo a la fenología de la planta que los conforma. También mostró que la tasa de acumulación de módulos de crecimiento disminuye con la edad del individuo y cuando se asignan recursos a reproducción. Este estudio apoya también, como en *P. praecox*, la gran versatilidad de los módulos para multiplicarse y según las necesidades de la planta, moldear cada uno de los procesos que la planta requiere de acuerdo a las condiciones del ambiente. Por último, otro estudio muy interesante realizado por McCrea & Abrahamson (1987) mostró que en *Solidago altissima* la asignación de recursos entre ramas de un solo individuo puede ser muy variable cuando se proporcionan recursos a crecimiento y reproducción simultáneamente. Este último trabajo

coincide con los resultados encontrados en *P. praecox*, donde la asignación en el esfuerzo reproductivo es muy variable sin mostrar un patrón particular entre ramas independiente a la edad. Este comportamiento fue mas evidente cuando se analizaron en conjunto el número de meristemos producidos por rama y se contabilizó la presencia de los meristemos reproductivos. De acuerdo a nuestros resultados no existe evidencia de que las ramas de mayor longitud y con mayor número de meristemos producidos tengan la oportunidad de asignar mas recursos a la producción de meristemos reproductivos. Asimismo, las ramas de menor longitud y con menor número de meristemos, también pueden presentar una frecuencia muy alta o baja de asignación de meristemos a la función reproductiva. Ambos tipos de ramas, jóvenes y maduras, longitud pequeña y longitud alta, tienen la misma posibilidad, entre años de destinar recursos a la producción de meristemos reproductivos.

Otro patrón muy interesante es el que se encontró cuando se analizó la longitud de los entrenudos en función de su posición en la rama. Este análisis mostró que la asignación de recursos a crecimiento en las primeras etapas de desarrollo es mayor en comparación a las etapas complementarias del desarrollo de las mismas. Las plantas, como muchos otros organismos, tienen como objetivo principal, establecerse, crecer y reproducirse. Para lograr completar este proceso, es necesario que la asignación de recursos en las diferentes etapas de desarrollo de la planta sea sustancialmente diferente. Por lo general, los seres vivos asignan mayor cantidad de recursos a crecimiento en las primeras etapas del organismo, reducen la asignación de recursos en etapas intermedias, e incrementan la asignación de recursos a la reproducción en etapas adultas. Este comportamiento es muy común en la mayor parte del ciclo de vida de los organismos, llámense plantas y/o animales. En este sentido, existe un modelo para plantas que predice que el largo del entrenudo disminuye sustancialmente con la edad y el tamaño de la rama (la "Regla de Corner"; Hallé *et al.* 1978). Así, *P. praecox* se ajusta perfectamente a las condiciones de este modelo arquitectural. Para *P. praecox* se registró que el límite de edad de las ramas que se originan a partir de la corona de la raíz parece estar acotado a 35 años. Asimismo, el desempeño de estas ramas mostró que crecen vigorosamente en los primeros años, disminuyen la intensidad de crecimiento en edades intermedias (de 15 a 20 años) y en las etapas maduras crecen únicamente unos pocos centímetros por año. En esta última etapa es cuando asignan la mayor parte de recursos a la producción de inflorescencias. En el caso

de las ramas que provienen de semilla (tallo principal) el desarrollo de la misma es inverso al que presentan las que se derivan de la corona de la raíz. La secuencia es: 1) germinan las semillas; 2) producen de una a tres hojas por año y cada hoja producida genera un crecimiento de milímetros por año; 3) Después de varios años (entre 3 y 5), cada temporada de crecimiento la plántula acumula un tallo cada vez mas conspicuo; 4) Si la plántula mantiene este ritmo alcanzará la fase pre-reproductiva cuando adquiera una altura cercana a los 30 cm. 5) Cuando llegue este momento habrán pasado entre 10 y 15 años desde que germinó la semilla; 6) De aquí en adelante se puede vislumbrar la posibilidad de que la planta persista indefinidamente. Nuestros resultados apuntan a que una vez alcanzada esta categoría de tamaño y edad la planta tiene la oportunidad de perpetuarse por varias decenas de año.

Como se ha presentado en este trabajo, la dinámica que presenta *P. praecox* en el Pedregal de San Ángel es un proceso muy interesante desde el punto de vista biológico y demográfico. Mantiene activas dos estrategias que le permiten atacar por dos flancos la problemática de crecer, mantenerse, reproducirse y perpetuarse. Garantizar la presencia de los tallos aéreos aún después de un fuego recurrente, así como mantener vivo y protegido de agentes externos la integridad génica del individuo hacen de *P. praecox* un modelo a seguir por la naturaleza.

Como se discutirá mas adelante, esto le confiere a *P. praecox* la posibilidad de perpetuarse en este ecosistema por periodos muy largos, cuando menos mientras el proceso de sucesión primaria originada por la erupción volcánica no genere un desarrollo del suelo que permita la colonización de árboles de mayor envergadura como *Quercus rugosa* y *Buddleia cordata*, entre otros. La presencia de estas especies en un futuro no muy lejano, pudiera generar un ambiente de competencia que limite el establecimiento y desarrollo de especies que como *P. praecox* dominan, por el momento, el estrato superior del Pedregal de San Ángel.

VI. 2. Reclutamiento periódico en *Pittocaulon praecox*

En la mayor parte de las plántulas de especies arbóreas, la etapa crítica de su ciclo de vida es inmediatamente después de germinar (Midgley 1996; Lawson *et al.* 1999; Clark 2002). Factores bióticos como depredación, competencia y herbivoría (Weltzin *et al.* 1998) entre otros, así como factores abióticos tales como humedad (precipitación), insolación (temperatura), topografía y tipo de suelo afectan directamente el éxito del establecimiento futuro de las plántulas (*Sitio seguro*; Eriksson & Froborg 1996; Skowno *et al.* 1999; Lottery systems-Higgins *et al.* 2000; Singh & Singh 2002). Asimismo, factores inherentes a la especie son también importantes en el destino de las plántulas (i.e., recursos del embrión, viabilidad, vigor, entre otros).

De acuerdo a las premisas expuestas anteriormente, este trabajo sugiere que una de las variables que pudo tener impacto en el éxito al menos en la fase de establecimiento de las plántulas que sobreviven hasta el año de 2002 es simplemente una cuestión de azar, al tener la oportunidad de establecerse en el “espacio físico” denominado *Sitio Seguro* (Harper, 1977; Eriksson & Froborg 1996; Bond & Midgley 2003). Un *sitio seguro* implica condiciones físicas adecuadas que les permite a las plántulas resistir por mas tiempo los embates de la competencia por agua, por el espacio y por la luz de otras especies de plantas adyacentes, así como evitar al máximo el ataque por herbívoros. A este respecto, observaciones preliminares en *P. praecox* han mostrado que al menos en las etapas iniciales, las hojas cotiledonarias y el primer par de hojas son consumidas por diversos herbívoros, entre ellos, larvas de mariposas, chapulines y roedores, entre otros incrementando los riesgos de mortalidad de las plántulas. Dinámicas similares han sido descritas por Weltzin *et al.* (1998).

Otro aspecto que permite sugerir la importancia del *sitio seguro* es que la mayor parte de los individuos infantiles, juveniles y adultos que prosperan en el Pedregal de San Ángel están localizados en su mayoría en grietas y hondonadas. En este sentido, el experimento que se realizó al comparar el éxito de las plántulas introducidas de *P. praecox* cuando se establecen en micro-ambientes topográficos muy particulares como son: Sitios planos (sitios expuestos), grietas (sitios semi-protegidos) y hondonadas (sitios protegidos), mostró que no existen diferencias entre los tratamientos en la supervivencia a través del tiempo. Este resultado sugiere que el número de plántulas fue muy limitado y no se logró

crear repeticiones de los tratamientos, sin embargo se observa un ligero patrón que apunta a que el tiempo de supervivencia de las plántulas es mayor en hondonadas, siguiéndole las grietas y finalmente en los sitios planos. Este gradiente apunta que en sitios mas protegidos, las plántulas tendrán mas éxito. Comportamientos similares han sido publicados por Slocum (2001) en el reclutamiento de diversas especies arbóreas.

En complemento a lo anterior, otro factor que sugiere pudo haber tenido un efecto directo en el éxito de las 85 plántulas que aún sobreviven para este estudio, es que un buen número de ellas persisten en micrositios aislados con cualidades diferentes, pero que también representan un *sitio seguro*. Estos micrositios son básicamente pequeños huecos inmersos en la piedra volcánica formados a partir de burbujas de aire incluidas en la lava solidificada. Estos huecos tiene la propiedad de acumular pequeñas cantidades de suelo y agua suficientes para proveer a las plántulas recién germinadas de protección y humedad. Además, al ser tan pequeños (entre 2 y 4 cm. de diámetro) restringen el espacio para que mas de dos semillas de diferentes especies, germinen y tengan la posibilidad de persistir (Fig. 12). La probabilidad de establecerse en un *oasis* como el descrito no es trivial para las semillas de *P. praecox* y ello depende única y exclusivamente del azar (*Lottery systems*; Warner & Chesson 1985; Higgins *et al.* 2000)



Figura (12). Individuo infantil de *P. praecox* creciendo en un orificio de piedra volcánica originado por una burbuja de aire al momento de solidificar el magma.

De acuerdo con los resultados obtenidos en este trabajo, germinar en un sitio con estas características asegura el establecimiento y éxito futuro de una buena parte de las plántulas producidas por individuos de *P. praecox* en un año en particular. Es muy probable, de acuerdo a observaciones personales, que estrategias muy similares puedan presentarse en diversas especies de suculentas que habitan el Pedregal de San Ángel. Entre ellas destacan: *Echeverria gibiflora*, *Opuntia rastrera*, *Mamillaria magnimmama* y *Sedum oxypetalum*, así como en algunas especies de árboles entre las que se puede mencionar a *Bursera cuneata*, *Bursera fagaroides* y *Buddleia cordata*.

Como último punto, observaciones preliminares de la dinámica de plántulas de *P. praecox* han mostrado que posterior al establecimiento continúan su crecimiento año con año, aumentando en altura y diámetro y reduciendo los riesgos de morir al persistir en este micrositio aislado y protegido. Después de transcurridos 3 a 4 años de vida, las plántulas son capaces de generar un tallo conspicuo formado por leño (crecimiento secundario) que las protege, el cual les proporciona soporte e incrementa su probabilidad de supervivencia en los años subsiguientes. Si las plántulas no sufren alguna perturbación extrema (pisoteo, herbivoría, extracción, entre otras), se puede garantizar que las plántulas han superado el *cuello de botella* y muy probablemente tendrán la oportunidad de pasar a las categorías juveniles y/o adultas. Diversos autores apoyan que esta dinámica se presenta de manera recurrente en diversas especies de plantas (Welden *et al.* 1991; Quintana-Ascencio & Morales-Hernández 1997; Connell & Green 2000; Clarke 2002; Rey & Alcantara 2000; Quigley & Platt 2003).

VI. 3. Simulación con Matrices periódicas

Como se ha mencionado, el reclutamiento de plántulas en especies leñosas perennes es un proceso que ocurre habitualmente en la naturaleza, sin embargo detectarlo o darle un seguimiento adecuado en el campo es complicado (Warner & Chesson 1985; Welden *et al.* 1991). Asimismo, si se detecta reclutamiento exitoso en una especie en particular, discernir si este reclutamiento (e.g. masivo) será representativo para la población resulta complejo descifrarlo con una simple mirada. De lo anterior, se desprende la idea de simular a partir de matrices periódicas el reclutamiento masivo de *Pittocaulon praecox* ocurrido en el año de 1992 y explorar que tan importante un suceso de esta magnitud pueda tener injerencia desde el punto de vista demográfico. En particular, se vislumbró la posibilidad de sugerir el tiempo en años en que un evento masivo como el descrito en este estudio tiene la capacidad de mantener a la población estable o en crecimiento. En términos prácticos, que no disminuya el valor de λ por debajo de uno.

La simulación con matrices periódicas mostró que si las condiciones ambientales no cambian considerablemente entre años en el Pedregal de San Ángel, se puede sugerir que un evento de reclutamiento como el descrito en este trabajo tiene la capacidad de mantener a la población de *Pittocaulon praecox* en crecimiento mínimo y estable por mas de 200 años. Es indudable que esta suposición predice un escenario ideal, que en condiciones naturales difícilmente ocurriría. Sin embargo, se conoce que en el Pedregal de San Ángel suceden fuegos recurrentes entre años muy localizados que alteran la dinámica de la mayor parte de las especies que habitan esta zona. Algunas especies ven disminuidos sus números poblacionales y otras como *P. praecox* sufren una baja considerable en los individuos de categorías de plántulas a juveniles, sin embargo los individuos adultos presentan dinámicas alternativas ante la presencia del fuego. Hoffmann (1999) destaca este tipo de comportamiento para algunas especies leñosas. Entre estas dinámicas alternativas resalta el rebrote (Warner & Chesson 1985; Higgins *et al.* 2000; Bond & Midgley 2003). El recurso de mantener su parte aérea revitalizada a partir del crecimiento de tallos que provienen del límite inferior del tallo y la raíz, coloca a *P. praecox* en un grupo predilecto de especies leñosas que rebrotan. En particular, cuando un fuego se hace presente, la mayor parte de los individuos adultos de *P. praecox* pierden su parte aérea, sin embargo, en la siguiente temporada de lluvias, el crecimiento vegetativo proveniente del rebrote no solo restaura en

muy poco tiempo (una temporada anual) la cobertura de tallos previa al incendio, sino que promueve el crecimiento de tallos aún mayor al que originalmente presentaban dichos individuos (obs. personal). Dinámicas similares se han encontrado en diversos géneros como *Taxodiace* & *Cunninghamia* (del Tredici 2001; Bond & Midgley 2001; Vesk 2006). Además, otro aspecto interesante de esta dinámica es que la raíz tuberosa de *P. praecox* subsiste entre grietas y/o fisuras inmersas entre la lava volcánica ya solidificada. Esta cualidad de la especie, le permite al bulbo mantenerse permanentemente protegido, aún ante la presencia de fuegos. Observaciones personales confirman que después de 18 años de seguir a los individuos adultos elegidos para este estudio, ninguno de ellos ha muerto, aún y con la pérdida en dos ocasiones de su parte aérea ante la incidencia de dos incendios en años diferentes. Por lo anterior, las simulaciones generadas en este trabajo son solo una pequeña variante de la infinidad de dinámicas alternativas que *P. praecox* puede presentar en el Pedregal de San Ángel.

Existen otros factores como la herbivoría y algunos chupadores parásitos como *Ceroplastes albolineatus Coccidae* (Romo de Vivar *et al.* 2007) que de manera similar al fuego parecen tener un impacto importante en la mortalidad de la parte aérea de individuos adultos de *P. praecox*. Sin embargo, observaciones personales sugieren que esta interacción tampoco interviene directamente en la mortalidad del individuo genético. Dinámicas similares se han descrito por Minchella & Scott (1991), donde destaca la importancia de los parásitos y su influencia en la estructura de las poblaciones y las comunidades que habitan.

Finalmente, cabe destacar que, la gran plasticidad que presenta *P. praecox*, su dinámica facultativa en la producción de tallos, así como la resistencia de la raíz tuberosa en condiciones extremas, hacen de esta especie y sin exagerar en el comentario, un organismo que pueda tener la oportunidad de vivir varias decenas y/o cientos de años en el Pedregal de San Ángel. La persistencia del *genet* por periodos largos no suena descabellada para especies que como *P. praecox* mantienen estable a la población mediante estrategias como el rebrote y en contraparte renuevan su *pool génico* periódicamente. Esta misma proyección se ha sugerido para estudios desarrollados en *Tilia cordata* en Gran Bretaña y *Ginko biloba* en China (Tredici 1992).

Por lo anterior, *P. praecox* sugiere ser un excelente ejemplo a seguir por la naturaleza, ya que combina perfectamente dinámicas poblacionales muy particulares, que

se ven complementadas con estrategias individuales que garantizan el éxito y la supervivencia de la población que habita en el Pedregal de San Ángel.

VII. Conclusiones

Patrones Generales

- 1) La edad máxima de una rama de *Pittocaulon praecox* que se origina a partir de semilla es de aproximadamente entre 40 y 50 años.
- 2) La edad a la primera reproducción en individuos de *P. praecox* provenientes de semilla es aproximadamente a los 15 años.
- 3) Las ramas que se originan a partir de la corona de la raíz crecen a una tasa mas alta y producen inflorescencias en muy pocos años (alrededor de 6 años).
- 4) El esfuerzo reproductivo no presenta un patrón particular. Su comportamiento es muy variable, aún en individuos adultos.
- 5) Cada rama tiene la capacidad de asignar aproximadamente el 50% de sus recursos a la producción de inflorescencias.
- 6) La tasa de crecimiento de los entrenudos mas jóvenes es mayor respecto a la tasa de crecimiento de los entrenudos mas viejos.

Reclutamiento Periódico

- 1) Existe un “cuello de botella” entre la cantidad de semillas que se producen y el porcentaje mínimo de plántulas que se incorporan al “pool” génico de la población.
- 2) La topografía del suelo parece representar un factor muy importante en el éxito de la supervivencia de las plántulas.
- 3) Las ventanas de oportunidad y el factor micrositio son factores elementales para el reclutamiento exitoso de las plántulas de *P. praecox*.
- 4) En particular, para *P. praecox* dos años consecutivos de precipitación alta superior al menos en una tercera parte del promedio parece favorecer el éxito de reclutamiento masivo de esta especie. En esta dinámica está implícita la capacidad de acumular recursos por la especie (*Storage effect*).
- 5) La presencia de fuegos en el Pedregal de San Ángel son parte importante de la dinámica de crecimiento en *P. praecox*.
- 6) Al menos para este estudio, la capacidad de amortiguamiento que tiene la población de *P. praecox* para superar la falta de reclutas al “pool génico” entre años es muy grande (mas de 200 años).

VIII. Apéndice

Matrices anuales a partir de las cuales se construyeron las matrices periódicas

MR=Matriz de Reproducción

0	0	0	0	180	699	6442	22740	35303
1e-005	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0.5	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0.7	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.8	0.92	0	0	0	0
0	0	0	0	0.06	0.92	0	0	0
0	0	0	0	0	0.06	0.92	0	0
0	0	0	0	0	0	0.06	0.82	0
0	0	0	0	0	0	0	0.16	0.98

M0=Matriz de Reclutamiento

0	0	0	0	1e-005	1e-005	1e-005	1e-005	1e-005
0.06	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0.5	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0.7	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.8	0.92	0	0	0	0
0	0	0	0	0.06	0.92	0	0	0
0	0	0	0	0	0.06	0.92	0	0
0	0	0	0	0	0	0.06	0.82	0
0	0	0	0	0	0	0	0.16	0.98

M00=Matriz de Supervivencia

0	0	0	0	1e-005	1e-005	1e-005	1e-005	1e-005
0.01	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0.5	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0.7	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.8	0.92	0	0	0	0
0	0	0	0	0.06	0.92	0	0	0
0	0	0	0	0	0.06	0.92	0	0
0	0	0	0	0	0	0.06	0.82	0
0	0	0	0	0	0	0	0.16	0.98

Multiplicación de *Matriz de reproducción X Matriz de Reclutamiento X Matriz de Supervivencia* = Ciclo

Ciclo=(MR*M0*M00)

Ciclo=

0	0	100.8	166.03	252.71	1384.7	8165.5	25458	33905
0	0	0	8e-011	9.8e-011	9.8e-011	9.8e-011	9.8e-011	9.8e-011
0	0	0	0	3e-007	3e-007	3e-007	3e-007	3e-007
0.0035	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0.28	0.5152	0.67712	0.77869	0	0	0	0
0	0	0.0336	0.08832	0.15235	0.77869	0	0	0
0	0	0	0.00288	0.00936	0.15235	0.77869	0	0
0	0	0	0	0.000216	0.009576	0.13639	0.55137	0
0	0	0	0	0	0.000576	0.026112	0.38982	0.94119

eig(Ciclo)=

1.8812

Para el año:


```
-0.0018
-0.0000
-0.0000
0.0000
0.0000
-0.0000
0.0000
```

```
>> 20.2^(1/70)
```

```
ans =
```

```
1.0439
```

```
>>
```

```
CicloNOREP=(Ciclo*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*
0*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*
M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*
00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*
*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00)
```

```
CicloNOREP =
```

```
1.0e+003 *
```

0.0177	1.7453	3.4416	4.8465	5.9703	6.4941	6.6961	6.7352	6.7352
0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
0.0000	0.0000	0.0001	0.0001	0.0002	0.0002	0.0002	0.0002	0.0002

```
>> eig(CicloNOREP)
```

```
ans =
```

```
17.9108
-0.0244
-0.0008
-0.0000
-0.0000
-0.0000
-0.0000
-0.0000
-0.0000
-0.0000
```

```
>> 17.9^(1/80)
```

```
ans =
```

```
1.0367
```



```
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0000 0.0000 0.0001 0.0001 0.0001 0.0001 0.0001 0.0001 0.0001
```

```
>> eig(CicloNOREP)
```

```
ans =
```

```
13.0175
-0.0066
-0.0002
-0.0000
-0.0000
-0.0000
-0.0000
0.0000
-0.0000
```

```
>> 13^(1/100)
```

```
ans =
```

```
1.0260
```

```
>>
```

```
CicloNOREP=(Ciclo*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*
0*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*
M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*
00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*
*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*
M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*
00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*
*M00*M00*M00*M00*M00)
```

```
CicloNOREP =
```

```
1.0e+003 *
```

```
0.0073 0.7203 1.4127 1.9790 2.4256 2.4471 2.4522 2.4528 2.4528
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0000 0.0000 0.0000 0.0001 0.0001 0.0001 0.0001 0.0001 0.0001
```

```
>> eig(CicloNOREP)
```

```
ans =
```



```
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
```

```
>> eig(CicloNOREP)
```

```
ans =
```

```
3.3431
-0.0001
-0.0000
-0.0000
0.0000
-0.0000
-0.0000
0.0000
0.0000
```

```
>> 3.34^(1/170)
```

```
ans =
```

```
1.0071
```

```
>>
```

```
CicloNOREP=(Ciclo*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*
0*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*
M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*
00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*
*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*
M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*
00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*
*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*
M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*
00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*
*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00*M00)
```

```
CicloNOREP =
```

```
2.2141 216.9933 425.3198 595.4649 729.4645 729.7730 729.8231 729.8272 729.8272
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
0.0001 0.0060 0.0118 0.0165 0.0202 0.0203 0.0203 0.0203 0.0203
```

```
>> eig(CicloNOREP)
```

```
ans =
```


IX. Literatura Citada

- Alfonso-Corrado, C., Clark-Tapia, R., Mendoza, A. 2007. Demography and management of two clonal oaks: *Quercus eduardii* and *Q. potosina* (Fagaceae) in central Mexico. *Forest Ecology and Management* 251(3): 129-141.
- Álvarez, J., Carabias, J., Meave, J., Moreno-Casasola, P., Nava, D., Rodríguez, F., Tovar, C. & Valiente Banuet, A. 1989. Proyecto para la creación de una Reserva en el Pedregal de San Ángel. Cuadernos de Ecología No. 1. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Andrews, J.H. 1998. Bacteria as modular organisms. *Annual review of microbiology* 52: 105-126.
- Begon, M. & Mortimer, M. 1981. Population Ecology: A unified study of animal and plants. Blackwell Scientific Publications. Oxford, England. P-200.
- Begon, M., Harper, J.L. Townsend, C.R. 1990. Ecology: Individuals, populations and communities. Second edition. Blackwell Scientific, New York, NY (USA). 945 pp.
- Blank, R.R., Young, J.A., Trent, J.D. & Palmquist, D.E. 1998. Natural history of a saline mound ecosystem. *Great Basin Naturalist* 58: 217-230.
- Blinova, I. 2000. Shoot structure of some *Orchidaceae* of the Kola-PI. (N Russia). *Flora* 195: 35-44.
- Bond, W.J. & Midgley, J.J. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 45-51.
- Bond, W.J. & Midgley, J.J. 2003. The Evolutionary Ecology of Sprouting in Woody Plants. *International Journal of Plant Sciences* 164: S103-S114.
- Bouzille, J.B., Bonis, A., Clement, B. & Godeau, M. 1997. Growth patterns of *Juncus gerardi* clonal populations in a coastal habitat. *Plant Ecology* 132: 39-48.
- Bullock, S.H. 1980. Demography of an undergrowth palm in littoral Cameroon. *Biotropica* 12: 247-255.
- Caldato, A.N., Vera, N. & Mac Donagh, P. 2003. Estructura poblacional de *Ocotea puberula* en un bosque secundario y primario de la selva mixta misionera. *Ciencia Forestal* 13(1): 25-32.
- Caraco, T. & Kelly, C.K. 1991. On the adaptive value of physiological integration in clonal plants. *Ecology* 72: 81-93.

- Carrillo, C. 1995. "El Pedregal de San Ángel". Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Castillo-Argüero, S., Montes-Cartas, G., Romero-Romero, A., Martínez-Orea, Y., Guadarrama-Chavez, P., Sánchez-Gallén, I. & Nuñez-Castillo, O. 2004. Dinámica y conservación de la flora del matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (D.F., México). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 74: 51-75.
- Caswell, H. 1989. Analysis of life table response experiments. I. Decomposition of effects on population growth rate. *Ecological Modelling* 46: 221-237.
- Caswell, H. & Trevisan, M.C. 1994. Sensitivity analysis of periodic matrix models. *Ecology* 75: 1299-1303.
- Caswell, H. 2007. Sensitivity analysis of transient population dynamics. *Ecology Letters* 10: 1-15.
- Clarke, P.J. 2002. Experiments on tree and shrub establishment in temperate grassy woodlands: Seedling survival. *Australian Journal of Ecology* 27: 606-615.
- Collado-Vides, L. 2001. Clonal architecture in marine macroalgae: ecological and evolutionary perspectives. *Evolutionary Ecology* 15: 531-545.
- Connell, J.H. & Green, P.T. 2000. Seedling dynamics over thirty-two years in a tropical rain forest tree. *Ecology* 2: 568-584.
- Cooper, S.M., Owens, M.K., Spalinger, D.E. & Ginnett, T.F. 2003. The architecture of shrubs after defoliation and the subsequent feeding behaviour of browsers. *Oikos* 100(2): 387-393.
- de Kroon, H., Plaiser, A., Van Groenendael, J. & Caswell, J. 1986. The relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.
- de Kroon, H. & Hutchings, M.J. 1995. Morphological plasticity in clonal plants: The foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology* 83: 143-152.
- de Steven, D. 1989. Genet and ramet demography of *Oenocarpus mapora* ssp. *mapora*, a clonal palm of Panamanian tropical moist forest. *Journal of Ecology* 77: 579-596.
- del Tredici, P. 2001. Sprouting in temperate trees: a morphological and ecological review. *Botanical Review* 67: 121-140.
- Drewa, P.B., Platt, W.J. & Moser, E.B. 2002. Fire effects on resprouting of shrubs in headwaters in south-eastern longleaf pine savannas. *Ecology* 83: 755-767.

- Ellner, S.P. & Rees, M. 2007. Stochastic stable population growth in integral projection models: theory and application. *Journal of Mathematical Biology* 54: 227-256.
- Enright, N.J., Franco, M. & Silvertown, J. 1995. Comparing plant life histories using elasticity analysis: the importance of life span and the number of life-cycle stages. *Oecologia* 104: 79-84.
- Eriksson, O. 1986. Survivorship, reproduction and dynamics of ramets of *Potentilla anserina* on a Baltic seashore meadow. *Vegetatio* 67: 17-25.
- Eriksson, O. & Froborg, H. 1996. Windows of opportunity for recruitment in long lived clonal plants: Experimental studies of seedling establishment in *Vaccinium* shrubs. *Canadian Journal of Botany* 74: 1369-1374.
- Felfili, J.M. 1995. Growth, recruitment and mortality in the Gama gallery forest in Central Brazil over a six-year period (1985-1991). *Journal of Tropical Ecology* 11: 67-83.
- Fox, J.F. (1995). Shoot demographic responses to manipulation of reproductive effort by bud removal in a willow. *OIKOS* 72: 283-287.
- Franco, M. (1990). Ecología de Poblaciones. *Revista Ciencias*, No. Especial 4: 4-9.
- Gallegos, M.E., Merino, M., Marba, N. & Duarte, C.M. 1992. Flowering of *Thalassia testudinum* Banks ex Koenig in the Mexican Caribbean: Age-dependence and interannual. *Aquatic Botany* 43: 249-255.
- Gallegos, M.E., Merino, M., Marba, N. & Duarte, C.M. 1993. Biomass and dynamics in the Mexican Caribbean: elucidating rhizome growth. *Marine Ecology Progress Series* 95: 185-192.
- Golubov, J., Mandujano, M.C., Franco, M., Montaña, C., Eguiarte, L.E. & Lopez-Portillo, J. 1999. Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (honey mesquite). *Journal of Ecology* 87: 955-962.
- Gray, J.T. 1983. Nutrient use by evergreen and deciduous shrubs in southern California. I. Community nutrient cycling and nutrient-use efficiency. *Journal of Ecology* 71: 21-41.
- Gray, J.T. & Schlesinger, W.H. 1983. Nutrient use by evergreen and deciduous shrubs in southern California. II. Experimental investigations of the relationship between growth, nitrogen uptake and nitrogen availability. *Journal of Ecology* 71: 43-56.

- Gross, K. 2002. Efficient data collection for estimating growth rates for structured populations. *Ecology* 83: 1762-1767.
- Hall, V.R. & Hughes, T.P. 1996. Reproductive strategies of modular organisms: Comparative studies of reef-building corals. *Ecology* 77: 950-963.
- Hallé, F. 1986. Modular growth in seed plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society*. Series B. 313 (159): 77-87.
- Hallé, F., Oldeman, R. & Tomlinson, P. 1978. Tropical trees and forests: an architectural analysis. En: *Tropical trees as living systems*. Springer-Verlag, Berlín.
- Hardwick, R.C. 1986. Physiological consequences of modular growth in plants. *Philosophical Transactions Royal Society London B*. 313: 161-73.
- Harper, J.L. & White, J. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 419-463.
- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press London.
- Harper, J.L. 1981. The concept of population in modular organisms. En: May, R.M. (Ed). Theoretical ecology, principles and applications. *Blackwell, Oxford*. 53-77 pp.
- Hernández-Pedrero, R. 2009. Estudio poblacional de *Furcraea parmentieri* (Agavaceae) en bosques templados del suroeste del D.F., México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Heywood, J.S. & Levin, D.A. 1986. Interactions between seed source, planting arrangement and soil treatment in determining plant size and root allocation in *Phlox drummondii*. *Oecologia* 68: 285-290.
- Higgins, S.I., Bond, W.J., Winston, S. & Trollope, W. 2000. Fire resprouting and variability: a recipe for grass-tree coexistence in savanna. *Journal of Ecology* 88: 213-229.
- Hoffmann, W.A. 1999. Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: Matrix model projections. *Ecology* 80: 1354-1369.
- Hsu, M.J. & Lin, J. F. 2001. Troop size and structure in free-ranging Formosan macaques (*Macaca cyclopis*) at Mt. Longevity, Taiwan. *Zoological Studies*: 40: 49-60.
- Huenneke, L.F. & Marks, P.L. 1987. Stem dynamics of the shrub *Alnus incana* spp. *Rugosa* : Transition matrix models. *Ecology* 68: 1234-1242.
- Hutchings, M.J., Booth, K.D. & Waite, S. 1991. Comparison of survivorship by the logrank test: Criticisms and alternatives. *Ecology* 72: 2290-2293.

- Iida, S. & Nakashizuka, T. 1998. Spatial and temporal dispersal of *Kalopanax pictus* seeds in a temperate deciduous forest, central Japan. *Plant Ecology* 135: 243-248.
- Ishii, H. & Takeda, H. 1997. Effects of the spatial arrangement of aerial stems and current-year shoots on the demography and growth of *Hydrangea hirta* in a light-limited environment. *New Phytol* 136: 443-453.
- Iwasa, Y & Cohen, D. 1989. Optimal growth schedule of a perennial plant. *American Naturalist* 133: 480-505.
- Kazmaier, R.T., Hellgren, E.C., Ruthven, D.C. & Synatzske, D.R. 2001. Effects of grazing on the demography and growth of the *Texas tortoise*. *Conservation Biology* 15: 1091-1101.
- Kelly, C.K. 1990. Plant foraging: A marginal value model and coiling response in *Cuscuta subinclusa*. *Ecology* 71: 1916-1925.
- Klemow, K.M. & Raynal, D.J. 1983. Population biology of an annual plant in a temporally variable habitat. *Journal of Ecology* 71: 691-703.
- Krebs, C. 1985. Ecología; estudio de la abundancia y la distribución. Harla, Ed. 753 p.
- Kubota, Y. 2000. Spatial dynamics of regeneration in a conifer/broad-leaved forest in northern Japan. *Journal of Vegetation Science* 11: 633-640.
- Lefkovitch, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21: 1-18.
- Leslie, P.H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 35: 213-245.
- Maillette, L., 1982. Structural dynamics of silver birch. I. The fates of buds. *Journal of Applied. Ecology* 19: 203-218.
- Mandujano, M.C., Montaña, C., Franco, M., Golubov, J. & Flores-Martínez, A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* 82: 344-359.
- Martínez-Balleste, A. 1995. Aspectos poblacionales de *Salvia mexicana* en condiciones contrastantes en el Ajusco, México, D.F. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 102 p.

- Martínez-Ramos, M., Álvarez-Buylla, E., Sarukhán, J. & Piñero, D. 1988. Tree fall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology* 76: 700-716.
- Mc Crea, K.D. & Abrahamson, W.G. 1987. Reproductive effort in clonal plants: Constant allocation ratios among ramets? *Oecologia* 72: 358-359.
- Mc Fadden, C.S. 1991. A comparative demographic analysis of clonal reproduction in a temperate soft coral. *Ecology* 72: 1849-1866.
- Mendoza, A., Piñero, D., & Sarukhán, J. 1987. Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology* 75: 545-554.
- Mendoza, A. & Franco, M. 1998. Sexual reproduction and clonal growth in *Reinhardtia gracilis* (palmae) an understory tropical palm. *American Journal of Botany* 85: 521-527.
- Mesterson-Gibbons, M. 1993. Why demographics elasticities sum to one. A postscript to de Kroon et al. *Ecology* 74: 2467-2468.
- Minchella, D.J. & Scott, M.E. 1991. Parasitism: A cryptic determinant of animal community structure. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 250-254.
- Moloney, K.A. 1986. A generalized algorithm for determining category size. *Oecologia* 69: 176-180.
- Mollet, H.F. & Cailliet, G.M. 2002. Comparative population demography of elasmobranchs using life history tables, Leslie matrices and stage-based matrix models. *Marine Freshwater Research* 53: 503-516.
- Oostermeijer, J.G., Brugman, M.L., De Boer, E.R. Den Nijs, H.C. 1996. Temporal and spatial variation in the demography of *Gentiana pneumonanthe*; a rare perennial herb. *Journal of Ecology* 84(2): 153-166.
- Pérez-Ishiwara, R. 1990. Caracterización del microclima lumínico y sus efectos en el comportamiento reproductivo de una palma tropical. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Perreta, M.G. & Vegetti, A.C. 2006. Structure and development of the branching system in *Melica sarmentosa* NEES (Poaceae). *Journal of Botanical Taxonomy and Geobotany* 117 (3-4): 264-271.
- Pierson, E.A. & Turner, R.M. 1998. An 85 year study of Saguaro (*Carnegiea gigantea*) demography. *Ecology* 79: 2676-2693.

- Pinard, M. 1993. Impacts of stem harvesting on populations of *Iriartea deltoidea* (Palmae) in an extractive reserve in Acre, Brazil. *Biotropica* 25: 2-14.
- Piñero, D. & Sarukhán, J. 1982. Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology* 70: 461-472
- Piñero, D. Sarukhán, J. & Alberdi, P. 1982. The cost of reproduction in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology* 70: 473-481.
- Piqueras, J. & Klimes, L. 1998. Demography and modelling of clonal fragments in the pseudoannual plant *Trientalis europaea* L. *Plant Ecology* 136: 213-227.
- Quigley, M.F. & W.J. Platt. 2003. Composition and structure of seasonally deciduous forests in the Americas. *Ecological Monographs* 73: 87-106.
- Quintana-Ascencio, P.F. & Morales-Hernández, M. 1997. Fire-mediated effects of shrubs, lichens and herbs on the demography of *Hypericum cumulicola* in patchy Florida scrub. *Oecologia* 112: 263-271.
- Rey, P.J. & Alcantara, J.M. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* 88: 622-633.
- Rinkevich, B. 2002. The branching coral *Sthylophora pistillata*: Contribution of genetics in shaping colony landscape. *Israel Journal of Zoology* 48: 71-82.
- Romo de Vivar, A., Pérez Castorena, A.L., Arciniegas, A. & Villaseñor, J.L. 2007. Secondary metabolites from Mexican species of the tribe *Senecioneae* (Asteraceae). *J.Mex. Chem. Soc.* 51(3): 160-172.
- Rydgren, K., de Kroon, H., Oekland, R.H. & van Groenendael, J. 2001. Effects of fine-scale disturbances on the demography and population dynamics of the clonal moss *Hylocomium splendens*. *Journal of Ecology* 89: 395-405.
- Rzedowski, J. & Rzedowski, G. 1979. Flora Fanerogámica del Valle de México. Vol. I. Ed. CECSA. México. 403 p.
- Rzedowski, J. & Rzedowski, G. 1985. Flora Fanerogámica del Valle de México. Vol. II. Ed. CECSA. México. 674 p.
- Sadava, D. 2002. Different theories of population growth seek to explain why growth rates changes. En: Human population growth: lessons from demography. Chapter 1: 1-22.

- Sarukhán, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees. En: Tomlinson, P.B. & Zimmerman, M.H. Eds. *Tropical Trees as living systems*. Cambridge University Press.
- Silva, J.F., Raventos, J., Maxwell, H. & Trevisan, M.C. 1991. Population responses to fire in a tropical savanna grass, *Andropogon semiberberis*: A matrix model approach. *Journal of Ecology* 79: 345-356.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I. & Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography-relative importance of life cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81: 465-476.
- Singh, P. & Singh, J.S. 2002. Recruitment and competitive interaction between ramets and seedlings in a perennial medicinal herb, *Centella asiatica*. *Basic and Applied Ecology* 3: 65-76.
- Skowno, A., Midgley, J. Bond, W. & Balfour, D. 1999. Secondary succession in *Acacia nilotica* (L.) savanna in the Hluhluwe Game Reserve. *Plant Ecology* 145: 1-9.
- Slade, A.J. & Hutchings, M.J. 1987 (a). Clonal integration and plasticity in foraging behaviour in *Glechoma hederaceae*. *Journal of Ecology* 75: 1023-1036.
- Slade, A.J. & Hutchings, M.J. 1987 (b). The effects of light intensity on foraging in the clonal herb *Glechoma hederaceae*. *Journal of Ecology* 75: 639-650.
- Slocum, M.G. 2001. How tree species differ as recruitment foci in a tropical pasture. *Ecology* 82: 2547-2599.
- Sprugel, D.G., Hinckley, T.M. & Schaap, W. 1991. The theory and practice of branch autonomy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 309-334.
- Steenberg W.V. & Lowe C.H. (1977) Ecology of the saguaro: II. Reproduction, germination, establishment, growth, and survival of the young plant. National Parks Service Scientific Monograph Series No 8. US Government Printing Office, Washington, DC, USA
- Toft, C.A. 1995. A 10-year demographic study of rabbitbrush (*Chrysothamnus nauseosus*): growth, survival and water limitation. *Oecologia* 101: 1-12.
- Tredici, P.D. 1992. Natural regeneration of *Ginkgo biloba* from downward growing cotyledonary buds (basal chichi). *American Journal of Botany* 79: 522-530.
- Tuomi, J. & Vuorisalo, T. 1989. Hierarchical selection in modular organisms. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 209-213.

- Umeki, K. & Kikuzawa, K. 2000. Patterns in individual growth, branch population dynamics and growth and mortality of first order branches of *Betula platyphylla* in northern Japan. *Annals of Forest Science* 57: 587-598.
- Valiente-Banuet, A. & de Luna García, E. 1990. Una lista florística actualizada para la Reserva Del Pedregal de San Ángel, México, D.F. *Acta Botánica Mexicana* 9: 13-30.
- Valverde, T. & Pisanty, I. 1999. Growth and vegetative spread of *Schizachyrium scoparium* var. *littoralis* (Poaceae) in sand dune microhabitats along a successional gradient. *Canadian Journal of Botany* 77: 219-229.
- Vaughton, G. 1998. Soil seed bank dynamics in the rare obligate seedling shrub, *Grevillea barklyana* (Proteacea). *Australian Journal of Ecology* 23: 375-384.
- Vesk, P.A. 2006. Plant size and resprouting ability: trading tolerance and avoidance of damage. *Journal of Ecology* 94: 1027-1034.
- Villegas, P. D., Le Quesne, C. & H. Lusk, C. 2003. Estructura y dinámica de una población de *Gomortega keule* (Mol), Baillon en un rodal antiguo del bosque Valdiviano, Cordillera de Nahuelbuta, Chile. *Gayana Bot.* 60(2): 107-113.
- Warner, R.R. & Chesson, P.L. 1985. Coexistence mediated by recruitment : fluctuations: a field guide to the storage effect. *American Naturalist* 125: 769-787.
- Warner, P.I. & Cushman, H. 2002. Influence of herbivores on a perennial plant: variation with life history stage and herbivory species. *Oecologia* 132: 77-85.
- Watson, I.W., Westoby, M. & Holm, A.M. 1997. Continuous and episodic components of demographic change arid zone shrubs: models of two *Eremophila* species from western Australia compared with published data on other species. *Journal of Ecology* 85: 833-846.
- Welden, C.W., Hewett, S.W., Hubell, S.P. & Foster, R.B. 1991. Sapling survival, growth and recruitment: Relationship to canopy height in a Neotropical forest. *Ecology* 72: 35-50.
- Weltzin, J.F., Archer, S.R. & Heitschmidt, R.K. 1998. Defoliation and woody plant (*Prosopis glandulosa*) seedling regeneration: potential vs realized herbivory tolerance. *Plant Ecology* 138(2): 127-135.