



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**DINÁMICA POBLACIONAL DE *Castilleja tenuiflora*
(OROBANCHACEAE): UNA APROXIMACIÓN
EMPLEANDO MODELOS INTEGRALES DE
PROYECCIÓN.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

GARY MELCHOR RAMÍREZ

**DIRECTORA DE TESIS:
M. EN C. IRENE PISANTY BARUCH**

**CODIRECTOR DE TESIS:
DR. EDGAR JAVIER GONZÁLEZ LICEAGA**

CIUDAD UNIVERSITARIA, CDMX, 2023





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.

Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México y la Facultad de Ciencias por brindarme la oportunidad y las herramientas necesarias para formarme como profesional.

A mi tutora, la **M. en C. Irene Pisanty Baruch**, una gran ecóloga que, desde el primer momento que nos conocimos, pude ser testigo de la inteligencia, elocuencia y la calidad humana que la caracterizan. Por su apoyo incondicional y sus invaluable comentarios.

A mi co-tutor, el **Dr. Edgar Javier González Liceaga**, un gran ecólogo y matemático. Por su soporte, paciencia y todos los conocimientos que pude adquirir de él.

A mi jurado, compuesto por la **Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez**, el **Dr. José Jaime Zúñiga Vega** y la **Dra. Verónica Noemí Zepeda Martínez** por tomarse el tiempo para revisar y hacer las correcciones y comentarios pertinentes con el fin de enriquecer este trabajo.

A la **M. en C. Luisa Alejandra Granados Hernández**, por permitirme hacer uso de sus datos y contagiarme el gusto sobre las interacciones parásitas, en particular de *Castilleja tenuiflora*.

A las y los profesores del taller "Ecología terrestre y manejo de recursos bióticos", por su retroalimentación en el desarrollo de este trabajo.

A mi madre, Elena, que simplemente no sé qué haría sin ti. No hay vida ni palabras suficientes para expresar el amor que siento por ti.

A mi padre, Marco, que, a pesar de las diferencias que tenemos, su apoyo siempre ha permanecido.

A mi hermano, Emir, por el cariño y todos los buenos momentos que hemos vivido. Por ser mi primer amigo de la existencia.

A mi sobrino, Adán, por su ternura y por sembrar en mí el instinto de protección que ahora poseo.

A mi Canek, que a pesar de que ya no estés conmigo, siempre te recordaré como la mascota más especial que he tenido.

Y qué decir de las amistades. A las que han estado presentes desde años, pero también a las que surgieron en algún punto de este largo proceso. Por ser parte de mi familia elegida.

A Mariana, por su inquebrantable amistad que ha estado acompañándome desde hace varios años. Las risas, las largas caminatas en la Roma, los conciertos, las fiestas y los snacks ridículamente buenos.

A Abril, por esa dualidad entre la seriedad y la diversión que te hacen ser única. Por las fiestas, conciertos y salidas por café o té junto con Mariana.

A Nuria, por siempre estar, a pesar de la distancia. Por aquél maravilloso viaje a Costa Rica y por ser tan genuina y auténtica.

A mi casa *Ephedra* (Carlos, Genaro y Javic). Carlos, tú mejor que nadie sabes el significado que has tomado en mi vida estos últimos años. Gracias por impulsarnos juntxs. Genaro, por absolutamente todas las aventuras que hemos vivido y presenciado juntxs; llegarás muy lejos. Javic, por permitirme conocerte y por siempre contagiarnos de tu elocuencia y darle esa chispa a este grupo de amigxs que hemos formado.

A mis amigxs: Pau, Osvaldo, Arantxa y Marie, por haber sido mis primeras amistades de la facultad y haber compartido grandes momentos.

Las llamas son bonitas porque no tienen orden
Y el fuego es bonito porque todo lo rompe

Sakura, Rosalía.

Índice

Resumen	5
Introducción.....	7
Dinámica poblacional y demografía vegetal	7
Modelos Integrales de Proyección (IPM)	12
Demografía de plantas parásitas	15
Justificación	16
Objetivos	17
Hipótesis	17
Método.....	17
Especie de estudio	18
Análisis demográfico	21
Análisis anual.....	22
Análisis mensual	23
Construcción de los kernels y megakernels	25
Proyecciones, parámetros y errores cuadráticos medios.....	27
Resultados	29
Modelación de las tasas vitales (análisis anual)	29
Modelación de las tasas vitales (análisis mensual).....	32
Proyecciones, parámetros y errores cuadráticos medios	35
Discusión	41
Conclusiones	47
Referencias.....	48
Apéndices	53
Apéndice I: Modelos del análisis anual	53
Apéndice II: Modelos del análisis mensual	74
Apéndice III: <i>Megakernels</i> del análisis anual	93

Resumen

Por muchos años, la dinámica poblacional se ha estudiado a través de modelos estructurados que permiten estudiar las contribuciones diferenciadas a los parámetros vitales de los distintos organismos de una población. Los principales modelos estructurados son las matrices de proyección poblacional (MPM, por sus siglas en inglés) y los modelos integrales de proyección (IPM, por sus siglas en inglés). Dada su contribución al conocimiento básico y su relevancia en la resolución de problemas concretos (*e.g.* manejo de especies, especies en peligro de extinción), resulta relevante analizar cuál de ellos genera proyecciones más precisas.

En este trabajo se compararon los resultados obtenidos previamente de un MPM realizado por Granados-Hernández (2018) y Granados-Hernández *et al.* (2021) con los de un IPM, para analizar la dinámica poblacional de *Castilleja tenuiflora*, una planta hemiparásita facultativa de raíz y generalista, cuya parte aérea se puede secar en condiciones estacionales desfavorables y rebrotar cuando las condiciones vuelven a ser propicias. La finalidad de esta comparación fue identificar cuál de ellos proyecta mejor los patrones poblacionales observados de la especie en presencia o ausencia de hospederos. Para la construcción del IPM se obtuvieron los modelos lineales y no lineales que se ajustaran de la forma más adecuada a las tasas vitales (supervivencia, crecimiento y fecundidad). Posteriormente se construyeron los *kernels* y *megakernels*, cuya función es similar a la de una matriz de transición en un MPM, para así obtener las λ y sus respectivos intervalos de confianza (IC) mediante un remuestreo de los datos (*bootstrap*) y expansión de serie. Luego, se proyectaron las estructuras poblacionales tanto observadas como estimadas del IPM y el MPM, para las plantas con y sin hospedero. A partir de ello, se calcularon una serie de Errores Cuadráticos Medios (*SME*, por sus siglas en inglés) entre las estructuras poblacionales estimadas y observadas en ambos modelos, para el periodo de estudio (2016 a 2018). De esta forma, el modelo con el menor valor de los SME será el que describirá mejor los patrones poblacionales observados de *C. tenuiflora*. Se encontró que las estructuras poblacionales estimadas con IPM fueron cercanas a las observadas para las plantas con y sin hospedero. Además, los SME entre la estructura poblacional estimada (\hat{n}) y la observada (n) de ambos modelos a lo largo del tiempo fueron menores en el IPM en ambos grupos (SME = 1.2034 con hospedero y SME = 0.2328 sin hospedero) con respecto a las del MPM (SME = 308.0835

con hospedero y $SME = 38.1663$ sin hospedero). Asimismo, los intervalos de confianza muestran que las lambdas estimadas con el IPM para las plantas con y sin hospedero no difieren significativamente entre sí, aunque en el grupo con hospederos tiende a ser mayor ($\lambda = 1.2041$) que sin hospederos ($\lambda = 0.9006$). Finalmente, los SME confirmaron que el IPM proyecta mejor los patrones poblacionales observados de *C. tenuiflora* que el MPM, lo cual es consistente con la literatura que favorece a los IPM y se inclina por ellos al ser un enfoque que usa modelos y criterios estadísticos que robustecen más el análisis.

Introducción

Dinámica poblacional y demografía vegetal

La demografía es una herramienta de la ecología de poblaciones que permite estudiar el cambio en el número de individuos a lo largo del tiempo, el cual se relaciona con una serie de factores abióticos, tales como el clima y el suelo, y bióticos, que incluyen a las interacciones ecológicas como: la competencia intra e interespecífica o la depredación (Silvertown *et al.* 1993; Lemos *et al.* 2005; Gotelli 2008). Las tasas vitales que definen la dinámica de una población son el crecimiento, la supervivencia y la reproducción; que determinan directamente a la adecuación (Silvertown 1982; Silvertown *et al.* 1993; Caswell 2001; Morris y Doak, 2002). La adecuación, representada por la tasa de crecimiento poblacional, refleja cómo actúa la selección natural sobre los individuos de una o varias poblaciones y cuáles son sus efectos sobre la dinámica de éstas (Caswell 1982; Silvertown 1982; Lemos *et al.* 2005).

Para poder conocer y analizar los aspectos que determinan la dinámica de una población se pueden reconocer y estimar los parámetros que influyen sobre su tamaño, densidad y estructura. Estos parámetros son el número de nacimientos (B), de muertes (D) y, en poblaciones abiertas, las inmigraciones (I) y emigraciones (E). Al integrarlos en una sola ecuación, es posible describir al crecimiento poblacional de la siguiente manera (Silvertown 1982; Lemos *et al.* 2005):

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

en donde:

N_t = tamaño poblacional al tiempo t .

N_{t+1} = tamaño poblacional al tiempo $t + 1$.

B = número de nacimientos.

D = número de muertes.

I = número de inmigrantes.

E = número de emigrantes.

Con estos elementos es posible construir modelos que proporcionen información sobre el tamaño de las poblaciones para determinar su tasa de crecimiento (Silvertown 1982; Begon, Harper y Townsend 1996; Gotelli 2008). En los estudios demográficos se pueden utilizar la tasa neta de reproducción (R_0), la tasa intrínseca de crecimiento (r) o la tasa finita de crecimiento (λ) para conocer si una población está creciendo o no. La primera es empleada, principalmente, en poblaciones en las que las generaciones son discretas, mientras que las dos últimas tasas suelen utilizarse para las especies perennes, iteróparas y con generaciones superpuestas (continuas). La diferencia principal entre estas dos últimas es que la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) denota el número de individuos promedio producidos por un organismo en un tiempo continuo; si $r = 0$, el tamaño poblacional es constante; si $r < 0$, la población está decreciendo y si $r > 0$, la población está aumentando (Silvertown 1982; Lemos *et al.* 2005; Gotelli 2008). En cambio, la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) expresa únicamente la proporción de dicho crecimiento de un intervalo de tiempo (t) a otro ($t + 1$), es decir, en un tiempo discreto y finito; si $\lambda = 1$, el tamaño poblacional no sufre cambios; si $\lambda < 1$, la población está decreciendo; y si $\lambda > 1$, la población está creciendo. Además, existe una equivalencia de tiempo infinitamente pequeña entre los modelos de crecimiento poblacional con tiempo continuo y discreto, por lo que Silvertown (1982), Caswell (2001), Lemos *et al.* (2005) y Gotelli (2008) reconocen que

$$r = \ln(\lambda) \quad \text{(ecuación 2)}$$

o bien

$$\lambda = e^r \quad \text{(ecuación 3)}$$

Los modelos de proyección poblacional pueden clasificarse en estructurados y no estructurados. Entre los no estructurados se encuentran los modelos continuos, como el modelo de crecimiento exponencial y el de crecimiento logístico que nos permiten conocer, principalmente, la abundancia de organismos de una población de un tiempo (t) a otro ($t + 1$). Ambos modelos asumen que todos los individuos de las poblaciones presentan la misma tasa de natalidad, mortalidad y crecimiento, no obstante, desde un punto de vista biológico esto no corresponde a la realidad, ya que estos procesos varían según la edad, el tamaño o el estadio de desarrollo (Cushing 1994; Gotelli 2008). Los modelos estructurados sí contemplan dichas diferencias, por lo que las poblaciones son divididas en categorías de acuerdo con una

variable estructuradora, o también llamada variable de estado (*i.e.* edad, peso, altura o estadio de desarrollo), que refleja la biología de los individuos que conforman a la población (Cushing 1994; Caswell 2001; Briggs *et al.* 2010). La variable estructuradora puede ser discreta o continua, y esto es determinante para la elección del tipo de modelo estructurado en un análisis demográfico. En el caso de las variables discretas (por ejemplo: edad o estadio de desarrollo) se emplean matrices de proyección poblacional (MPM, por sus siglas en inglés) en las que, de acuerdo con Caswell (2001), la dinámica poblacional se representa de la siguiente forma:

$$\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{A}_t \times \mathbf{n}_t \quad (\text{ecuación 4})$$

en donde:

\mathbf{A}_t = matriz cuadrada que proyecta la población de un tiempo t a uno $t + 1$.

\mathbf{n}_t = vector de abundancia de individuos en el tiempo t .

\mathbf{n}_{t+1} = vector de abundancia de individuos en el tiempo $t + 1$.

En los modelos matriciales, cada celda a_{ij} de la matriz de transición (\mathbf{A}_t) representa la probabilidad de que un organismo transite de una categoría j , representada en las columnas, a una categoría i , representada en los renglones, en un tiempo determinado. Las matrices pueden construirse a partir de la edad de los organismos (matriz de Leslie) o bien de otras variables, como el tamaño o el estadio de desarrollo (matriz de Lefkovitch) (Caswell 2001).

En las matrices poblacionales se pueden reconocer regiones correspondientes a los procesos que determinan su dinámica. En el primer renglón (menos la primera celda) se representa la fecundidad, en la diagonal principal (que incluye a la primera celda) la permanencia en la misma categoría y en la parte inferior de la diagonal el paso de una categoría a otra, es decir, el crecimiento (Caswell 1989; Silvertown *et al.* 1993; Caswell 2001). En una matriz de Leslie, en la que las categorías son de edad, sólo puede haber valores diferentes a cero en el primer renglón y en las celdas de la subdiagonal inferior. Los valores en la diagonal serán necesariamente cero, pues la edad de los organismos forzosamente aumentará conforme pasa el tiempo (Tabla 1) (Silvertown *et al.* 1993; Caswell 2001; Briggs *et al.* 2010). En cambio, en una matriz de Lefkovitch, además de indicar la fecundidad y el crecimiento en las entradas

(a_{ij}) de la matriz de transición, también se pueden identificar celdas que indican las permanencias o estasis (probabilidad de sobrevivir y mantenerse en la misma categoría i).

		t_1			
		Edad	1	2	3
t_2	1	a_{11}	a_{12}	a_{13}	a_{14}
	2	a_{21}	a_{22}	a_{23}	a_{24}
	3	a_{31}	a_{32}	a_{33}	a_{34}
	4	a_{41}	a_{42}	a_{43}	a_{44}

Figura 1. Matriz de Leslie. Se indica fecundidad en verde y crecimiento en anaranjado.

		t_1			
		Categoría	1	2	3
t_2	1	a_{11}	a_{12}	a_{13}	a_{14}
	2	a_{21}	a_{22}	a_{23}	a_{24}
	3	a_{31}	a_{32}	a_{33}	a_{34}
	4	a_{41}	a_{42}	a_{43}	a_{44}

Figura 2. Matriz de Lefkovitch. Celdas verdes = fecundidad; celdas azules = permanencia; celdas anaranjadas = crecimiento; celdas amarillas = retrogresión.

Adicionalmente, puede haber valores diferentes a cero en la parte superior de la diagonal, que representan a las retrogresiones, es decir, el paso de una categoría a otra anterior, por procesos como la disminución de tamaño o la clonación (Tabla 2) (Lefkovitch 1965; Silvertown *et al.* 1993; Caswell 2001). Los estadísticos demográficos resultantes de los MPM son el *eigenvalor* dominante (λ asintótica), el *eigenvector* derecho (w , estructura estable) y el *eigenvector* izquierdo (v , valor reproductivo), cuya interpretación y uso son importantes en los análisis de perturbación (*i.e.* sensibilidad y elasticidad) (Caswell 1982; de Kroon *et al.* 1986).

Los estudios de demografía vegetal generalmente no se basan en la edad de las plantas, que además de ser frecuentemente difícil de conocer, no corresponde directamente a su desarrollo, como sucede en los organismos unitarios (Werner y Caswell 1977). Por ello, en

los estudios sobre poblaciones vegetales predomina el uso de matrices de Lefkovitch, que consideran otras variables estructuradoras como el tamaño o estadio de desarrollo de las plantas como mejores predictoras de su dinámica y, además, permiten profundizar en aspectos relacionados con sus historias de vida (Werner y Caswell 1977; Silvertown 1982, Silvertown *et al.* 1993).

En cuanto a las etapas de la vida de las plantas, Silvertown (1982) menciona, de forma general, que existe en primera instancia un banco de semillas que depende de las condiciones ambientales para que ocurra un proceso de reclutamiento, el cual se refiere a la incorporación de nuevos individuos a una población existente, que forman una nueva cohorte. Cabe mencionar que el reclutamiento sexual comprende a la germinación de las semillas y a la supervivencia y crecimiento de las plántulas (Eriksson y Ehrlén 2008). Este último proceso consiste en la transición de los estadios juveniles a los más maduros, es decir, a las etapas adultas en las que los individuos son capaces de producir semillas (Silvertown 1982; Eriksson y Ehrlén 2008). Además, durante el reclutamiento de los organismos de una población vegetal también pueden incorporarse los *ramets*, que son unidades fisiológicamente independientes, pero genéticamente idénticas a la planta progenitora y entre sí, los cuales surgen a partir de un *genet*, es decir, un organismo proveniente de un cigoto (Harper y White 1974; Silvertown 1982; Mandujano 2007).

Al usar variables continuas (*e.g.* tamaño, peso, altura o diámetro) en los MPM, éstas se deben transformar en un número finito de clases discretas, como se ha hecho en numerosas ocasiones con las matrices de Lefkovitch; por ejemplo, Werner y Caswell (1977), Menges (1990), Silvertown *et al.* (1993), Guàrdia *et al.* (2000), Zuidema y Franco (2001), Picó *et al.* (2003), Valverde *et al.* (2004), Hernández-Apolinar *et al.* (2006), Mandujano *et al.* (2007) y Granados-Hernández *et al.* (2021), entre muchos otros. Sin embargo, modificar las variables en n categorías discretas y establecer los límites entre las mismas requiere, frecuentemente, de una apreciación subjetiva, lo que puede influir en los valores de la tasa finita de crecimiento, la sensibilidad o la elasticidad (Enright *et al.* 1995; Zuidema 2000; Salguero-Gómez y Plotkin 2010; Zuidema *et al.* 2010) y, por lo tanto, puede no denotar la estructura ni la dinámica real de una población.

Considerando la problemática de la identificación de categorías en los modelos matriciales, Easterling *et al.* (2000) encontraron que tanto los *eigenvectores* izquierdo y derecho, como

los valores de sensibilidad y elasticidad de una herbácea perenne (*Aconitum noveboracense*) se vieron afectados al discretizar la variable estructuradora, que en su caso era el diámetro del tallo (mm), en categorías de tamaño, lo cual resultó en una mala interpretación del aporte de las tasas vitales a la tasa de crecimiento poblacional. Dado lo anterior, algunos autores (Vandermeer 1978 y Moloney 1988) formularon algoritmos cuya finalidad es estimar el tamaño de las categorías de una población para reducir la arbitrariedad en la elección de éstas, sin embargo, según Easterling *et al.* (2000), el error asociado al límite de las categorías sólo se disminuye, pero no se elimina por completo, por lo que en 1998, Easterling propuso e introdujo los Modelos Integrales de Proyección (IPM, por sus siglas en inglés) como alternativa a los MPM. El objetivo de los IPM, al igual que el de los MPM, es describir la dinámica de una población estructurada por una variable continua en un tiempo discreto, sin la necesidad de construir categorías discretas (Briggs *et al.* 2010; Ellner *et al.* 2016).

En los análisis demográficos de plantas, el tamaño, como variable de estado, también puede ser discreto, por ejemplo: el número de tallos u hojas. Como se mencionó anteriormente, el tamaño es una variable frecuentemente utilizada para describir la dinámica poblacional de las especies vegetales, pero la elección entre un tamaño de tipo discreto o continuo dependerá de qué tan bien se adapta a la biología de la especie, a la posibilidad de medirlo con precisión o a su dependencia con las tasas vitales (Morris y Doak 2002; Merow *et al.* 2014).

Modelos Integrales de Proyección (IPM)

El uso y aplicación de los IPM ha cimentado un enfoque más innovador dentro del análisis de la demografía vegetal, en especial por las ventajas que se obtienen a partir de ellos y lo bien que se ajustan las variables de estado (*e.g.* diámetro, altura, cobertura o área foliar) a los supuestos del modelo. Una de las ventajas más relevantes es la descrita por Ramula *et al.* (2009), quienes analizaron la dinámica poblacional de dos herbáceas perennes (*Cirsium palustre* (Asteraceae) y *Primula veris* (Primulaceae) a partir de bases de datos demográficos pequeñas (< 300 individuos), empleando MPM e IPM, y encontraron que las λ obtenidas de los IPM presentaron menor variación y sesgo que las de los MPM. Además, Ramula *et al.* (2009) recomiendan utilizar los IPM en especies raras o invasoras, cuyos datos poblacionales, en ocasiones, son escasos o difíciles de obtener. Su aplicación también está implicada en el

aprovechamiento sustentable de los recursos naturales, como en el trabajo elaborado por Torres-García *et al.* (2020). Estos autores, a través de un IPM estocástico, sugirieron distintos escenarios considerando el régimen de lluvias de la zona en la que trabajaron y los umbrales de extracción y reforestación para el aprovechamiento sustentable de *Agave inaequidens*, un agave altamente apreciado para la elaboración de mezcal en Michoacán. A partir del IPM, cuyo sesgo en los parámetros poblacionales es menor mediante el análisis individual y no por grupos de individuos en categorías de tamaño, pudieron elaborar un plan óptimo para la extracción sustentable de *A. inaequidens*, con el objetivo de evitar el decremento, y la posible extinción, por sobreexplotación de sus poblaciones silvestres. Asimismo, su uso se ha extendido para implementar planes de manejo de especies exóticas e invasoras, tanto en animales (Rose y Todd 2020), como en plantas (Jongejans *et al.* 2011). Como se mencionó anteriormente, este enfoque de análisis demográfico permite estudiar la dinámica de una población estructurada a partir de una variable continua y se describe con la siguiente ecuación (Easterling *et al.* 2000; Ellner *et al.* 2016):

$$n(y, t + 1) = \int_X K(y, x) n(x, t) dx \quad (\text{ecuación 5})$$

donde $n(y, t + 1)$ es la distribución de estados o tamaños y (*e.g.* altura, cobertura, diámetro, biomasa u otras medidas continuas) de los individuos al tiempo $t + 1$, $n(x, t)$ representa los estados o tamaños x de los individuos al tiempo t ; X corresponde al intervalo de valores de x y $K(y, x)$ es el *kernel* o núcleo del modelo que representa todas las posibles transiciones del estado x al y . El *kernel* es el equivalente a la matriz de proyección de un MPM, el cual contiene las entradas para la supervivencia, el crecimiento y la fecundidad y puede, a su vez, descomponerse de la siguiente manera:

$$K(y, x) = P(x, y) + F(x, y) = s(x) G(x, y) + F(x, y) \quad (\text{ecuación 6})$$

donde $P(x, y)$ representa a la función de supervivencia ($s(x)$) y de crecimiento ($G(x, y)$), y $F(x, y)$ a la función de fecundidad (Easterling *et al.* 2000; Metcalft *et al.* 2013; Ellner *et al.* 2016).

Ante estas dos propuestas (MPM e IPM) para analizar la dinámica de una población, ha surgido el interés de comparar su eficacia en el estudio de las poblaciones y de determinar cuál podría arrojar proyecciones más precisas sobre los patrones poblacionales observados, representados por las estructuras poblacionales, las tasas de crecimiento poblacional, la sensibilidad y la elasticidad. Como se mencionó anteriormente, Easterling *et al.* (2000) y Ramula *et al.* (2009) realizaron estudios comparativos entre los MPM e IPM para detectar las debilidades y errores que surgen al inclinarse por el uso de los primeros. Sin embargo, Doak *et al.* (2021) desarrollaron este mismo análisis desde un punto de vista más crítico, con el objetivo de identificar las fortalezas y debilidades que pueden ofrecer cada una de estas aproximaciones demográficas. Así, a partir del análisis de ambos métodos con datos de cinco especies, establecieron que, como se esperaría, al aumentar el número de categorías en un MPM la tasa de crecimiento poblacional converge con la obtenida con un IPM. Dado lo anterior, los autores mencionaron que un número adecuado en el número de categorías puede hacer que un MPM arroje, incluso, resultados igual de robustos que los de un IPM. También señalaron que, al no tener un parámetro que les permita establecer la respuesta “correcta”, dichos resultados son aproximaciones razonables a lo observado en campo. Finalmente, concluyeron que, al proyectar resultados similares, no debería existir una inclinación o dicotomización a alguno de los modelos basada en la idea de que los MPM son “obsoletos” o que los IPM, por ser la herramienta más “novedosa”, son mejores. Por ello, la elección del método demográfico dependerá del objeto de estudio y la historia de vida de la especie de interés.

Como respuesta al trabajo de Doak *et al.* (2021), Ellner *et al.* (2022) expresaron estar de acuerdo con la sugerencia de no clasificarlos como mutuamente excluyentes. Sin embargo, señalaron que la modelación estadística de las tasas vitales resulta mucho más ventajosa, incluso para variables discretas. Las proyecciones poblacionales son mejores a partir de la construcción de modelos que estimen las tasas vitales que directamente de los datos crudos. Además, aunque ambos métodos produzcan categorías discretas en menor o mayor cantidad, como indicaron Doak *et al.* (2021), Ellner *et al.* (2022) aclararon que en los IPM una variable de estado que se analiza por un método de integración permanece siendo una integral. Asimismo, Ellner *et al.* (2022) sugirieron que, si los datos de la especie estudiada consideran variables discretas y continuas, se construya un modelo híbrido.

Por último, Doak *et al.* (2022) remarcan la importancia de retomar las ventajas de ambos enfoques demográficos para las necesidades de un estudio en particular. Sin embargo, estos autores también resaltan el hecho de que los resultados previos que se han obtenido a partir de MPM y que se han aplicado, por ejemplo, a la conservación de las especies, ha sido exitosa y ha permitido trabajar en conjunto con aquellos que no poseen un extenso conocimiento en el uso de estas herramientas de análisis.

Demografía de plantas parásitas

Gran parte de los estudios demográficos en plantas parásitas responden preguntas relacionadas con los efectos que éstas tienen sobre sus hospederos en términos de acumulación de biomasa o de la cantidad de nutrientes presentes en sus tejidos (Gibson y Watkinson 1991; Seel y Press 1993; Mathies 1995; Jiang *et al.* 2008; Hautier *et al.* 2010). Cabe mencionar que el parasitismo en plantas se divide en holo y hemiparasitismo, y su diferencia radica en la capacidad de realizar la fotosíntesis, y por ende de los productos que obtienen de su hospedero (Westwood *et al.* 2010). Las holoparásitas no fotosintetizan, mientras que las hemiparásitas sí. Los trabajos que analizan la interacción planta-hospedero desde el punto de vista demográfico son escasos (Menges 1990; Donohue 1995; Westbury y Dunnet 2007; Roxburg y Nicholson 2008; Quejeiro-Bolaños *et al.* 2017; Borowicz *et al.* 2019). Para este trabajo, resulta importante destacar a Granados-Hernández (2018) y Granados-Hernández *et al.* (2021) quienes estudiaron la dinámica poblacional de *Castilleja tenuiflora*, una hemiparásita de raíz facultativa, en presencia y ausencia de uno o varios hospederos. Los resultados de este trabajo indicaron que las plantas que están conectadas a algún hospedero muestran una λ mayor a uno, a diferencia de aquellas que no tienen uno. Además, los análisis prospectivos señalaron que el proceso vital de mayor contribución a λ es la permanencia.

Otra de las razones por la que los estudios demográficos de plantas parásitas son relevantes, es por los efectos que pueden tener sobre las comunidades vegetales o el medio abiótico. En este sentido, algunas parásitas pueden catalogarse como especies clave, ya que tienen una tendencia a parasitar hospederos considerados como especies dominantes, lo cual permite el establecimiento de otras especies y de esa forma incrementa la diversidad de la comunidad (Pennings y Callaway, 1996). En otros casos, sin embargo, también puede reducirla al

infestar especies consideradas como raras (Pennings y Callaway, 1996; Press y Phoenix, 2005).

Justificación

Los modelos matriciales son una herramienta útil y eficaz en el análisis demográfico que han resuelto algunos problemas de los modelos poblacionales no estructurados y han aportado mucho al conocimiento de las poblaciones (Caswell 2001; Gotelli 2008). Sin embargo, como todo modelo matemático, los MPM pueden presentar debilidades que conduzcan a sesgos o malinterpretaciones, particularmente en la demografía vegetal (Crone *et al.* 2011). La transformación de las variables continuas a un número n de categorías discretas es un ejemplo de estos problemas porque puede resultar en un proceso subjetivo que afecte los valores de los parámetros derivados de las matrices. Además, es posible que una serie de individuos que estén clasificados en una misma categoría de tamaño presenten variaciones en sus tasas vitales (Enright *et al.* 1995; Zuidema 2000; Salguero-Gómez y Plotkin, 2010; Zuidema *et al.* 2010; Jongejans *et al.* 2011). El presente trabajo permitirá identificar cuál de los dos métodos proyecta mejor los patrones poblacionales observados de *C. tenuiflora*. Además, aunque el uso de los IPM está cada vez más extendido, es aún necesario confirmar qué tan efectivos son comparados con los MPM, por lo que son necesarios análisis comparativos entre los dos métodos que permitan ponderarlos alrededor de un mismo cuerpo de datos.

Objetivos

General

Comparar la dinámica poblacional de *Castilleja tenuiflora* con y sin hospederos utilizando modelos integrales de proyección (IPM) y matrices de proyección poblacional (MPM).

Particulares

1. Generar los modelos estadísticos y los *kernels* necesarios que describirán las tasas vitales de *Castilleja tenuiflora* de los individuos con y sin hospederos para el IPM.
2. Realizar las proyecciones de las estructuras poblacionales tanto del MPM como del IPM, para las plantas con y sin hospedero.
3. Determinar, a través de los errores cuadráticos medios, el mejor ajuste entre las estructuras poblacionales observadas y estimadas del MPM y el IPM para ambas condiciones.
4. Contrastar los resultados de los parámetros vitales y las tasas de crecimiento poblacional obtenidos inicialmente con MPM con los que resultan al usar IPM.

Hipótesis

Si los modelos integrales de proyección son más adecuados para analizar la dinámica poblacional de las poblaciones estructuradas con variables continuas (*e.g.* altura), las proyecciones de la estructura poblacional estimadas serán más cercanas a las observadas, que al utilizar modelos matriciales, tanto en los individuos con y sin hospederos de la hemiparásita *Castilleja tenuiflora*.

Método

Base de datos

Los datos de *Castilleja tenuiflora* para hacer esta tesis fueron obtenidos y proporcionados por la M. en C. Luisa Alejandra Granados Hernández, bajo la dirección de la M. en C. Irene Pisanty. El estudio y diseño experimental, contrastando la demografía y varios aspectos

ecológicos y de morfoanatomía del tejido radicular de la población de la hemiparásita *Castilleja tenuiflora* asociada a hospederos y no asociada a ellos, se encuentran en Granados-Hernández (2018) y Granados-Hernández *et al.* (2021), en el periodo 2016-2018. El sitio de estudio está localizado en el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM), en una parte de matorral xerófilo perturbado, ubicada a 19°15' 32" N y 99° 12' 19" O. El área considerada en el estudio sufrió una intensa perturbación a fines de la década de los años 80 del siglo pasado. El matorral actual es resultado de la sucesión que se ha dado desde entonces.

Especie de estudio

Castilleja tenuiflora Benth (Orobanchaceae) es una planta herbácea o arbustiva, perenne y hemiparásita facultativa de raíz, que presenta una distribución desde el norte de México hasta Centroamérica (Álvaro-Cárdenas 2008). El hábitat donde se localiza es en zonas perturbadas, pero también en bosques de coníferas, encino (*Quercus* spp.), matorral xerófilo y pastizales (Rzedowski y Rzedowski 2001; Álvaro-Cárdenas 2008). Los individuos presentan una altura de 30 cm a 1 m, tienen tallos erectos, muy ramificados e hirsutos a canescentes; sus hojas son simples y sésiles, piloso-hirsutas con forma linear-lanceolada y miden de 1-4.5 cm de largo y de 2-9 mm de ancho; produce inflorescencias racemosas, con brácteas lanceoladas de color rojo a anaranjado de 1.3-2.4 cm de largo, un cáliz con lóbulos dentados y teñido de rojo de 2.4 a 3.5 cm de largo y una corola de color amarillo a ligeramente anaranjado de 3.5-4.5 cm de largo; y sus frutos son cápsulas ovoides pardas de 1-1.5 cm de largo (Rzedowski y Rzedowski 2001; Álvaro-Cárdenas 2008) (Fig. 3). La época de floración abarca los meses de mayo a noviembre, mientras que el periodo de fructificación es de julio a noviembre (Álvaro-Cárdenas 2008). A pesar de tener un pico de floración, es posible encontrar a individuos con flores prácticamente todo el año. Los frutos son cápsulas que se lignifican y permanecen durante periodos muy prolongados en la planta, reteniendo algunas semillas dentro de ellas, es decir, son serótinas y así posibilitan la formación de un banco aéreo de semillas (Granados-Hernández *et al.* 2022)

Una de las características biológicas y del ciclo de vida más relevantes de *C. tenuiflora* es que la parte aérea de los individuos, independientemente de su tamaño, puede secarse total o parcialmente durante la época de secas (noviembre-abril), o cuando se presentan condiciones

ambientales desfavorables, pero no mueren, es decir, los meristemos permanecen en un estado de latencia en la parte más baja del tallo (Fig. 4). Sin embargo, este mismo tejido seco aéreo, tiene la posibilidad de rebrotar, y volver a producir flores y frutos, cuando regresan las condiciones que favorecen el crecimiento (mayo-octubre) (Granados-Hernández *et al.* 2021) (Fig. 5). En este sentido, se podría considerar a *C. tenuiflora* como una geófito, aunque carece de órganos de perennación subterráneos.



Figura 3. *Castilleja tenuiflora* con inflorescencias (Fotografía: Luisa A. Granados Hernández, tomada en el Parque Ecológico de la Ciudad de México, en octubre de 2019).



Figura 4. *Castilleja tenuiflora* con tejido aéreo seco (Fotografía: Luisa A. Granados Hernández, tomada en el Parque Ecológico de la Ciudad de México, en marzo de 2015).



Figura 5. *Castilleja tenuiflora* con tejido aéreo verde (Fotografía: Luisa A. Granados Hernández, tomada en el Parque Ecológico de la Ciudad de México, en octubre de 2016).

Análisis demográfico

Modelación de las tasas vitales

Como se mencionó anteriormente, el objetivo de esta tesis fue comparar los resultados que se obtuvieron del IPM con análisis demográficos previos para esta misma población, en los que se emplearon modelos matriciales determinísticos (Granados-Hernández 2018) y estocásticos (Granados-Hernández *et al.* 2021), así como análisis retrospectivos (*i.e.* LTRE) (Granados-Hernández 2018 y Granados Hernández *et al.* 2021) y de respuestas no lineales (Granados-Hernández *et al.* 2022). En estos trabajos se consideró una matriz con 6 categorías: 1 = semillas que germinaron en cámaras con condiciones controladas, 2 = brotes en cajas experimentales e individuos de 1 a 20.9 cm de altura, 3 = individuos de 21 a 35.9 cm de altura, 4 = individuos de 36 a 49.9 cm de altura, 5 = individuos > 50 cm de altura, y 6 = individuos con tejido aéreo seco. Sin embargo, para fines de este trabajo sólo se consideraron 5 categorías, omitiendo la primera, es decir, la que pertenece a las semillas en cámaras de germinación. Lo anterior se hizo a fin de hacer más precisa la comparación entre los modelos demográficos utilizados, pues las semillas no se concibieron como individuos con altura (cm), variable de estado del IPM.

De acuerdo con Ellner y Rees (2016), el primer paso para realizar un IPM es construir los modelos que describen mejor las tasas vitales (*i.e.* supervivencia, crecimiento y reproducción), por lo que se hicieron modelos lineales y no lineales (*spline*) que se ajustaron a los datos de tasas vitales que determinan la dinámica poblacional de *C. tenuiflora* en el sitio de estudio, los cuales son descritos con más detalle en las secciones siguientes. Se obtuvieron los valores del Criterio de Información de Akaike, corregido por tamaño de muestra (AICc; Burnham y Anderson 2004), de cada modelo con el fin de seleccionar aquel que presentara un mejor soporte de los datos. Para este trabajo se consideraron análisis anuales, que abarcaron de 2016 a 2017 y 2017 a 2018 (Granados-Hernández *et al.* 2021). También, y de forma complementaria, se incluyeron análisis mensuales correspondientes a los 24 meses, entre junio de 2016 y junio de 2018, con la finalidad de analizar a mayor detalle la dinámica de esta especie en esta escala temporal.

Análisis anual

Los modelos lineales y no lineales desarrollados para el análisis de la **supervivencia** (s_v) incluyeron como variables explicativas al tamaño, el logaritmo natural del tamaño, la presencia o ausencia de hospederos y el tiempo (año), que fue representado con la letra a , además de las combinaciones entre las variables anteriormente mencionadas, con y sin interacción, y el modelo nulo correspondiente. Debido a que la variable de respuesta es binaria, se ajustó con una distribución binomial. Para considerar una potencial relación no lineal entre la variable explicativa y dependiente, se consideraron modelos no lineales con ayuda del paquete estadístico *mgcv* (*Generalized Additive Models*; Wood 2017) en el software R 4.2.0 (R Core Team 2022) (ver Apéndice I, tabla I.1).

En el **crecimiento** (G_v), las variables dependientes fueron el tamaño del individuo al tiempo siguiente ($a + 1$) y su logaritmo natural. Las variables explicativas incluyeron el tamaño en el tiempo a y su logaritmo, la presencia o ausencia de los hospederos y el año, además de las distintas combinaciones que pudieran resultar entre ellas y el modelo nulo. La distribución ajustada fue gaussiana y se consideraron modelos lineales y no lineales utilizando el paquete *mgcv* (Wood 2017) en R (R Core Team 2022). Una vez construidos los conjuntos de modelos para cada variable dependiente, se seleccionó en cada uno el modelo con base en su AICc. Posteriormente, con el fin de determinar cuál variable dependiente se utilizaría para la construcción del IPM (tamaño del individuo al tiempo siguiente o su logaritmo) se calculó el coeficiente de determinación (R^2) de estos modelos con el paquete estadístico *rsq* (*R-Squared for (generalized) linear models*; Zhang 2022) en R (R Core Team 2022). La variable de estado que se usó en el IPM fue aquella que tuvo una R^2 mayor (ver Apéndice I, tablas I.2 y I.3).

Para la **reproducción**, se consideró lo siguiente:

1. La probabilidad de reproducción (b_v ; presencia/ausencia de frutos en cada individuo) (ver Apéndice I, tabla I.4).
2. La fecundidad (cantidad de frutos producidos por cada individuo [f_v] \times promedio de semillas por fruto [c_1] \times la probabilidad de germinación [c_2]) (ver Apéndice I, tabla I.5).

Las variables explicativas para ambos aspectos de la reproducción fueron el tamaño en el tiempo a , la presencia o ausencia de algún hospedero y el año, al igual que las combinaciones

mencionadas anteriormente y el modelo nulo. Los análisis estadísticos realizados tanto para la probabilidad de reproducción como la fecundidad fueron regresiones lineales y no lineales. En la probabilidad de reproducción se utilizó una distribución binomial y los modelos se ajustaron utilizando el paquete `mgcv` (Wood 2017) en R (R Core Team 2022). Para la fecundidad, la distribución utilizada fue la binomial negativa y el paquete `gammls` (*Generalized Additive Models for Location Scale and Shape*; Rigby y Stasinopoulos 2005). La elección de esta última distribución sobre una Poisson se debe a que la distribución binomial negativa resulta más adecuada porque resuelve el problema de la sobredispersión (cuando la varianza es mayor que la media), lo cual es algo muy común para datos biológicos y ecológicos relacionados con conteos, particularmente sobre dinámica poblacional (Lindén y Mäntyniemi 2011; Stoklosa *et al.* 2022).

Debido a la desecación (tejido aéreo seco) y el rebrote (tejido aéreo verde al rebrotar) de los individuos, que dependen de las condiciones ambientales estacionales, en los modelos también se incluyeron **la supervivencia de los individuos con tejido aéreo seco** (s_s) y el **crecimiento que tienen al rebrotar** (G_s). s_s se modeló siguiendo el mismo procedimiento que para s_v . Para G_s , la variable dependiente fue el tamaño en el tiempo $a + 2$, es decir, la altura que pudo haber adquirido el individuo dos años después de que se marcó en el primer muestreo, mientras que las variables explicativas abarcaron el tamaño en el tiempo a y su logaritmo, así como la presencia o ausencia de hospederos (ver Apéndice I, tablas I.7 y I.8). Para conectar las dinámicas de los individuos con la condición de seco y verde, se calcularon las probabilidades de los individuos de permanecer con tejido aéreo verde (p_{vv}) o tejido aéreo seco (p_{ss}), así como las transiciones de plantas con tejido verde a seco (p_{vs}) y viceversa (p_{sv}).

Análisis mensual

Los modelos elaborados para describir la **supervivencia** (s_v) abarcaron variables explicativas como el tamaño del individuo y su logaritmo, la presencia o ausencia de hospederos y el mes (m), además de la interacción entre éstas, y el modelo nulo. Los modelos lineales y no lineales se ajustaron con una distribución binomial, usando el paquete `gamm4` (Wood y Scheipl 2020) en R (R Core Team 2022) (ver Apéndice II, Tabla II.1).

En los modelos correspondientes al **crecimiento** (G_v) se consideraron al tamaño en el siguiente tiempo $m + 1$ y su logaritmo como variables dependientes. Por otro lado, las

variables explicativas incluyeron el tamaño al tiempo m y su logaritmo, la presencia o ausencia de hospederos, el tiempo (m), y la interacción entre ellos y el modelo nulo. Para construir los modelos lineales y no lineales se empleó una distribución gaussiana, utilizando el paquete `gamm4` (Wood y Scheipl 2020) en R (R Core Team 2022). De la misma forma que en el análisis anual, se seleccionó al mejor modelo, de los dos conjuntos construidos para cada variable dependiente, a partir de su AICc. Posteriormente, se calculó su R^2 con el paquete `rsq` (Zhang 2022) en R (R Core Team 2022) para escoger la variable dependiente con el mayor valor de R^2 . (ver Apéndice II, tablas II.2 y II.3).

De la misma forma que en el análisis anual, la **reproducción** estuvo conformada por la probabilidad de reproducción (b_v) y la fecundidad (cantidad de frutos producidos por cada individuo [f_v] \times promedio de semillas por fruto [c_1] \times la probabilidad de germinación [c_2]). La b_v fue modelada a partir de variables como el tamaño en el tiempo m y su logaritmo, la presencia o ausencia de los hospederos y el mes, además de la interacción entre ellos y el modelo nulo. En este caso, la distribución seleccionada fue una binomial, para así poder realizar los modelos lineales y no lineales con ayuda del paquete `gamm4` (Wood y Scheipl 2020) en R (R Core Team 2022) (ver Apéndice II, Tabla II.4). Para los modelos de fecundidad se retomaron las mismas variables explicativas que en la probabilidad de reproducción y se construyeron modelos lineales y no lineales, con la diferencia de que la distribución ajustada fue una binomial negativa, haciendo uso del paquete `gammls` (Rigby y Stasinopoulos 2005) en R (R Core Team 2022) (ver Apéndice II, Tabla II.5).

Además, se construyeron modelos que explicaran la **supervivencia con tejido aéreo seco** (s_s) (ver Apéndice II, tabla II.7) y el **crecimiento con tejido aéreo seco al rebrotar** (G_s) (ver Apéndice II, tabla II.8), tomando en cuenta las mismas variables explicativas, además del cálculo de las probabilidades de permanencia o transición de individuos con tejido aéreo verde y seco, pero de forma mensual. Aunque para el G_s , se retomó el mismo procedimiento que para la G_v .

Finalmente, es necesario destacar que, para todos los modelos que formaron parte del análisis mensual, se establecieron efectos aleatorios para el individuo (ID) y el tiempo (mes de muestreo) como factor fijo.

Construcción de los *kernels* y *megakernels*

Una vez obtenidos los modelos de las tasas vitales, se construyeron los *kernels* (K), divididos de la siguiente forma:

Kernel de la dinámica de los individuos con tejido aéreo verde:

$$K_{vv}(x, y) = [s_v(x) \cdot G_v(x, y) + F_v(x, y)] \cdot p_{vv} \quad (\text{ecuación 7})$$

$$F_v(x, y) = s_v(x) \cdot b_v \cdot f_v \cdot c_1 \cdot c_2 \cdot q_v(y)$$

donde:

K_{vv} = *Kernel* de la permanencia de los individuos con tejido aéreo verde,

s_v = probabilidad de supervivencia de los individuos con tejido aéreo verde,

G_v = crecimiento de los individuos con tejido aéreo verde,

F_v = reproducción de los individuos con tejido aéreo verde,

b_v = probabilidad de reproducción con tejido aéreo verde,

f_v = fecundidad o número de frutos producidos por individuo con tejido aéreo verde,

c_1 = número de semillas por fruto,

c_2 = porcentaje de germinación,

q_v = tamaño de reclutas y

p_{vv} = probabilidad de permanecer con tejido aéreo verde.

Kernel de la dinámica de los individuos con tejido aéreo seco:

$$K_{ss}(x, y) = s_s(x) \cdot p_{ss} \quad (\text{ecuación 8})$$

donde:

K_{ss} = *Kernel* de la permanencia de los individuos con tejido aéreo seco,

s_s = supervivencia de los individuos con tejido aéreo seco y

p_{ss} = probabilidad de mantenerse con tejido aéreo seco.

Kernel de la transición de los individuos con tejido aéreo verde a seco:

$$K_{vs}(x, y) = p_{vs} \quad (\text{ecuación 9})$$

donde:

K_{vs} = *Kernel* de la transición de los individuos con tejido aéreo verde a seco y

p_{vs} = probabilidad de transición de tejido aéreo verde a seco (deseccación).

Kernel de la transición de los individuos con tejido aéreo seco a verde:

$$K_{sv}(x, y) = G_s(x, y) \cdot p_{sv} \quad (\text{ecuación 10})$$

donde:

K_{sv} = *Kernel* de la transición de los individuos con tejido aéreo seco a verde,
 G_s = crecimiento de los individuos con tejido aéreo verde después de rebrotar y
 p_{sv} = probabilidad de transición de tejido aéreo seco a verde (rebrote).

Las dinámicas de las condiciones verde y seco (K_{vv} y K_{ss} , respectivamente), junto con las transiciones entre ellos (K_{vs} y K_{sv} , respectivamente) se integraron en lo que se denominó *megakernel* (*MK*), en correspondencia con el término megamatriz utilizado por Pascarella y Horvitz (1998). Esto se hizo para la dinámicas de los grupos con y sin hospederos (Fig. 6). Esto implicó la construcción de 4 *MK* para el análisis anual (2 para el grupo con hospederos y 2 para el grupo sin hospederos; cada conjunto abarcó los dos años de estudio) y 48 *MK* (24 para el grupo con hospederos y 24 para el grupo sin hospederos; cada conjunto corresponde a las transiciones entre los meses que integran el periodo de estudio) para el análisis mensual.

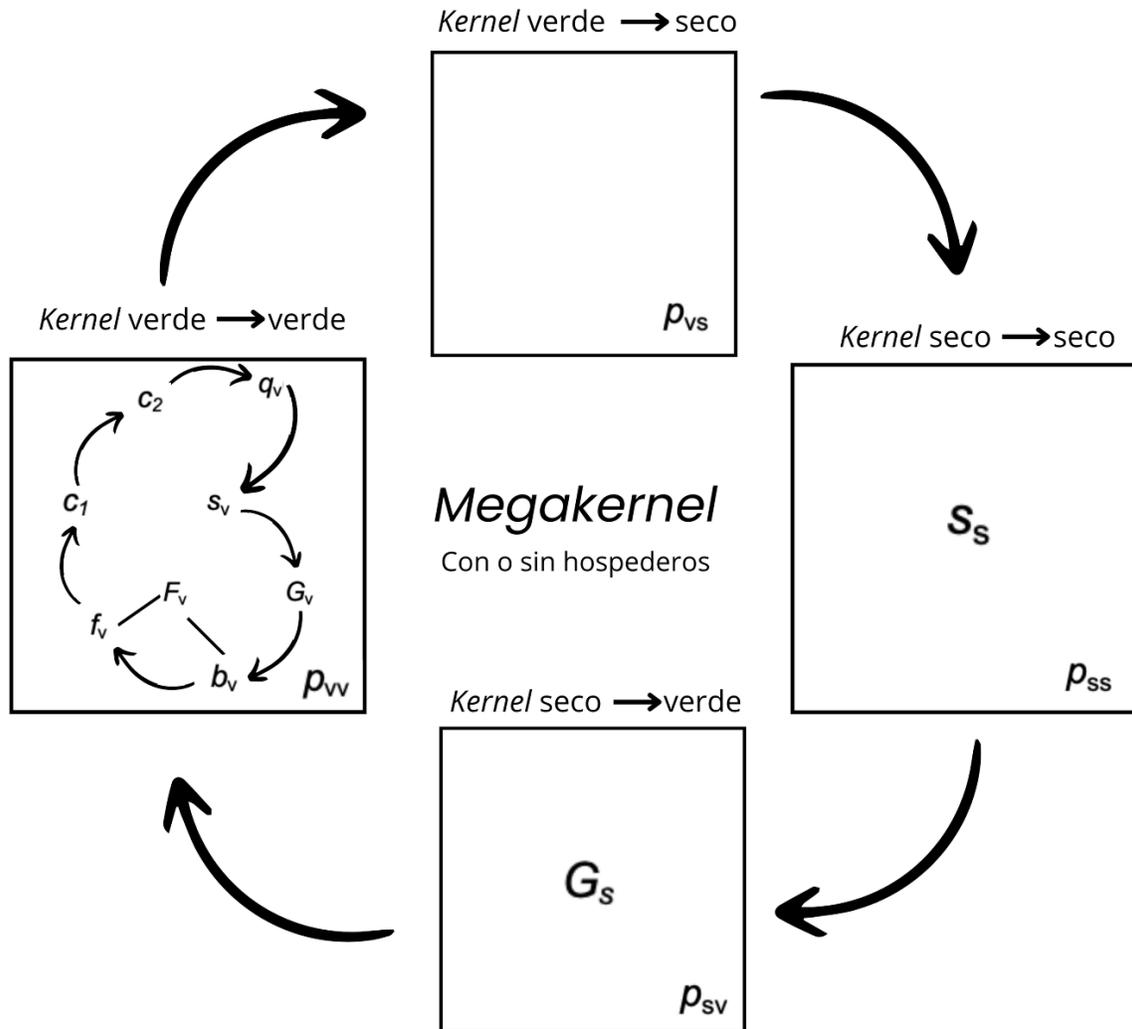


Figura 6. Ciclo de vida y estructura del *megakernel* para las poblaciones con o sin hospederos de *Castilleja tenuiflora*. s_v = supervivencia, G_v = crecimiento, F_v = reproducción, b_v = probabilidad de reproducción, f_v = número de frutos producidos, c_1 = número de semillas por fruto, c_2 = porcentaje de germinación, q_v = tamaño de los reclutas, G_s = crecimiento de los individuos al rebrotar, s_s = supervivencia de los individuos con tejido aéreo seco, p_{vv} = probabilidad de permanecer con tejido aéreo verde, p_{vs} = probabilidad de desecación, p_{ss} = probabilidad de permanecer con tejido aéreo seco, p_{sv} = probabilidad de rebrote.

Proyecciones, parámetros y errores cuadráticos medios

Las proyecciones de la estructura poblacional se hicieron a partir de la ecuación 4 para los MPM y de la ecuación 5 para los IPM, en los individuos con hospederos (MPM_H, IPM_H) y sin hospederos (MPM_{sH}, IPM_{sH}), considerando dos años, es decir, las transiciones entre 2016

a 2017 y 2017 a 2018. Posteriormente, se evaluaron las tasas finitas de crecimiento estimadas (λ_{est}), correspondientes al segundo año, a través de los siguientes cálculos:

$$\lambda_{est} = n_{t+1, est} / n_{t, est} \quad (\text{ecuación 11})$$

Cabe mencionar que las λ_{est} son únicamente del periodo 2017-2018 porque en el primer año la estructura inicial n_t es observada, no estimada, al no haber información previa a 2016.

Asimismo, se realizó un *bootstrap* con 1000 remuestreos con reemplazo para las λ_{est} del IPM, para ambas condiciones (con y sin hospedero), con la finalidad de determinar los intervalos de confianza (IC) al 95% de confianza (Crowley 1992). En cuanto al MPM, los intervalos de confianza de las λ_{est} se cuantificaron por medio de una expansión de serie, también llamado el “método delta”, descrito por la siguiente fórmula (Caswell 2001):

$$v(\lambda) = \sum_{ij} (\partial\lambda / \partial a_{ij})^2 \times v(a_{ij}) \quad (\text{ecuación 12})$$

donde:

$v(\lambda)$ = varianza de la tasa finita de crecimiento,

$\partial\lambda / \partial a_{ij}$ = sensibilidad de la tasa finita de crecimiento a un cambio en la entrada de la matriz de transición y

$v(a_{ij})$ = varianza de la matriz de transición.

La varianza de la matriz de transición se obtuvo a partir de la siguiente ecuación:

$$v(a_{ij}) = a_{ij} (1 - a_{ij} / n_i) \quad (\text{ecuación 13})$$

donde:

a_{ij} = entrada de la matriz de transición y

n_i = número total de individuos en cada categoría i .

Por otro lado, con el fin de conocer cuál modelo (MPM o IPM), en cualquiera de las condiciones (con y sin hospederos), proyecta estructuras poblacionales más similares a las observadas, se calculó el Error Cuadrático Medio (*SME*, por sus siglas en inglés; Pishro-Nik 2014) entre la estructura poblacional estimada (\tilde{n}) y la observada (n) de ambos modelos, de la siguiente manera:

$$SME(\tilde{n}, n) = 1/2 \cdot [(\int_X [\tilde{n}_2(x) - n_2(x)]^2 dx)^{0.5} + (\int_X [\tilde{n}_3(x) - n_3(x)]^2 dx)^{0.5}] \quad (\text{ecuación 14})$$

donde x es la variable de estado y X es el intervalo de valores de esta variable. Los subíndices 2 y 3 corresponden al tiempo, donde 2 es la transición entre los años 2016 a 2017 y 3 entre 2017 a 2018. A partir de lo anterior, el modelo que arroje el menor SME será el que proyecte de mejor manera los patrones poblacionales observados de *C. tenuiflora*.

Finalmente, se estimaron las tasas finitas de crecimiento (λ) que formaron parte del análisis mensual a partir de los 48 *MK* elaborados previamente.

Resultados

Modelación de las tasas vitales (análisis anual)

Como se mencionó anteriormente, la elección del mejor modelo para las tasas vitales fue a partir del AICc calculado para cada modelo y tasa vital. En primer lugar, la supervivencia se explicó mejor a partir del tiempo (año) más el tamaño en tiempo a (Tabla 3) y se observó una mayor probabilidad de sobrevivir durante el primer año (2016-2017) (Fig. 7a).

El crecimiento se describió mejor a partir de un modelo no lineal que constó del tamaño en el tiempo $a + 1$ en función del logaritmo del tamaño en el tiempo a más el año ($R^2 = 0.111$) (Tabla 3); a pesar de que en los primeros tamaños (1~10 cm) hubo un ligero decremento en el tamaño, éste fue mayor en el año 1 (Fig. 7b).

En cuanto a la probabilidad de reproducción, el año y el tamaño fueron las variables que la describieron de manera más parsimoniosa (Tabla 3). Asimismo, se encontró que en el primer año la probabilidad de que los individuos fueran reproductivos fue aumentando a medida que incrementó su altura, mientras que en el segundo los de menor tamaño fueron los únicos capaces de reproducirse (Fig. 7c).

La fecundidad resultó estar mejor descrita por el modelo nulo (Tabla 3), y la constante arrojó un valor promedio de 2.52 frutos producidos por individuo.

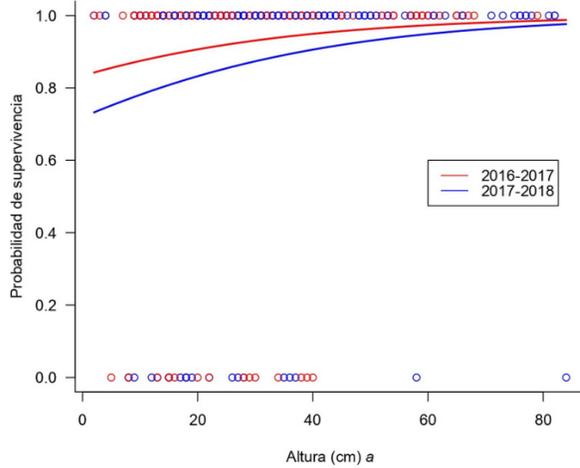
La presencia del hospedero mostró ser la mejor variable explicativa de la supervivencia de los individuos con tejido aéreo seco, siendo las plantas en el grupo con hospederos las que tienen mayor probabilidad de sobrevivir cuando una o todas sus partes aéreas se secan (Fig. 7d).

El crecimiento de los individuos al rebrotar también fue descrito por el modelo nulo y la altura promedio alcanzada fue de ~22 cm (Fig. 7e).

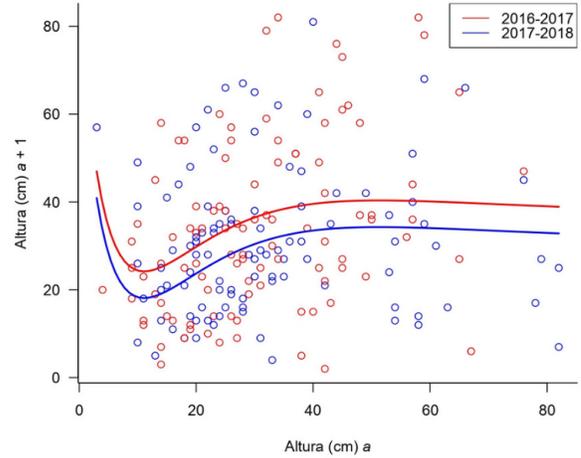
Finalmente, todos estos modelos se integraron para dar origen a los 4 *MK* que corresponden a los dos años de estudio (2016-2017 y 2017-2018), considerando a la presencia o ausencia de hospederos (ver Apéndice III, Fig. III.1C).

Tabla 3. Variables explicativas en los modelos seleccionados para las tasas vitales del análisis anual. – = el modelo seleccionado fue el nulo.

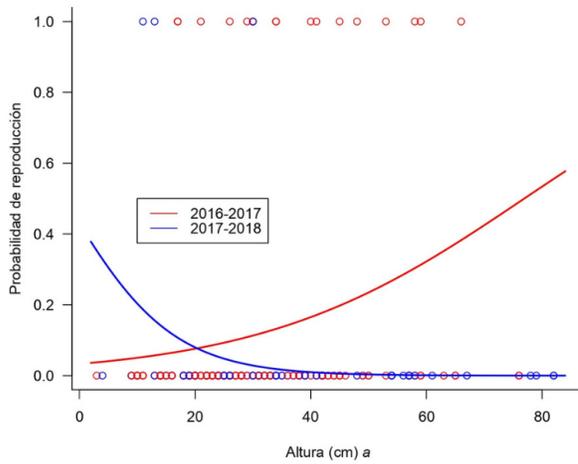
Tasa vital	Variables explicativas
Supervivencia	año, tamaño a
Crecimiento	log tamaño a , año
Probabilidad de reproducción	tamaño a , año
Fecundidad	–
Supervivencia con tejido aéreo seco	hospedero
Crecimiento al rebrotar	–



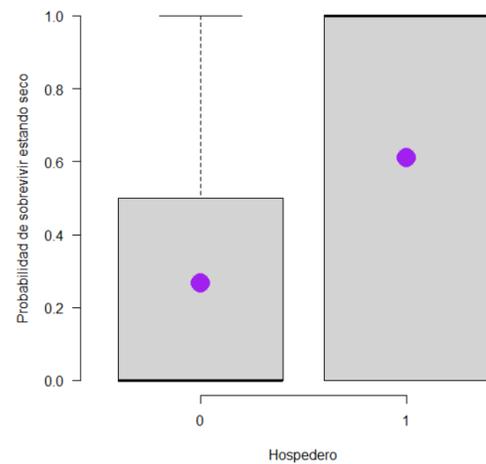
(a)



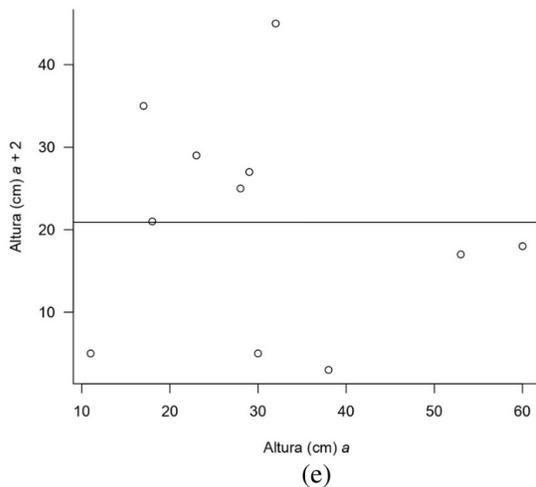
(b)



(c)



(d)



(e)

Figura 7. Modelos del análisis anual ajustados para las tasas vitales. (a) supervivencia de los individuos en función del año y del tamaño en el tiempo a , (b) crecimiento en función del tamaño en el tiempo $a+1$ más el año, (c) probabilidad de reproducción descrita por el tamaño en el tiempo a y el año, (d) probabilidad de supervivencia de los individuos con tejido aéreo seco. 0 = sin hospederos, 1 = con hospederos. (e) crecimiento de los individuos al rebrotar. Línea roja = primer año (2016-2017), línea azul = segundo año (2017-2018). Puntos rojos = individuos del primer año, puntos azules = individuos del segundo año.

Modelación de las tasas vitales (análisis mensual)

De acuerdo con el AICc, el modelo que mejor describe a la supervivencia es el que considera la suma entre el tamaño y la presencia del hospedero (Tabla 4). En este sentido, a pesar de que la diferencia en la supervivencia entre los individuos que presentan hospederos y los que no los tienen es pequeña, se observó que los primeros tienden a tener una mayor probabilidad de sobrevivir (Figura 8a).

El crecimiento se ajustó mejor al modelo que consideró al logaritmo del tamaño en el tiempo $m + 1$ en función del logaritmo del tamaño en el tiempo m y el mes ($R^2 = 0.728$) (Tabla 4). La mayoría de los individuos se concentraron en el intervalo de tamaño de 1 a 80 cm de altura y hay una tendencia notable a que éstos incrementen de tamaño (Fig. 8b).

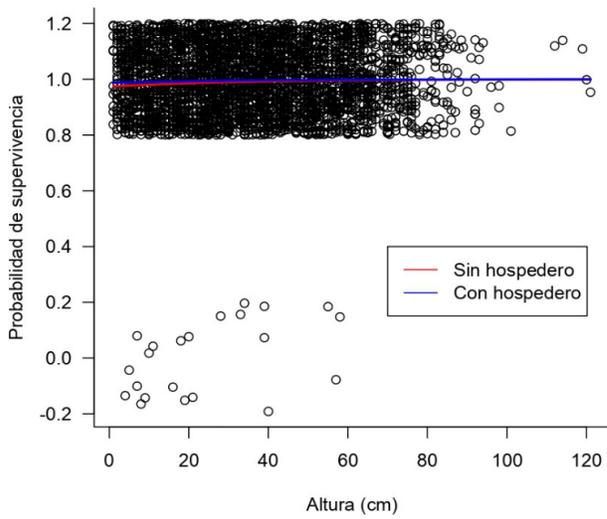
El tamaño resultó ser la variable más adecuada para describir la probabilidad de reproducción (Tabla 4), *i.e.* la reproducción es proporcional a la altura de los individuos, por lo que es más probable que las plantas más altas se reproduzcan (Fig. 8c).

La fecundidad fue mejor descrita por el logaritmo del tamaño en el tiempo m (Tabla 4). La mayor producción de frutos se concentró en el intervalo de tamaño que abarcó entre 20 a 80 cm de altura (Fig. 8d).

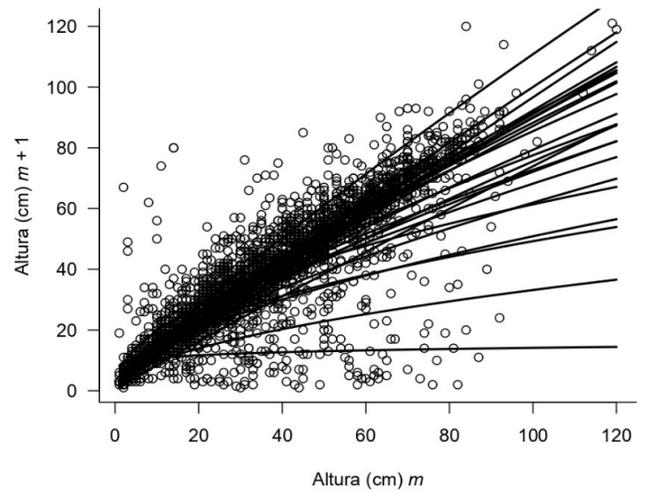
La mejor combinación de variables ajustadas para la supervivencia de los individuos con tejido aéreo seco incluyó al mes más la presencia de hospederos (Tabla 4). En ese sentido, se observó que las plantas con tejido aéreo seco que tenían hospederos sobrevivieron más (Fig. 8e) que las que no los tenían (Fig. 8f).

Finalmente, el crecimiento de los individuos al rebrotar se ajustó mejor a partir del tiempo, y en general, en ningún mes se alcanzó una altura mayor a los 40 cm ($R^2 = 0.358$) (Fig. 8g).

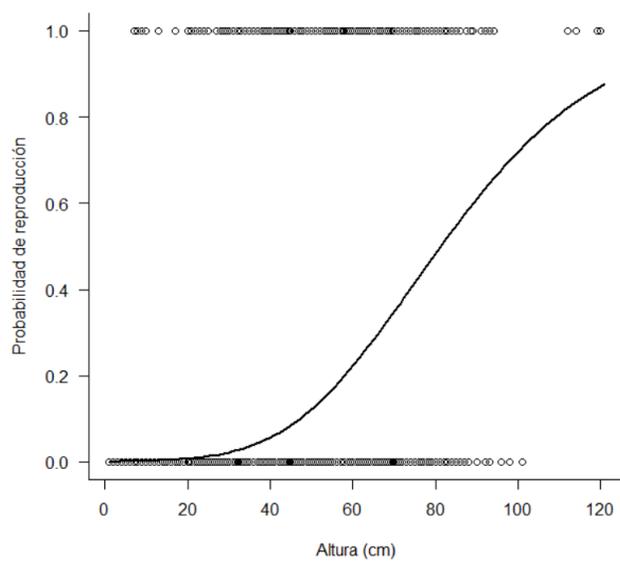
De la misma forma en que se realizó en el análisis anual, los modelos obtenidos y descritos anteriormente fueron empleados para generar los 48 *MK*, que no se anexan en este trabajo porque las diferencias entre los *kernels* de los estadios verde, seco y sus respectivas transiciones, del grupo con o sin hospederos y durante los meses del estudio, se aprecian de forma más detallada en los modelos de las tasas vitales.



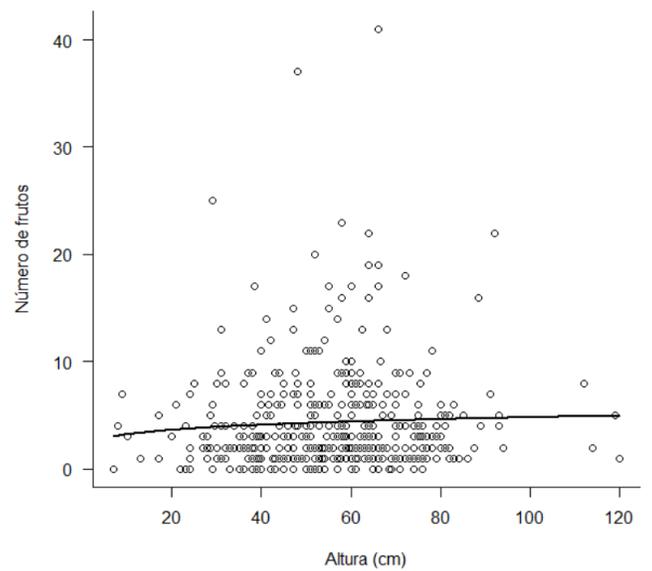
(a)



(b)



(c)



(d)

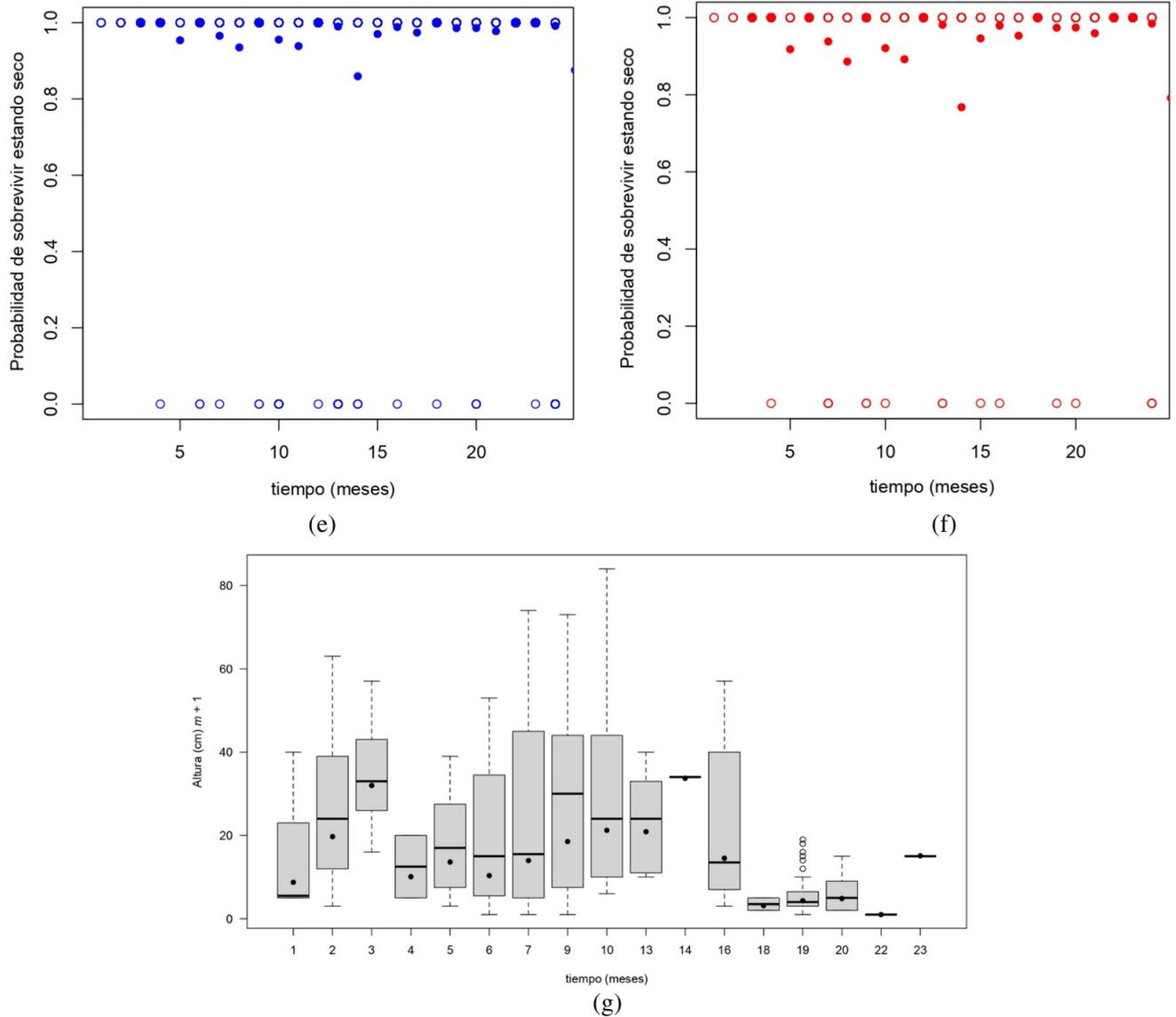


Figura 8. Modelos resultantes del análisis mensual para cada tasa vital. (a) supervivencia de los individuos en función del tamaño y la presencia/ausencia de hospederos. Línea azul = con hospederos, línea roja = sin hospederos. (b) crecimiento descrito por el tamaño en el tiempo $m + 1$ y el mes. Cada línea representa un mes de los 24 que duró el estudio. (c) probabilidad de reproducción en función del tamaño y el año, (d) fecundidad (número de frutos producidos) explicada por el logaritmo del tamaño en el tiempo m , (e) supervivencia de los individuos con tejido aéreo seco en el grupo con hospederos. Los puntos azules sólidos representan la supervivencia de las plantas secas en cada uno de los 24 tiempos predicha por el modelo. Los puntos azules vacíos indican el total de datos. (f) supervivencia de los individuos con tejido aéreo seco en el grupo sin hospederos. Los puntos rojos sólidos representan la supervivencia de las plantas secas en cada uno de los 24 tiempos predicha por el modelo. Los puntos rojos vacíos indican el total de datos. (g) crecimiento de los individuos al rebrotar, los puntos negros indican el tamaño promedio alcanzado por las plantas al rebrotar en el tiempo m .

Tabla 4. Variables explicativas en los modelos seleccionados para las tasas vitales del análisis mensual.

Tasa vital	Variables explicativas
Supervivencia	tamaño m , hospedero
Crecimiento	log tamaño m , mes
Probabilidad de reproducción	tamaño m
Fecundidad	log tamaño m
Supervivencia con tejido aéreo seco	hospedero, mes
Crecimiento al rebrotar	mes

Proyecciones, parámetros y errores cuadráticos medios

A partir de las proyecciones de la estructura poblacional generadas por las ecuaciones 4 y 5 para MPM e IPM, respectivamente, se encontró los siguiente:

1) En el caso del IPM del grupo con hospederos, correspondiente al primer año (2016-2017), en aquellos con tejido aéreo verde, la estructura poblacional estimada estuvo por debajo de la observada y la mayor proporción de individuos (0.025) se ubicó en los valores de altura más chicos, seguido de aquellos con 20-60 cm (Fig. 9a). Por otro lado, en los individuos con tejido seco no hubo registro de organismos que presentaran un tamaño al rebrotar (Fig. 9b). En el siguiente año (2017-2018), para los individuos con tejido aéreo verde, la estructura estimada también estuvo por debajo de la observada y se concentró en los primeros valores de altura, pero en una proporción de individuos menor (0.015) (Fig. 9c). En cuanto a los individuos con tejido aéreo seco, a pesar de que hubo datos de altura observados, el modelo no pudo generar una proyección de éstos porque son tamaños registrados antes de la desecación del tejido aéreo de las plantas (Fig. 9d).

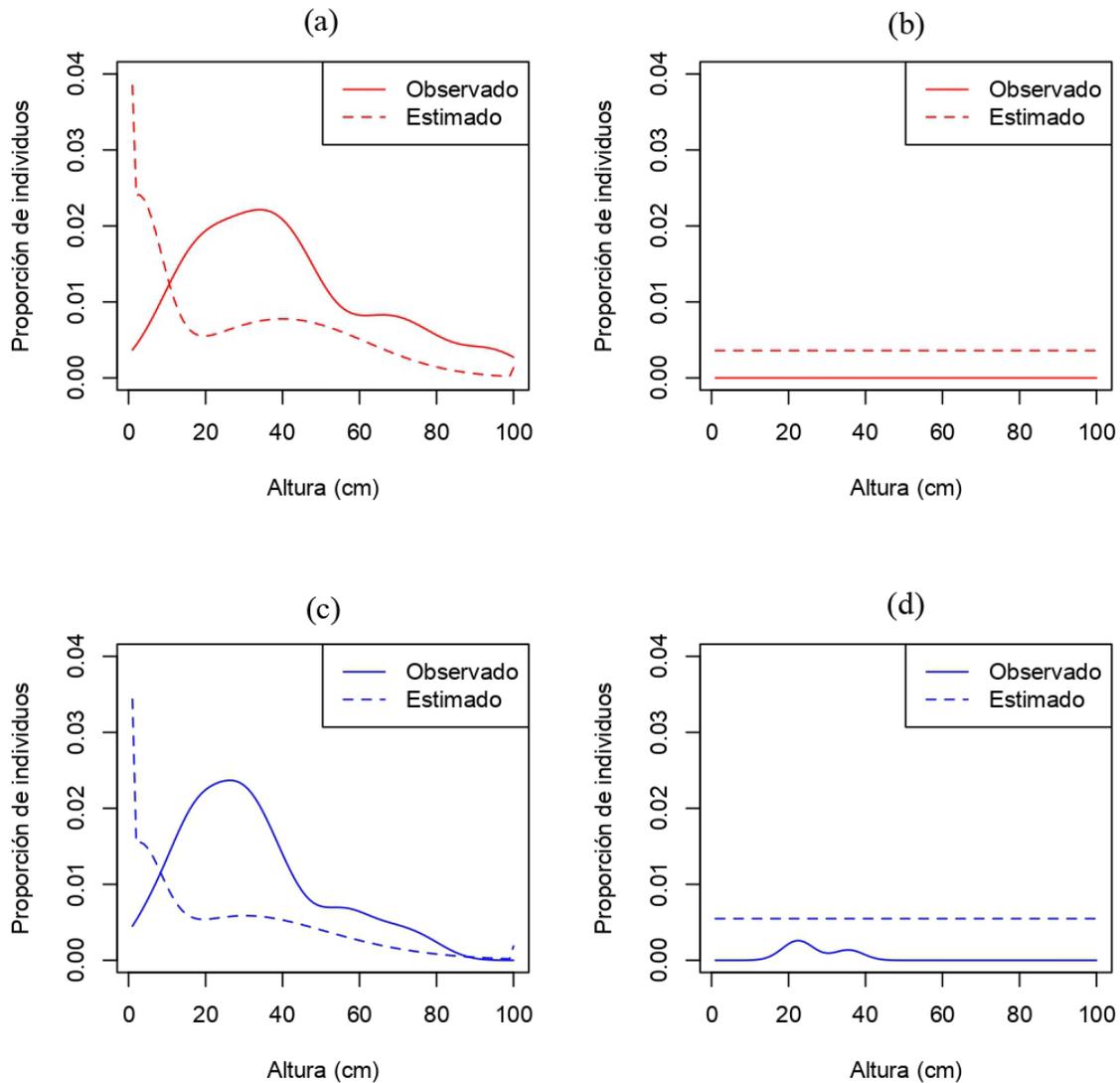


Figura 9. Proyecciones de la estructura poblacional del IPM en individuos con hospederos. (a) individuos con tejido aéreo verde del primer año, (b) individuos con tejido aéreo seco del primer año, (c) individuos con tejido aéreo verde del segundo año, (d) individuos con tejido aéreo seco del segundo año. Línea roja = primer año (2016-2017), Línea azul = segundo año (2017-2018).

2) En el IPM sin hospederos, durante el primer año y en las plantas con tejido aéreo verde, la proyección de la estructura estimada arrojó que la mayor proporción de individuos (0.022) presentó altura pequeñas (Fig. 10a), mientras que en las plantas con tejido aéreo seco no hubo registros de ellas (Fig. 10b). Un año después, la estructura estimada de los individuos con

tejido aéreo verde proyectó que, alrededor del 1.8%, presentaron tamaños pequeños (1-10 cm) (Fig. 10c). En cuanto a la estructura estimada de las plantas con tejido aéreo seco, sucedió lo mismo que en el año previo (Fig. 10d).

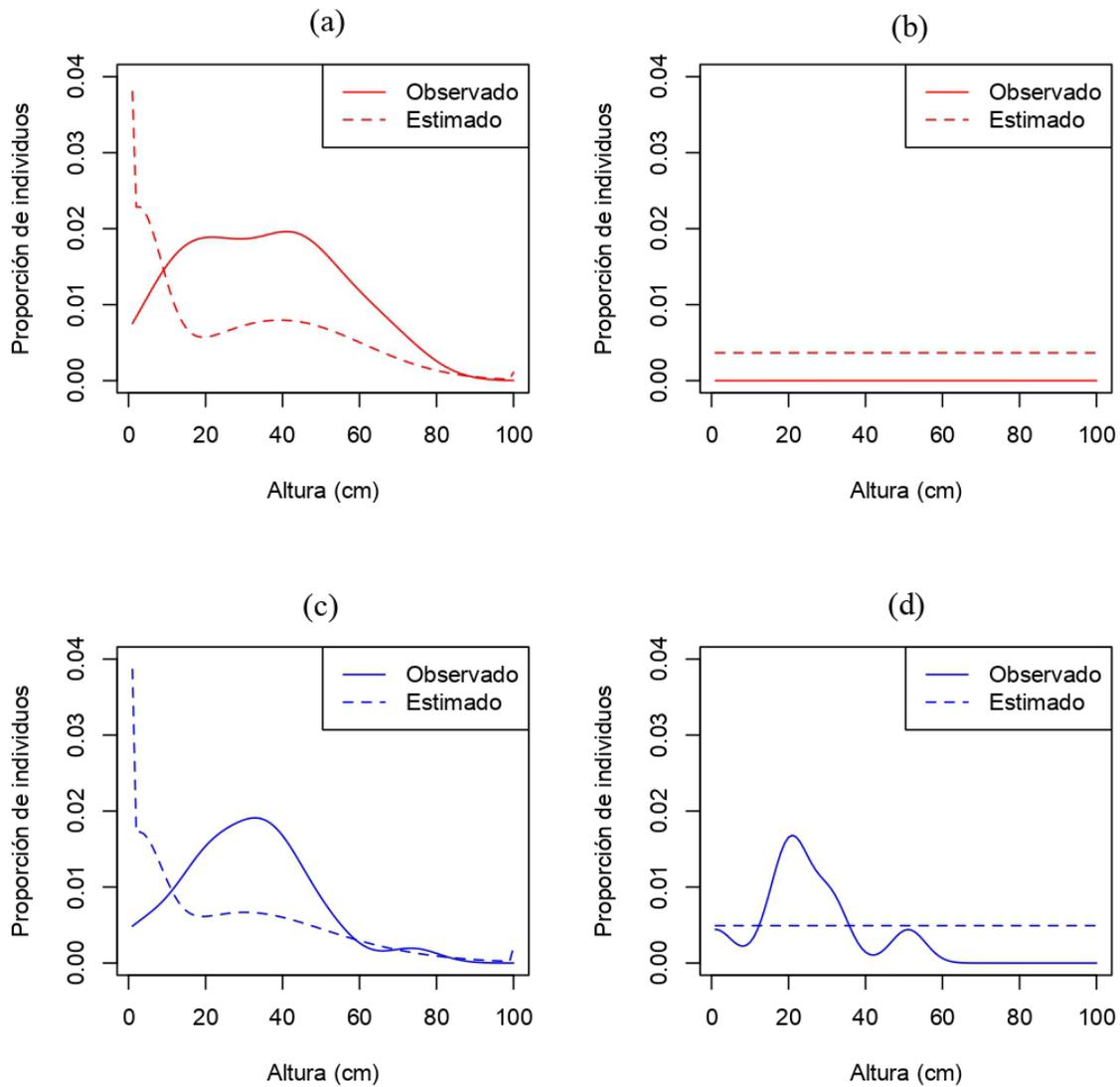


Figura 10. Proyecciones de la estructura poblacional del IPM en individuos sin hospederos. (a) individuos con tejido aéreo verde del primer año, (b) individuos con tejido aéreo seco del primer año, (c) individuos con tejido aéreo verde del segundo año, (d) individuos con tejido aéreo seco del segundo año. Línea roja = primer año (2016-2017), Línea azul = segundo año (2017-2018).

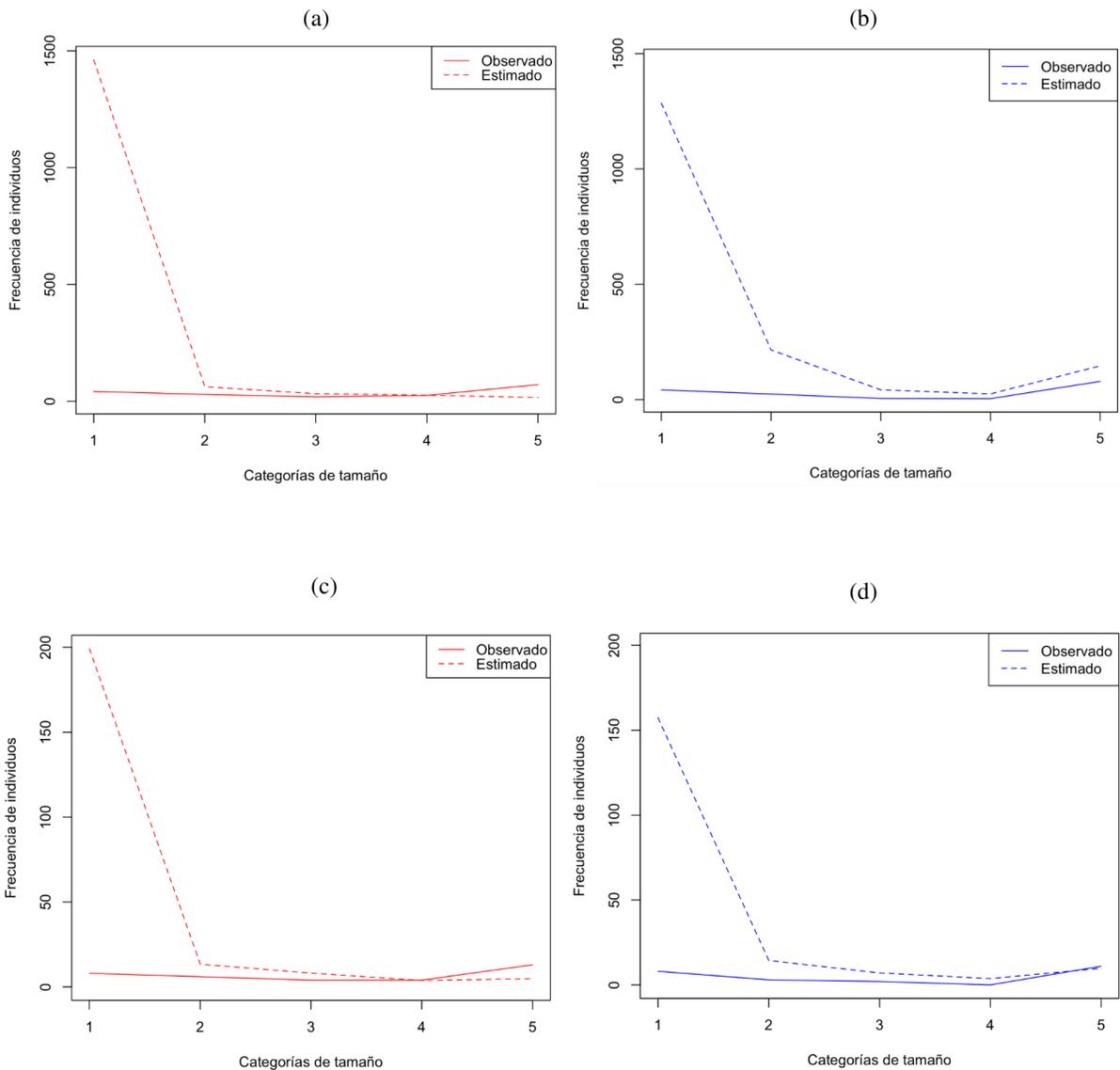


Figura 11. Proyecciones de la estructura poblacional del MPM. (a) plantas con hospederos de 2016 a 2017, (b) plantas con hospederos de 2017 a 2018, (c) plantas sin hospederos de 2016 a 2017, (d) plantas sin hospederos de 2017 a 2018. Categorías: 1 = individuos de 1-20.9 cm de altura, 2 = individuos de 21-35.9 cm de altura, 3 = individuos de 36-49.9 cm de altura, 4 = individuos > 50 cm de altura y 5 = individuos con tejido aéreo seco. Línea roja = primer año (2016-2017), Línea azul = segundo año (2017-2018). Nótese la diferencia en los valores máximos del eje y entre los paneles a y b, y c y d.

3) Respecto a los MPM, tanto en el primer año como en el segundo y en ambas condiciones, las estructuras estimadas fueron bastante cercanas a las observadas a partir de la categoría de

tamaño 2. No obstante, la primera categoría, para los mismos años y condiciones, parece haber sido sobreestimada (Fig. 11).

4) La λ_{est} del IPM para las plantas con hospederos fue de 1.0241 (IC = 0.9731-1.0690), mientras que para aquellas sin hospederos fue de 0.9006 (IC = 0.7999-1.0042), por lo que no hay evidencia suficiente para decir que hubo diferencias significativas entre las tasas finitas de crecimiento en las dos condiciones. Respecto a las λ_{est} del MPM, en las plantas con hospedero se presentó un valor de 1.0734 (IC = 0.7977-1.3491) y en aquellas sin hospedero fue de 0.8385 (IC = 0.3645-1.3125). Dado lo anterior, tampoco existieron diferencias significativas entre los parámetros estimados.

5) Los SME cuantificados señalan que el modelo demográfico que más se aproxima a los patrones poblacionales observados de *C. tenuiflora* es el IPM (Tabla 5). Es importante señalar que, aunque los IPM presentaron distancias menores a las de los MPM, el SME en las plantas sin hospederos fue menor en comparación con las que sí presentaban alguno (Tabla 6).

6) Por último, las lambdas del análisis mensual del IPM no reflejaron diferencias notables entre las plantas con y sin hospedero. A pesar de ello, hubo periodos de tiempo en donde las tasas de crecimiento se mantuvieron por debajo de la unidad para ambas condiciones y fueron los siguientes (Fig. 12):

- diciembre de 2016 y enero de 2017.
- junio de 2017 y agosto de 2017.
- diciembre de 2017 a marzo de 2018.
- mayo de 2018 y junio de 2018.

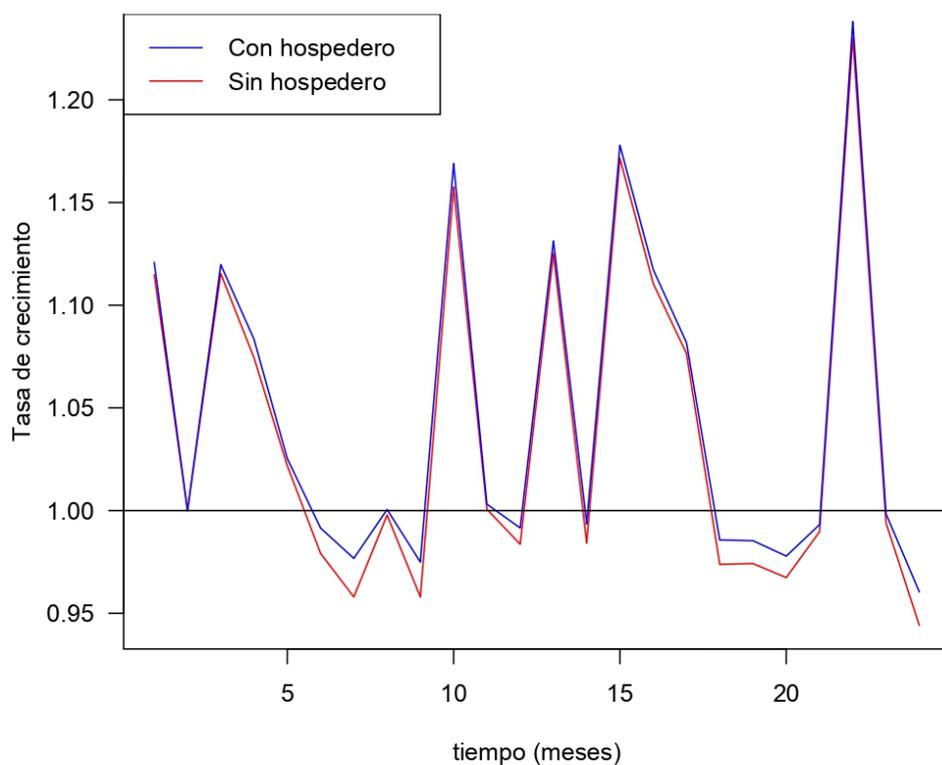


Figura 12. Tasas finitas de crecimiento mensuales (λ) resultantes del IPM. Meses: 1 = julio de 2016; 2 = agosto de 2016; 3 = septiembre de 2016; 4 = octubre de 2016; 5 = noviembre de 2016; 6 = diciembre de 2016; 7 = enero de 2017; 8 = febrero de 2017; 9 = marzo de 2017; 10 = abril de 2017; 11 = mayo de 2017; 12 = junio de 2017; 13 = julio de 2017; 14 = agosto de 2017; 15 = septiembre de 2017; 16 = octubre de 2017; 17 = noviembre de 2017; 18 = diciembre de 2017; 19 = enero de 2018; 20 = febrero de 2018; 21 = marzo de 2018; 22 = abril de 2018; 23 = mayo de 2018; 24 = junio de 2018. Línea roja = plantas sin hospederos, Línea azul = plantas con hospederos.

Tabla 5. Errores cuadráticos medios (SME) obtenidos entre los modelos demográficos (IPM o MPM) para las plantas con hospederos (H) y sin hospederos (sH).

Modelo	SME
IPM _H	1.2034
IPM _{sH}	0.2328
MPM _H	308.0835
MPM _{sH}	38.1663

Discusión

Las características del ciclo de vida de *C. tenuiflora* requieren de un análisis que integre tanto los estadios discretos (individuos con tejido aéreo verde vs individuos con tejido aéreo seco) y las condiciones (con y sin hospederos) con la variable de estado continua (altura). Cabe recordar que en el MPM desarrollado por Granados-Hernández (2018) y Granados Hernández *et al.* (2021), esto se resolvió creando cinco categorías de tamaño (altura en cm) y una adicional correspondiente a los individuos con tejido aéreo seco, además la estructura poblacional y las tasas vitales se analizaron en presencia y en ausencia de hospederos. En este sentido, es importante aclarar que en el estudio original (Granados-Hernández 2018; Granados-Hernández *et al.* 2021) se incluía a una primera categoría de semillas, que fue suprimida en este estudio a fin de contar consistentemente con datos de altura. Esto no es una deficiencia del modelo, sino una decisión relacionada con fines comparativos, aunque podría incluirse en otro estudio. Por su parte, en el IPM la presencia de los estadios discretos se resolvió construyendo el que en este estudio se denominó *megakernel*, análogamente a la megamatriz desarrollada por Pascarella y Horvitz (1998), que permitió representar tanto las transiciones entre estadios como la dinámica continua al interior del estadio verde. Para este estadio, se utilizaron modelos lineales y no lineales para explicar las tasas vitales (Easterling *et al.* 2000; Ellner *et al.* 2016). De esta manera, el *megakernel* se benefició de las virtudes de ambos enfoques, cuya pertinencia está siendo intensamente discutida en el ámbito del estudio de la ecología de poblaciones (Doak *et al.* 2021; Ellner *et al.* 2022; Doak *et al.* 2022). La decisión de haber realizado un análisis poblacional que consideró el aspecto continuo y discreto de las características biológicas de *C. tenuiflora* coincide con lo propuesto por Ellner *et al.* (2022), quienes plantearon que, si un modelo poblacional estructurado presenta variables de estado discretas y continuas, una alternativa para analizarlo sería incorporarlas en un modelo híbrido. Lo anterior concuerda con el objetivo que tienen todos los análisis demográficos: identificar y cuantificar aquellos factores que influyen en el comportamiento de los individuos y en cómo varían en el espacio y tiempo (Ellner *et al.* 2022).

Además, Ellner *et al.* (2022) mencionan que la modelación de los procesos vitales es más precisa que la agrupación de los organismos en categorías discretas porque confiere dos

ventajas principales. La primera es que al generar modelos lineales o no lineales se pueden identificar diversas fuentes de variabilidad demográfica que permiten averiguar cuáles se ajustan mejor a la tasa vital en cuestión a través de criterios estadísticos como los modelos de verosimilitud o los bayesianos (Konishi y Kitagawa 2008). En este trabajo, las fuentes de variabilidad demográfica incluyeron el tamaño a lo largo del tiempo (a y m), la presencia o ausencia de hospederos, el tiempo (año o mes) y las distintas combinaciones entre ellas.

La segunda ventaja de la modelación estadística de los procesos vitales se relaciona con la resolución del problema sobre la escasez, ausencia o número desigual de individuos que conforman algunas de las categorías discretas, lo que puede producir sesgos en el cálculo de los parámetros poblacionales finales al quedar conformadas por números muy variables y por rangos de variación diferentes (Ellner *et al.* 2022). No obstante, tal y como mencionan Doak *et al.* (2022), esto no implica que la calidad y la cantidad de los datos obtenidos en el campo sea irrelevante, ya que esto influye más en la credibilidad de los resultados que los propios métodos.

El análisis con el IPM que abarca los dos años de estudio se realizó con el fin de hacer una comparación directa entre lo reportado con el MPM por Granados-Hernández (2018) y Granados-Hernández *et al.* (2021), con la omisión de la primera categoría. El MPM mostró un incremento en el número de frutos producidos en presencia del hospedero, con respecto a la condición opuesta, es decir, en ausencia del hospedero. En el IPM no se evidenció esta diferencia, pero sí se encontró una mayor supervivencia de los individuos con tejido aéreo seco en presencia de los hospederos. Si bien el hecho de que con los dos enfoques los efectos de la presencia de hospederos se manifiesten en diferentes parámetros, ambos reconocen que tienen efectos benéficos sobre *C. tenuiflora*. Asimismo, la fuente de variabilidad predominante en el análisis anual, en cuanto a su influencia sobre los procesos vitales, fue el año (a), que incluye a las variables ambientales cambiantes de un periodo de tiempo anual al otro. Esto puede deberse a que el segundo año del estudio fue más seco que el primero, así como a una serie de posibles disturbios derivados de un dudoso programa de reforestación en el sitio de estudio (Granados-Hernández 2018). De forma complementaria, el análisis mensual tuvo la finalidad de proyectar con más detalle cómo era el comportamiento demográfico de la especie en ausencia o presencia de hospederos. En el crecimiento (G_v), la supervivencia de los individuos secos (s_s) y el crecimiento al rebrotar (G_s) se pudo identificar

al mes (m) como la mejor variable que explica dichos procesos. De acuerdo con las condiciones ambientales determinadas por los cambios estacionales, en diciembre de 2016 a enero de 2017 y de diciembre de 2017 a marzo de 2018, las tasas de crecimiento poblacional se mantuvieron por debajo de la unidad, independientemente de que hubiera o no hospederos. Esto se debe a que en diciembre y enero corresponden a los meses más fríos del año en esta zona. El hecho de que en marzo de 2018 también se registraran valores de lambda menores a uno, puede deberse a que este mes fue más seco que el del año anterior, de modo que se conjuntaron altas temperaturas y la falta de precipitaciones esporádicas características del fin del invierno y el principio de la primavera (Fig. 12).

Las λ_{est} obtenidas en el grupo con hospederos, tanto para el IPM ($\lambda_{est} = 1.0241$) como el MPM ($\lambda_{est} = 1.0734$), indican que la presencia de estos parece tener un efecto positivo sobre el crecimiento poblacional de *C. tenuiflora*. En cambio, cuando las plantas no presentan hospederos todo parece indicar que influye de forma negativa sobre la población (IPM $\lambda_{est} = 0.9006$; MPM $\lambda_{est} = 0.8385$). Aunque, cabe recordar que los IC señalaron que no hay evidencia suficiente para decir que son estadísticamente diferentes. Sin embargo, el hecho de que las λ_{est} de ambos modelos y condiciones no hayan sido significativamente distintas puede deberse al carácter facultativo y generalista de *C. tenuiflora* al tener múltiples hospederos potenciales, lo que podría no representar un factor sustancial en los individuos de la población (Montes-Hernández *et al.* 2015; Granados-Hernández *et al.* 2021).

La diferencia en los valores de λ obtenidos con ambos métodos demográficos puede ser explicado por el bajo número de categorías de la matriz (Salguero-Gómez y Plotkin *et al.* 2010). Se ha demostrado que la dimensión de una matriz puede afectar los parámetros poblacionales, especialmente si la población es pequeña, sobre todo en especies herbáceas (Ramula y Lehtilä 2005). Este podría ser el caso de *C. tenuiflora*, por lo que podría reevaluarse el número de categorías que conforman la matriz y de esa forma verificar si los valores de λ del IPM y el MPM se aproximan, tal y como sugieren Doak *et al.* (2021).

Como se mencionó anteriormente, en el MPM no fue posible detectar efecto alguno de la presencia del hospedero sobre el proceso de desecación-rebote, mientras que en el IPM sí. Tanto en el análisis de los dos años como en el mensual, la supervivencia de los individuos con tejido aéreo seco se explicó mejor a partir de la presencia de hospederos, siendo mayor para aquéllos que tenían alguno. Esto resulta relevante para la población porque contribuye

a que los individuos de *C. tenuiflora* sobrevivan la estación desfavorable y rebroten al mejorar las condiciones, reingresando así a la dinámica de los individuos con tejido aéreo verde, de modo que pueden adquirir un nuevo tamaño y volver a reproducirse. Lo anterior coincide con un estudio realizado por Meulebrouck *et al.* (2009), quienes encontraron que una holoparásita (*Cuscuta epiphytum*), que se reportaba como anual, tiene un comportamiento pseudo anual (\approx perenne), debido a la capacidad que tiene de rebrotar a partir de sus haustorios, que al estar fijados a un hospedero, funcionan como yemas de perennación. En este sentido, cabe la posibilidad de que cuando las condiciones no son favorables y una parte o todo el tejido aéreo de *C. tenuiflora* se seca, sus haustorios, anclados en las raíces de sus hospederos, funjan como estructuras de hibernación subterráneas que le permitieran, en otro momento, reincorporarse a la dinámica poblacional de los individuos con tejido aéreo verde (Ott *et al.* 2019). Esto, sin embargo, debe ser estudiado mejor para poder comprobarlo, pues Montes-Hernández *et al.* (2015) mencionan que los haustorios son temporales y, además, pueden estar presentes, pero no ser funcionales. En este sentido, *C. tenuiflora* puede ser considerada como una geófito (Raunkier, 1934), a pesar de que algunos individuos permanezcan con tejido foliar e incluso reproductivo durante la época desfavorable. Sin embargo, esta especie no presenta estructuras de perennación subterráneas, como bulbos, raíces modificadas o rizomas, entre otras (Ott *et al.* 2019), como lo hace la mayoría de las geófitas, por lo que es posible suponer que los hospederos sustituyen a los órganos de almacenamiento. Si bien la relación entre la hemiparásita y sus hospederos es facultativa, la presencia de éstos tiende a ser benéfica para la supervivencia durante la época desfavorable. Este comportamiento ratifica el carácter facultativo de la interacción entre *C. tenuiflora* y sus hospederos, así como el oportunismo de esta especie secundaria que debe aprovechar todos los recursos disponibles, incluyendo los que brindan los hospederos, en ambientes perturbados con fuertes presiones de selección, como el matorral perturbado del PECM, que se ha desarrollado sobre un campo de lava. El efecto de la interacción con los hospederos queda, de acuerdo con este estudio, mejor representada en el IPM que en la MPM, probablemente porque las transiciones entre estadios se abordan de forma continua y más apegada a lo que sucede en condiciones naturales.

Por otra parte, la elección entre MPM o IPM depende de los objetivos y preguntas que abarquen la investigación (Doak *et al.* 2021). Por ello, en este trabajo se calcularon una serie

de Errores Cuadráticos Medios (SME), para comparar y verificar cuál de las dos aproximaciones demográficas describe mejor los patrones poblacionales observados de *C. tenuiflora* en las plantas con y sin hospedero. Cabe destacar que dicho método se ha utilizado previamente como un parámetro que permite analizar dos o más modelos demográficos y decidir cuál de ellos tiene un mejor ajuste a los datos observados (Doak *et al.* 2005; Gross *et al.* 2006; Eттerson y Nagy 2008; Moreno y Lele 2010; Tredennick *et al.* 2021). En este caso, el IPM presentó SME menores (SME = 1.2034 con hospederos y SME = 0.2328 sin hospederos), que las obtenidas con el MPM (SME = 308.0835 con hospederos y SME = 38.1663 sin hospederos). Cabe mencionar que aunque una prueba de bondad de ajuste sería deseable para comparar ambos métodos, no se cuenta con una herramienta así para encontrar diferencias entre los resultados de un método discreto con uno continuo.

Las proyecciones de las estructuras poblacionales estimadas (\hat{n}) y las observadas (n) mostraron que el IPM fue más cercano que el MPM. Ambas proyecciones exhibieron una sobreestimación de los individuos de tallas más pequeñas (1-20 cm de altura), sin embargo, la proporción y frecuencia de individuos fue distinta para cada modelo. En el MPM fue más notoria en los individuos de la primera categoría, mientras que en el IPM fue menor. Este resultado coincide con estudios previos (Ehrlén 2000; Burns 2008; Arroyo-Cosultchi *et al.* 2016), en los que se observó que, dadas las dificultades que implica llevar a cabo los experimentos de germinación, ya sea en campo o laboratorio, esto puede influir en las probabilidades de transición, por lo que las proyecciones de las estructuras estimadas suelen ser muy distintas a las observadas, particularmente en los tamaños más chicos. Lo anterior podría ser la razón por la que los valores de los SME en los MPM fueron mayores, por mucho, en comparación con los IPM.

Si bien los MPM permitieron una comprensión más profunda de la dinámica de las poblaciones que la que se tenía con otros modelos, tanto estructurados como no estructurados, los IPM abren la posibilidad de resolver un problema medular como lo es la categorización de los individuos. No es posible decir que los IPM anulan el conocimiento producido a través de los muchos estudios basados en MPM, pero sí es necesario subrayar la importancia de considerarlos como parte fundamental de los análisis demográficos, tomando en cuenta los objetivos y preguntas de cada estudio.

Finalmente, este trabajo permitirá a futuros estudios considerar la importancia de los métodos demográficos como herramientas potentes para analizar las interacciones planta-planta y las ventajas que se pueden rescatar de los MPM e IPM. En particular, con base en los *megakernels* desarrollados en esta tesis, que permitirán abordar una parte muy relevante de los modelos demográficos con un enfoque híbrido.

Conclusiones

- La construcción de MPM implica, en la mayoría de las veces, un enfoque subjetivo debido a la formación de categorías discretas. En cambio, los IPM contribuyen a una perspectiva más objetiva al evaluar, mediante criterios estadísticos, los modelos de los procesos vitales.
- Ambos métodos permiten detectar que la presencia o ausencia de hospederos es relevante. En el IPM todo indica que los individuos con tejido aéreo seco funcionan como estructuras de hibernación que les permiten sobrevivir las épocas desfavorables y reingresar a la dinámica poblacional de los individuos con tejido aéreo verde.
- Los errores cuadráticos medios son una medida adecuada para evaluar dos aproximaciones demográficas y verificar cuál de ellas tiene un mejor ajuste.
- El desarrollo de *megakernels* permite incorporar la dinámica de la transición entre condiciones discretas en un mismo individuo, como lo son el individuo con tejido aéreo seco y verde.
- Este estudio indica que el IPM tiene un mejor ajuste en las estructuras poblacionales proyectadas para esta población de *C. tenuiflora*.

Referencias

- Alvarado-Cárdenas, L. O. (2008). *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*, Fascículo 65 Orobanchaceae. 1a ed. IBUNAM. México.
- Arroyo-Cosultchi, G., Golubov, J., y Mandujano, M. C. (2016). Pulse seedling recruitment on the population dynamics of a columnar cactus: Effect of an extreme rainfall event. *Acta Oecologica*, 71: 52-60.
- Begon, M., Townsend, C. R., y Harper, J. L. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems* 4th Edition. Blackwell Publishing, UK.
- Borowicz, V. A., Walder, M. R., y Armstrong, J. E. (2019). Coming undone: hemiparasite presence and effects in a prairie grassland diminish over time. *Oecologia*, 190(3): 679-688.
- Briggs, J., Dabbs, K., Holm, M., Lubben, J., Rebarber, R., Tenhumberg, B., y Riser-Espinoza, D. (2010). Structured population dynamics: An introduction to integral modeling. *Mathematics Magazine*, 83(4): 243-257.
- Burnham, K. y Anderson, D. (2004). *Model selection and multi-model inference*. Second edition. NY: Springer-Verlag.
- Burns, J. H. (2008). Demographic performance predicts invasiveness of species in the Commelinaceae under high-nutrient conditions. *Ecological Applications*, 18(2): 335-346.
- Caswell, H. (1982). Stable population structure and reproductive value for populations with complex life cycles. *Ecology*, 63(5): 1223-1231.
- Caswell, H. (2000). Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology. *Ecology*, 81(3): 619-627.
- Caswell, H. (2001). *Matrix population models. Construction, analysis, and interpretation*. 2nd edition. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.
- Crone, E. E., Menges, E. S., Ellis, M. M., Bell, T., Bierzychudek, P., Ehrlén, J., Kaye, T. N., Knight, T. M., Lesica, P., Morris, W. F., Oostermeijer, G., Quintana-Ascencio, P. F., Stanley, A., Ticktin, T., Valverde, T. y Williams, J. L. (2011). How do plant ecologists use matrix population models?. *Ecology letters*, 14(1): 1-8.
- Crowley, P. H. (1992). Resampling Methods for Computation-Intensive Data Analysis in Ecology and Evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23: 405-447.
- Cushing, J. M. (1994). Structured population dynamics. *Frontiers in Mathematical Biology* (pp. 280-295). Springer, Berlin, Heidelberg.
- de Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendael, J., & Caswell, H. (1986). Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*, 67(5): 1427-1431.
- Doak, D. F., Gross, K., y Morris, W. F. (2005). Understanding and predicting the effects of sparse data on demographic analyses. *Ecology*, 86(5): 1154-1163.
- Doak, D. F., Waddle, E., Langendorf, R. E., Louthan, A. M., Chardon, N. I., Dibner, R., Shriver, R. K., Linares, C., Garcia, M. B., Fitzpatrick, S. W., Morris, W. F., y DeMarche, M. L. (2022). A critical comparison of integral projection and matrix projection models for demographic analysis: Reply. *Ecology*, 103(10): e3822.
- Doak, D. F., Waddle, E., Langendorf, R. E., Louthan, A. M., Isabelle Chardon, N., Dibner, R. R., Keinath, D. A., Lombardi, E., Steenbock, C., Shriver, R. K., Linares, C., Begoña García, M., Funk, W. C., Fitzpatrick S. W., Morris, W. F. y Peterson, M. L. (2021). A critical comparison of integral projection and matrix projection models for demographic analysis. *Ecological Monographs*, 91(2): e01447.
- Donohue, K. (1995). The spatial demography of mistletoe parasitism on a Yemeni Acacia. *International Journal of Plant Sciences*, 156(6): 816-823.
- Easterling, M. R., Ellner, S. P., y Dixon, P. M. (2000). Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. *Ecology*, 81(3): 694-708.

- Ehrlén, J. (2000). The dynamics of plant populations: does the history of individuals matter?. *Ecology*, 81(6): 1675-1684.
- Ellner, S. P., Adler, P. B., Childs, D. Z., Hooker, G., Miller, T. E., y Rees, M. (2022). A critical comparison of integral projection and matrix projection models for demographic analysis: Comment. *Ecology*. e3605.
- Ellner, S. P., Childs, D. Z., y Rees, M. (2016). Data-driven modelling of structured populations. *A practical guide to the Integral Projection Model*. Springer, Charn, Switzerland.
- Enright, N. J., Franco, M., y Silvertown, J. (1995). Comparing plant life histories using elasticity analysis: the importance of life span and the number of life-cycle stages. *Oecologia*, 104(1): 79-84.
- Eriksson, O., y Ehrlén, J. (2008). Seedling recruitment and population ecology. *Seedling ecology and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, 239-254.
- Etterson, M. A., y Nagy, L. R. (2008). Is mean squared error a consistent indicator of accuracy for spatially structured demographic models?. *Ecological modelling*, 211(1-2): 202-208.
- Ferrer-Cervantes, M. E., Méndez-González, M. E., Quintana-Ascencio, P. F., Dorantes, A., Dzib, G., y Durán, R. (2012). Population dynamics of the cactus *Mammillaria gaumeri*: an integral projection model approach. *Population ecology*, 54(2): 321-334.
- Fibich, P., Lepš, J., y Berc, L. (2010). Modelling the population dynamics of root hemiparasitic plants along a productivity gradient. *Folia Geobotanica*, 45(4): 425-442.
- Franco, M., y Silvertown, J. (2004). A comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology*, 85(2): 531-538.
- Gibson, C. C., y Watkinson, A. R. (1991). Host selectivity and the mediation of competition by the root hemiparasite *Rhinanthus minor*. *Oecologia*, 86(1): 81-87.
- González, E. J., y Martorell, C. (2013). Reconstructing shifts in vital rates driven by long-term environmental change: a new demographic method based on readily available data. *Ecology and evolution*, 3(7): 2273-2284.
- Granados-Hernández, L. A. (2018). Hemiparasitismo, supervivencia y reproducción de *Castilleja tenuiflora* (Orobanchaceae) en el Parque Ecológico de la Ciudad de México. Tesis Maestría. Facultad Ciencias, UNAM. Cd. Mx, México.
- Granados-Hernández, L. A., Pisanty, I., Raventós, J., y Ezcurra, E. (2022). An evolutionary approach by second derivatives of the population growth rate of *Castilleja tenuiflora*, a hemiparasitic plant with and without hosts. *Evolutionary Ecology*, 1-20.
- Granados-Hernández, L. A., Pisanty, I., Raventós, J., Márquez-Guzmán, J., y Mandujano, M. C. (2021). Better alone? A demographic case study of the hemiparasite *Castilleja tenuiflora* (Orobanchaceae): A first approximation. *Population Ecology*, 63(2): 152-164.
- Gross, K., Morris, W. F., Wolosin, M. S., y Doak, D. F. (2006). Modeling vital rates improves estimation of population projection matrices. *Population Ecology*, 48(1): 79-89.
- Guàrdia, R., Raventós, J., y Caswell, H. (2000). Spatial growth and population dynamics of a perennial tussock grass (*Achnatherum calamagrostis*) in a badland area. *Journal of Ecology*, 88(6): 950-963.
- Harper, J., y White, J. (1974). The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5(1): 419-463.
- Hastie, T. (2022). `_gam: Generalized Additive Models_`. R package version 1.20.2, <<https://CRAN.R-project.org/package=gam>>.
- Hautier, Y., Hector, A., Vojtech, E., Purves, D., y Turnbull, L. A. (2010). Modelling the growth of parasitic plants. *Journal of Ecology*, 98(4): 857-866.
- Hernández-Apolinar, M., Valverde, T., y Purata, S. (2006). Demography of *Bursera glabrifolia*, a tropical tree used for folk woodcrafting in Southern Mexico: An evaluation of its management plan. *Forest Ecology and Management*, 223(1-3): 139-151.
- Instituto de Ecología A.C.. México.

- Jiang, F., Jeschke, W. D., Hartung, W., y Cameron, D. D. (2008). Does legume nitrogen fixation underpin host quality for the hemiparasitic plant *Rhinanthus minor*?. *Journal of Experimental Botany*, 59(4): 917-925.
- Konishi, S., & Kitagawa, G. (2008). Information criteria and statistical modeling. Springer, New York, EUA.
- Lefkovich, L. P. (1965). The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*, 1-18.
- Lemos, J. A., Rojas, R. I. y Zúñiga, J. J. (2005). *Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México.
- Lindén, A., y Mäntyniemi, S. (2011). Using the negative binomial distribution to model overdispersion in ecological count data. *Ecology*, 92(7): 1414-1421.
- Malthus, T. (1798). *An Essay of the Principle of Population*. London.
- Mandujano, M. C. (2007). La clonalidad y sus efectos en la biología de poblaciones. En: Eguiarte, L.E., Souza, V. y Aguirre, X. *Ecología Molecular*, (pp. 217-250), Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales–Instituto Nacional de Ecología–Universidad Nacional Autónoma de México–Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Mandujano, M. C., Golubov, J., y Huenneke, L. F. (2007). Effect of reproductive modes and environmental heterogeneity in the population dynamics of a geographically widespread clonal desert cactus. *Population Ecology*, 49(2): 141-153.
- Martínez-Romero, M. (1997). Fenología de especies herbáceas y arbustivas del Parque Ecológico de la Ciudad de México D.F. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. D.F., México.
- Matthies, D. (1995). Parasitic and competitive interactions between the hemiparasites *Rhinanthus serotinus* and *Odontites rubra* and their host *Medicago sativa*. *Journal of Ecology*. 83(2): 245-251.
- Menges, E. S. (1990). Population viability analysis for an endangered plant. *Conservation biology*, 4(1): 52-62.
- Merow, C., Dahlgren, J.P., Metcalf, C.J.E., Childs, D.Z., Evans, M.E.K., Jongejans, E., Record, S., Rees, M., Salguero-Gómez, R. y McMahon, S.M. (2014). Advancing population ecology with integral projection models: a practical guide. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(2): 99-110.
- Metcalf, C. J. E., McMahon, S. M., Salguero-Gómez, R., y Jongejans, E. (2013). IPM pack: an R package for integral projection models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2): 195-200.
- Meulebrouck, K., Ameloot, E., Brys, R., Tanghe, L., Verheyen, K., & Hermy, M. (2009). Hidden in the host–Unexpected vegetative hibernation of the holoparasite *Cuscuta epithimum* (L.) L. and its implications for population persistence. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 204(4): 306-315.
- Mills, L. S., Doak, D. F., y Wisdom, M. J. (1999). Reliability of conservation actions based on elasticity analysis of matrix models. *Conservation Biology*, 13(4): 815-829.
- Moloney, K. A. (1986). A generalized algorithm for determining category size. *Oecologia*, 69(2): 176-180.
- Montes-Hernández, E., Sandoval-Zapotitla, E., Bermúdez-Torres, K., y Trejo-Tapia, G. (2015). Potential hosts of *Castilleja tenuiflora* (Orobanchaceae) and characterization of its haustoria. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 214, 11-16.
- Moreno, M., y Lele, S. R. (2010). Improved estimation of site occupancy using penalized likelihood. *Ecology*, 91(2): 341-346.
- Morris, W. F. y Doak, D. F. (2002). *Quantitative conservation biology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Ott, J. P., Klimešová, J., y Hartnett, D. C. (2019). The ecology and significance of below-ground bud banks in plants. *Annals of Botany*, 123(7): 1099–1118.

- Pascarella, J. B., y Horvitz, C. C. (1998). Hurricane disturbance and the population dynamics of a tropical understory shrub: megamatrix elasticity analysis. *Ecology*, 79(2): 547-563.
- Pennings, S. C., y Callaway, R. M. (1996). Impact of a parasitic plant on the structure and dynamics of salt marsh vegetation. *Ecology*, 77(5): 1410-1419.
- Picó, F. X., Quintana-Ascencio, P. F., Menges, E. S., y López-Barrera, F. (2003). Recruitment rates exhibit high elasticity and high temporal variation in populations of a short-lived perennial herb. *Oikos*, 103(1): 69-74.
- Pishro-Nik, H. (2014). Introduction to Probability, Statistics and Random Processes. Disponible en: <https://www.probabilitycourse.com>, Kappa Research LLC.
- Press, M. C., y Phoenix, G. K. (2005). Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist*, 166(3): 737-751.
- Queijeiro-Bolaños, M. E., González, E. J., Martorell, C., y Cano-Santana, Z. (2017). Competition and facilitation determine dwarf mistletoe infection dynamics. *Journal of Ecology*, 105(3): 775-785.
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ramula, S., Rees, M., y Buckley, Y. M. (2009). Integral projection models perform better for small demographic data sets than matrix population models: a case study of two perennial herbs. *Journal of Applied Ecology*, 46(5): 1048-1053.
- Ramula, S., y Lehtilä, K. (2005). Matrix dimensionality in demographic analyses of plants: when to use smaller matrices?. *Oikos*, 111(3): 563-573.
- Raunkiaer, C. (1934). The life forms of plants and statistical plant geography. Clarendon Press, Oxford.
- Rigby, R.A. y Stasinopoulos, D.M. (2005). Generalized additive models for location, scale and shape, (with discussion), *Appl. Statist.*, 54, part 3, pp. 507-554.
- Roxburgh, L., y Nicolson, S. W. (2008). Differential dispersal and survival of an African mistletoe: does host size matter?. *Plant Ecology*, 195(1), 21-31.
- Rzedowski, G y Rzedowski, J. (2001). *Flora fenerogámica del Valle de México*. 2a ed.
- Salguero-Gómez, R. y Plotkin, J. (2010). Matrix dimensions bias demographic inferences: implications for comparative plant demography. *The American Naturalist*, 176(6): 710-722.
- Seel, W. E., y Press, M. C. (1993). Influence of the host on three sub-Arctic annual facultative root hemiparasites: I. Growth, mineral accumulation and above-ground dry-matter partitioning. *New Phytologist*, 125(1): 131-138.
- Silvertown, J. W. (1982). *An introduction to plant population ecology*. Longman, NY.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., y Mendoza, A. N. 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(3): 465-476.
- Silvertown, J., y Charlesworth, D. (2001). *Introduction to plant population biology*. John Wiley y Sons.
- Stoklosa, J., Blakey, R. V., y Hui, F. K. C. (2022). An Overview of Modern Applications of Negative Binomial Modelling in Ecology and Biodiversity. *Diversity*, 14(5): 320.
- Torres-García, I., León-Jacinto, A., Vega, E., Moreno-Calles, A. I., y Casas, A. (2020). Integral projection models and sustainable forest management of *Agave inaequidens* in Western Mexico. *Frontiers in plant science*, 11: 1224.
- Tredennick, A. T., Hooker, G., Ellner, S. P., y Adler, P. B. (2021). A practical guide to selecting models for exploration, inference, and prediction in ecology. *Ecology*, 102(6): e03336.
- Valverde, T., Quijas, S., López-Villavicencio, M., y Castillo, S. (2004). Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology*, 170(2): 167-184.
- Vandermeer, J. (1978). Choosing category size in a stage projection matrix. *Oecologia*, 32(1): 79-84.

- Werner, P. A., y Caswell, H. (1977). Population growth rates and age versus stage-distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). *Ecology*, 58(5): 1103-1111.
- Westbury, D. B., y Dunnett, N. P. (2007). The impact of *Rhinanthus minor* in newly established meadows on a productive site. *Applied Vegetation Science*, 10(1): 121-129.
- Westwood, J. H., Yoder, J. I., Timko, M. P., y dePamphilis, C. W. (2010). The evolution of parasitism in plants. *Trends in plant science*, 15(4): 227-235.
- Wood, S. y Scheipl, F. (2020). `_gamm4`: Generalized Additive Mixed Models using 'mgcv' and 'lme4'. R package version 0.2-6, <<https://CRAN.R-project.org/package=gamm4>>.
- Wood, S.N. (2017) Generalized Additive Models: An Introduction with R (2nd edition). Chapman and Hall/CRC.
- Zhang D (2022). `rsq`: R-Squared and Related Measures. R package version 2.5, <<https://CRAN.R-project.org/package=rsq>>.
- Zuidema, P. A. (2000). *Demography of exploited tree species in the Bolivian Amazon*. Tesis de Doctorado. Universidad de Utrecht.
- Zuidema, P. A., Jongejans, E., Chien, P. D., During, H. J., y Schieving, F. (2010). Integral projection models for trees: a new parameterization method and a validation of model output. *Journal of Ecology*, 98(2): 345-355.
- Zuidema, P. A., y Franco, M. (2001). Integrating vital rate variability into perturbation analysis: an evaluation for matrix population models of six plant species. *Journal of Ecology*, 89(6): 995-1005.

Apéndices

Apéndice I: Modelos del análisis anual

Tabla I.1. Variables explicativas para los modelos lineales y no lineales de la supervivencia. $x1$ = tamaño en el tiempo a , $lx1$ = logaritmo del tamaño en el tiempo a , h = hospedero, a = tiempo (año), s = *spline*.

Supervivencia	
Variables explicativas	AICc
1	238.759
$x1$	234.140
$lx1$	234.324
$s(x1)$	234.066
$s(lx1)$	234.303
h	238.284
$x1 + h$	234.093
$lx1 + h$	234.195
$x1 \cdot h$	236.136
$lx1 \cdot h$	235.997
$s(x1 + h)$	233.793
$s(lx1 + h)$	234.195

$s(x1 \cdot h)$	233.793
$s(lx1 \cdot h)$	234.883
a	238.214
$x1 + a$	232.686
$lx1 + a$	233.423
$s(x1 + a)$	232.686
$s(lx1 + a)$	233.191
$h + a$	237.748
$x1 + h + a$	232.713
$lx1 + h + a$	233.369
$x1 \cdot h + a$	234.766
$lx1 \cdot h + a$	235.097
$s(x1 + h + a)$	232.710
$s(lx1 + h + a)$	233.196
$s(lx1 \cdot h + a)$	233.220
$x1 \cdot a$	234.068

$lx1 \cdot a$	235.011
$s(x1 \cdot a)$	232.879
$s(lx1 \cdot a)$	235.057
$h \cdot a$	239.192
$x1 + h \cdot a$	234.021
$lx1 + h \cdot a$	234.601
$x1 \cdot h \cdot a$	238.939
$lx1 \cdot h \cdot a$	238.939
$s(x1 + h \cdot a)$	234.019
$s(lx1 + h \cdot a)$	234.483

Tabla I.2. Variables explicativas para los modelos lineales y no lineales del crecimiento. x_1 = tamaño en el tiempo a , lx_1 = logaritmo del tamaño en el tiempo a , h = hospedero, a = tiempo (año), s = *spline*.

Crecimiento	
Variables explicativas	AICc
1	1736.667
x_1	1730.746
lx_1	1729.449
$s(x_1)$	1724.885
$s(lx_1)$	1724.209
h	1737.884
$x_1 + h$	1732.323
$lx_1 + h$	1731.095
$x_1 \cdot h$	1733.469
$lx_1 \cdot h$	1732.794
$s(x_1 + h)$	1726.543
$s(lx_1 + h)$	1725.710
$s(x_1 \cdot h)$	1726.163

$s(lx1 \cdot h)$	1724.713
a	1736.205
$x1 + a$	1727.606
$lx1 + a$	1726.747
$s(x1 + a)$	1722.715
$s(lx1 + a)$	1721.037
$h + a$	1737.500
$x1 + h + a$	1729.319
$lx1 + h + a$	1728.512
$x1 \cdot h + a$	1730.540
$lx1 \cdot h + a$	1730.362
$s(x1 + h + a)$	1724.491
$s(lx1 + h + a)$	1722.674
$s(lx1 \cdot h + a)$	1724.368
$x1 \cdot a$	1722.646
$lx1 \cdot a$	1723.786

$s(x1 \cdot a)$	1727.219
$s(lx1 \cdot a)$	1723.661
$h \cdot a$	1722.531
$x1 + h \cdot a$	1739.513
$lx1 + h \cdot a$	1731.278
$x1 \cdot h \cdot a$	1730.418
$lx1 \cdot h \cdot a$	1730.947
$s(x1 + h \cdot a)$	1734.792
$s(lx1 + h \cdot a)$	1726.616

Tabla I.3. Variables explicativas para los modelos lineales y no lineales del logaritmo del crecimiento. x_1 = tamaño en el tiempo a , lx_1 = logaritmo del tamaño en el tiempo a , h = hospedero, a = tiempo (año), s = *spline*.

Logaritmo del crecimiento	
VARIABLES EXPLICATIVAS	AICc
1	404.102
x_1	401.034
lx_1	399.569
$s(x_1)$	396.079
$s(lx_1)$	394.617
h	405.088
$x_1 + h$	402.359
$lx_1 + h$	400.978
$x_1 \cdot h$	401.559
$lx_1 \cdot h$	401.533
$s(x_1 + h)$	397.495
$s(lx_1 + h)$	395.850
$s(x_1 \cdot h)$	395.788

$s(lx1 \cdot h)$	395.402
a	404.723
$x1 + a$	400.083
$lx1 + a$	398.804
$s(x1 + a)$	395.815
$s(lx1 + a)$	393.763
$h + a$	405.779
$x1 + h + a$	401.539
$lx1 + h + a$	400.331
$x1 \cdot h + a$	400.820
$lx1 \cdot h + a$	401.102
$s(x1 + h + a)$	397.342
$s(lx1 + h + a)$	395.125
$s(lx1 \cdot h + a)$	395.699
$x1 \cdot a$	395.013
$lx1 \cdot a$	399.675

$s(x1 \cdot a)$	400.694
$s(lx1 \cdot a)$	394.173
$h \cdot a$	393.659
$x1 + h \cdot a$	407.883
$lx1 + h \cdot a$	403.658
$x1 \cdot h \cdot a$	402.440
$lx1 \cdot h \cdot a$	403.850
$s(x1 + h \cdot a)$	407.067
$s(lx1 + h \cdot a)$	399.460

Tabla I.4. Variables explicativas para los modelos lineales y no lineales de la probabilidad de reproducción. x_1 = tamaño en el tiempo a , lx_1 = logaritmo del tamaño en el tiempo a , h = hospedero, a = tiempo (año), s = *spline*.

Probabilidad de reproducción	
Variables explicativas	AICc
1	137.920
x_1	133.442
lx_1	133.442
$s(x_1)$	139.886
$s(lx_1)$	135.293
h	136.913
$x_1 + h$	135.293
$lx_1 + h$	134.979
$x_1 \cdot h$	133.122
$lx_1 \cdot h$	133.122
$s(x_1 + h)$	134.953

$s(lx1 + h)$	136.605
$s(x1 \cdot h)$	134.953
$s(lx1 \cdot h)$	134.742
a	133.892
$x1 + a$	130.766
$lx1 + a$	130.571
$s(x1 + a)$	130.766
$s(lx1 + a)$	130.571
$h + a$	135.876
$x1 + h + a$	32.5512
$lx1 + h + a$	132.344
$x1 \cdot h + a$	134.062
$lx1 \cdot h + a$	133.883
$s(x1 + h + a)$	132.552
$s(lx1 + h + a)$	132.344

$s(x1 \cdot h + a)$	132.175
$s(lx1 \cdot h + a)$	132.066
$x1 \cdot a$	123.577
$lx1 \cdot a$	123.736
$s(x1 \cdot a)$	126.048
$s(lx1 \cdot a)$	124.897
$h \cdot a$	137.581
$x1 + h \cdot a$	134.336
$lx1 + h \cdot a$	134.152
$x1 \cdot h \cdot a$	131.546
$lx1 \cdot h \cdot a$	131.623
$s(x1 + h \cdot a)$	134.336
$s(lx1 + h \cdot a)$	134.152

Tabla I.5. Variables explicativas para los modelos lineales y no lineales de la fecundidad. x_1 = tamaño en el tiempo a , lx_1 = logaritmo del tamaño en el tiempo a , h = hospedero, a = tiempo (año), s = *spline*.

Fecundidad	
Variables explicativas	AICc
1	105.296
x_1	107.295
lx_1	107.035
$s(x_1)$	109.238
$s(lx_1)$	109.237
h	109.300
$x_1 + h$	108.971
$lx_1 + h$	107.101
$x_1 \cdot h$	106.562
$lx_1 \cdot h$	109.069
$s(x_1 + h)$	109.317
$s(lx_1 + h)$	108.506
$s(x_1 \cdot h)$	107.035

$s(lx1 \cdot h)$	106.562
a	105.844
$x1 + a$	107.554
$lx1 + a$	107.798
$s(x1 + a)$	107.554
$s(lx1 + a)$	107.837
$h + a$	107.807
$x1 + h + a$	109.459
$lx1 + h + a$	109.741
$x1 \cdot h + a$	110.303
$lx1 \cdot h + a$	110.655
$s(x1 + h + a)$	109.464
$s(lx1 + h + a)$	109.795
$s(x1 \cdot h + a)$	107.554
$s(lx1 \cdot h + a)$	107.837
$x1 \cdot a$	108.802

$lx1 \cdot a$	109.049
$s(x1 \cdot a)$	107.035
$s(lx1 \cdot a)$	106.562
$h \cdot a$	109.202
$x1 + h \cdot a$	110.809
$lx1 + h \cdot a$	111.069
$x1 \cdot h \cdot a$	113.903
$lx1 \cdot h \cdot a$	114.085
$s(x1 + h \cdot a)$	110.809
$s(lx1 + h \cdot a)$	111.107

Tabla I.6. Variables explicativas para los modelos lineales y no lineales de la permanencia con tejido aéreo verde. x_1 = tamaño en el tiempo a , lx_1 = logaritmo del tamaño en el tiempo a , h = hospedero, a = tiempo (año), s = *spline*

Permanencia con tejido aéreo verde	
VARIABLES EXPLICATIVAS	AICc
1	456.577
1	458.235
x_1	458.166
lx_1	458.569
$s(x_1)$	460.226
$s(lx_1)$	464.084
h	460.054
$x_1 + h$	457.278
$lx_1 + h$	457.279
$x_1 \cdot h$	459.255
$lx_1 \cdot h$	460.910
$s(x_1 + h)$	459.255
$s(lx_1 + h)$	459.584

$s(x1 \cdot h)$	458.893
$s(lx1 \cdot h)$	456.170
a	456.169
$x1 + a$	456.448
$lx1 + a$	457.415
$s(x1 + a)$	456.448
$s(lx1 + a)$	458.166
$h + a$	459.449
$x1 + h + a$	458.419
$lx1 + h + a$	461.255
$x1 \cdot h + a$	459.937
$lx1 \cdot h + a$	459.404
$s(x1 + h + a)$	458.419
$s(lx1 + h + a)$	458.958
$s(x1 \cdot h + a)$	457.915
$s(lx1 \cdot h + a)$	458.780

$x1 \cdot a$	457.836
$lx1 \cdot a$	459.011
$s(x1 \cdot a)$	458.719
$s(lx1 \cdot a)$	460.159
$h \cdot a$	461.432
$x1 + h \cdot a$	460.376
$lx1 + h \cdot a$	466.195
$x1 \cdot h \cdot a$	464.812
$lx1 \cdot h \cdot a$	461.391
$s(x1 + h \cdot a)$	460.374

Tabla I.7. Variables explicativas para los modelos lineales y no lineales de la supervivencia de los individuos con tejido aéreo seco. h = hospedero, a = tiempo (año).

Supervivencia de los individuos con tejido aéreo seco	
VARIABLES EXPLICATIVAS	AICc
1	128.494
h	124.493
a	128.439
$h + a$	126.607

Tabla I.8. Variables explicativas para los modelos lineales y no lineales del crecimiento al rebrotar. $x1$ = tamaño en el tiempo a , $lx1$ = logaritmo del tamaño en el tiempo a , h = hospedero, s = *spline*.

Crecimiento al rebrotar	
Modelo	AICc
1	92.474
$x1$	96.258
$lx1$	96.396
$s(x1)$	96.258
$s(lx1)$	97.175

h	94.935
$x1 + h$	100.173
$lx1 + h$	100.059
$x1 \cdot h$	100.173
$lx1 \cdot h$	100.059
$s(x1 + h)$	100.173
$s(lx1 + h)$	100.993
$s(x1 \cdot h)$	100.173
$s(lx1 \cdot h)$	100.993

Tabla I.9. Variables explicativas de los modelos para la permanencia de los individuos con tejido aéreo seco. h = hospedero, a = tiempo (año).

Permanencia de los individuos con tejido aéreo seco	
Modelo	AICc
1	55.264
h	57.403
a	55.397
$h + a$	57.651
$h \cdot a$	57.651

Apéndice II: Modelos del análisis mensual

Tabla II.1. Variables explicativas de los modelos lineales y no lineales para la supervivencia. x_1 = tamaño en el tiempo m , lx_1 = logaritmo del tamaño en el tiempo m , h = hospedero, s = *spline*.

Supervivencia	
Variables explicativas	AICc
1	270.7449
x_1	264.8229
lx_1	267.0612
$s(x_1)$	266.8275
$s(lx_1)$	269.0658
h	269.9484
$x_1 + h$	264.7765

$lx1 + h$	266.9024
$x1 \cdot h$	266.2192
$lx1 \cdot h$	268.1088
$s(x1 + h)$	266.7823
$s(lx1 + h)$	268.9082
$s(x1 \cdot h)$	270.7789
$s(lx1 \cdot h)$	273.0446

Tabla II.2. Variables explicativas de los modelos lineales y no lineales para el crecimiento. x_1 = tamaño en el tiempo m , lx_1 = logaritmo del tamaño en el tiempo m , h = hospedero, m = tiempo (mes), s = *spline*.

Crecimiento	
VARIABLES EXPLICATIVAS	AICc
1	26695.44
x_1	23650.76
lx_1	24284.16
$s(x_1)$	23631.55
$s(lx_1)$	23652.18
h	26691.94
$x_1 + h$	23650.32
$lx_1 + h$	24282.99
$x_1 \cdot h$	23657.73
$lx_1 \cdot h$	24281.12
$s(x_1 + h)$	23631.13

$s(lx1 + h)$	23651.68
$s(x1 \cdot h)$	23635.35
$s(lx1 \cdot h)$	23661.08
m	25801.56
$x1 + m$	23243.70
$lx1 + m$	24046.33
$s(x1 + m)$	23237.98
$s(lx1 + m)$	23249.62
$h + m$	25798.87
$x1 + h + m$	23243.85
$lx1 + h + m$	24045.40
$x1 \cdot h + m$	23251.09
$lx1 \cdot h + m$	24043.38

$s(x1 + h + m)$	23238.12
$s(lx1 + h + m)$	23249.52
$s(x1 \cdot h + m)$	23241.89
$s(lx1 \cdot h + m)$	23259.42
$x1 \cdot m$	23151.09
$lx1 \cdot m$	23645.80
$s(x1 \cdot m)$	23255.43
$s(lx1 \cdot m)$	23311.00
$h \cdot m$	25719.86
$x1 + h \cdot m$	23176.86
$lx1 + h \cdot m$	23966.07
$x1 \cdot h \cdot m$	23133.77
$lx1 \cdot h \cdot m$	23461.18

$s(x1 + h \cdot m)$	23170.59
$s(lx1 + h \cdot m)$	23182.29

Tabla II.3. Variables explicativas de los modelos lineales y no lineales para el logaritmo del crecimiento. x_1 = tamaño en el tiempo m , lx_1 = logaritmo del tamaño en el tiempo m , h = hospedero, m = tiempo (mes), s = *spline*.

Logaritmo del crecimiento	
VARIABLES EXPLICATIVAS	AICc
1	6375.497
x_1	4463.859
lx_1	3718.655
$s(x_1)$	3903.405
$s(lx_1)$	3717.268
h	6377.537
$x_1 + h$	4468.177
$lx_1 + h$	3722.244
$x_1 \cdot h$	4472.327
$lx_1 \cdot h$	3725.161
$s(x_1 + h)$	3906.233

$s(lx1 + h)$	3720.788
$s(x1 \cdot h)$	3901.506
$s(lx1 \cdot h)$	3714.989
m	5419.337
$x1 + m$	3839.668
$lx1 + m$	3353.460
$s(x1 + m)$	3447.224
$s(lx1 + m)$	3320.598
$h + m$	5422.553
$x1 + h + m$	3844.847
$lx1 + h + m$	3358.124
$x1 \cdot h + m$	3854.027
$lx1 \cdot h + m$	3362.824

$s(x1 + h + m)$	3451.099
$s(lx1 + h + m)$	3325.120
$s(x1 \cdot h + m)$	3450.690
$s(lx1 \cdot h + m)$	3310.963
$x1 \cdot m$	3898.850
$lx1 \cdot m$	3301.952
$s(x1 \cdot m)$	3717.691
$s(lx1 \cdot m)$	3481.370
$h \cdot m$	5492.821
$x1 + h \cdot m$	3928.491
$lx1 + h \cdot m$	3437.722
$x1 \cdot h \cdot m$	4124.884
$lx1 \cdot h \cdot m$	3393.775

$s(x1 + h \cdot m)$	3531.751
$s(lx1 + h \cdot m)$	3406.470

Tabla II.4. Variables explicativas de los modelos lineales y no lineales para la probabilidad de reproducción. x_1 = tamaño en el tiempo m , lx_1 = logaritmo del tamaño en el tiempo m , h = hospedero, s = *spline*.

Probabilidad de reproducción	
VARIABLES EXPLICATIVAS	AICc
1	2368.100
x_1	1883.516
$s(x_1)$	1883.065
h	2366.439
$x_1 + h$	1884.475
$x_1 \cdot h$	1886.401
$s(x_1 + h)$	1884.046
$s(x_1 \cdot h)$	1885.800
lx_1	1886.517
$s(lx_1)$	1888.522
$lx_1 + h$	1887.457
$lx_1 \cdot h$	1889.177
$s(lx_1 + h)$	1889.463
$s(lx_1 \cdot h)$	1891.470

Tabla II.5. Variables explicativas de los modelos lineales y no lineales para la fecundidad. x_1 = tamaño en el tiempo m , lx_1 = logaritmo del tamaño en el tiempo m , h = hospedero, s = *spline*.

Fecundidad	
VARIABLES EXPLICATIVAS	AICc
1	2260.189
x_1	2260.266
$s(x_1)$	2260.266
h	2261.911
$x_1 + h$	2261.874
$x_1 \cdot h$	2262.401
$s(x_1 + h)$	2261.874
$s(x_1 \cdot h)$	2260.266
lx_1	2259.753
$s(lx_1)$	2259.753
$lx_1 + h$	2261.349
$lx_1 \cdot h$	2262.345
$s(lx_1 + h)$	2261.349
$s(lx_1 \cdot h)$	2259.753

Tabla II.6. Variables explicativas de los modelos lineales y no lineales para la permanencia de los individuos con tejido aéreo verde. x_1 = tamaño en el tiempo m , lx_1 = logaritmo del tamaño en el tiempo m , h = hospedero, s = *spline*.

Permanencia con tejido aéreo verde	
Variables explicativas	AICc
1	2267.582
x_1	2267.644
$s(x_1)$	2269.648
h	2269.473
$x_1 + h$	2269.601
$x_1 \cdot h$	2271.465
$s(x_1 + h)$	2271.607
lx_1	2266.205
$s(lx_1)$	2268.210
$lx_1 + h$	2268.176
$lx_1 \cdot h$	2270.165
$s(lx_1 + h)$	2270.182
$s(x_1 \cdot h)$	2273.556
$s(lx_1 \cdot h)$	2272.215

Tabla II.7. Variables explicativas de los modelos para la supervivencia de los individuos con tejido aéreo seco. h = hospedero, m = tiempo (mes).

Supervivencia de los individuos con tejido aéreo seco	
VARIABLES EXPLICATIVAS	AICc
1	541.411
h	546.262
m	487.640
$h + m$	486.159
$h \cdot m$	516.519

Tabla II.8. Variables explicativas de los modelos lineales y no lineales para el crecimiento al rebrotar. x_1 = tamaño en el tiempo m , lx_1 = logaritmo del tamaño en el tiempo m , h = hospedero, m = tiempo (mes), s = *spline*.

Crecimiento al rebrotar	
Variables explicativas	AICc
1	1689.566
x_1	1695.105
lx_1	1688.805
$s(x_1)$	1691.058
$s(lx_1)$	1691.219
h	1687.138
$x_1 + h$	1692.653
$lx_1 + h$	1686.370
$x_1 \cdot h$	1695.897
$lx_1 \cdot h$	1683.641
$s(x_1 + h)$	1688.629
$s(lx_1 + h)$	1688.807
$s(x_1 \cdot h)$	1688.312
$s(lx_1 \cdot h)$	1688.531

m	1567.777
$x1 + m$	1570.637
$lx1 + m$	1566.145
$s(x1 + m)$	1567.004
$s(lx1 + m)$	1568.187
$h + m$	1565.635
$x1 + h + m$	1568.221
$lx1 + h + m$	1563.850
$x1 \cdot h + m$	1571.475
$lx1 \cdot h + m$	1560.684
$s(x1 + h + m)$	1564.618
$s(lx1 + h + m)$	1565.899
$s(x1 \cdot h + m)$	1563.619
$s(lx1 \cdot h + m)$	1564.964

Tabla II.9. Variables explicativas de los modelos lineales y no lineales para el logaritmo del crecimiento al rebrotar. x_1 = tamaño en el tiempo m , lx_1 = logaritmo del tamaño en el tiempo tm , h = hospedero, m = tiempo (mes), s = *spline*.

Logaritmo del crecimiento al rebrotar	
VARIABLES EXPLICATIVAS	AICc
1	608.6715
x_1	618.9266
lx_1	612.3463
$s(x_1)$	614.8795
$s(lx_1)$	614.7710
h	611.4814
$x_1 + h$	621.9169
$lx_1 + h$	615.3427
$x_1 \cdot h$	630.8729
$lx_1 \cdot h$	618.4773
$s(x_1 + h)$	617.8926
$s(lx_1 + h)$	617.7902
$s(x_1 \cdot h)$	618.1707
$s(lx_1 \cdot h)$	617.8195

m	557.8488
$x1 + m$	569.1105
$lx1 + m$	562.7986
$s(x1 + m)$	565.4777
$s(lx1 + m)$	565.6377
$h + m$	559.9183
$x1 + h + m$	570.8315
$lx1 + h + m$	564.5732
$x1 \cdot h + m$	579.6712
$lx1 \cdot h + m$	567.4846
$s(x1 + h + m)$	567.2285
$s(lx1 + h + m)$	567.4421
$s(x1 \cdot h + m)$	566.3711
$s(lx1 \cdot h + m)$	566.4620

Tabla II.10. Variables explicativas de los modelos para la permanencia de los individuos con tejido aéreo seco. h = hospedero, m = tiempo (mes).

Permanencia de los individuos con tejido aéreo seco	
VARIABLES EXPLICATIVAS	AICc
1	1199.826
h	1203.669
m	1192.424
$h + m$	1194.34
$h \cdot m$	1213.594

Apéndice III: Megakernels del análisis anual

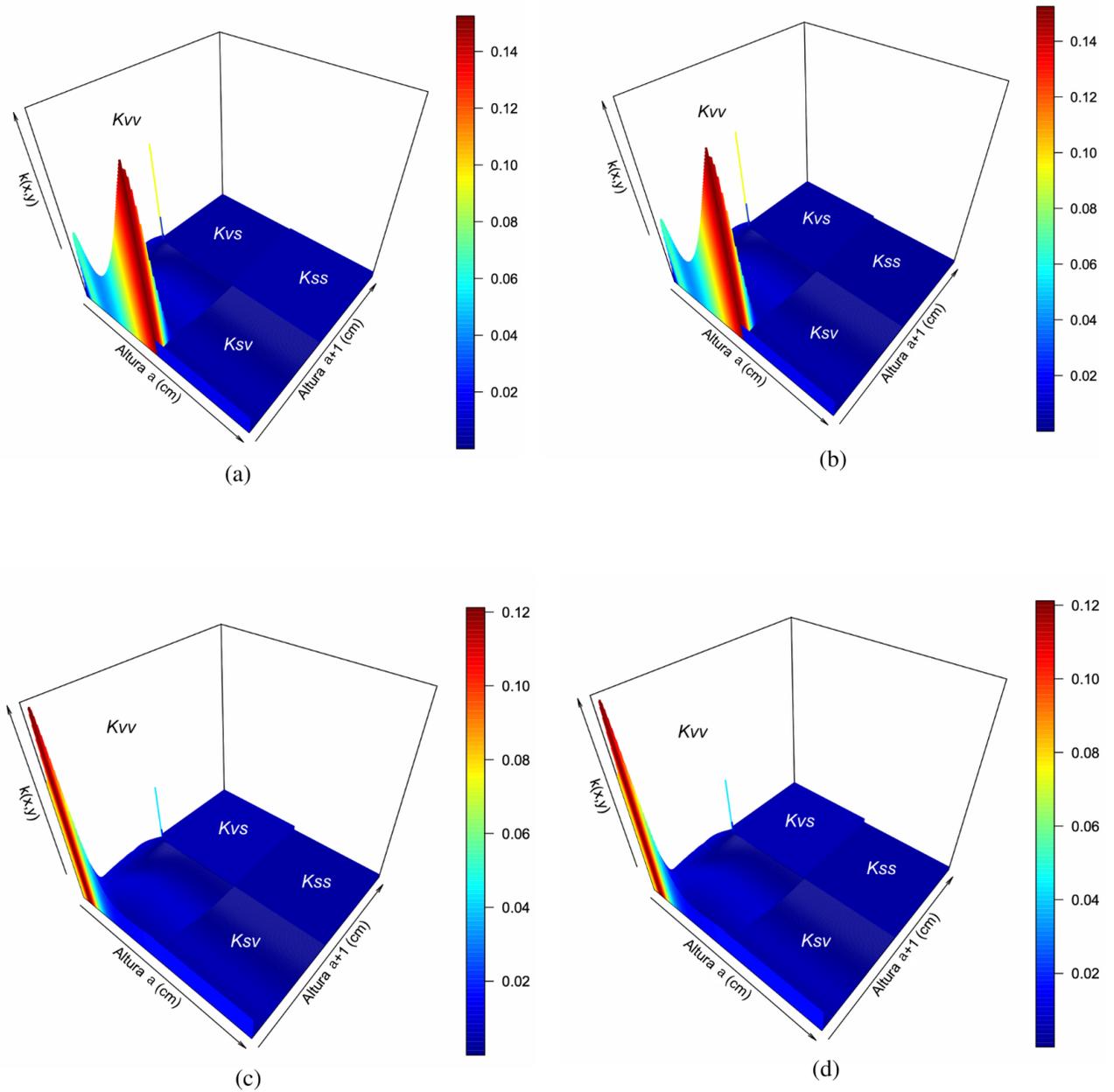


Figura III.1. Megakernels del análisis anual. (a) Primer año, individuos con hospederos. (b) Primer año, individuos sin hospederos. (c) Segundo año, individuos con hospederos. (d) Segundo año, individuos sin hospederos. a = año de estudio.