



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ANALISIS DEMOGRAFICO DE LA COPA DE
Pinus hartwegii Lindl.

Carlos Vázquez



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

TESIS PROFESIONAL

que para obtener el título de

B I O L O G O
p r e s e n t a :

LAURA BLANCA ARRIAGA CABRERA

México, D. F.

Febrero 1982

OFICINA DE EXÁMENES
PROFESIONALES
Y GRADOS



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

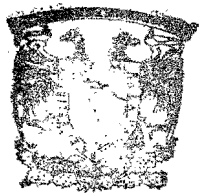
DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A mis padres
con cariño y agradecimiento

Algún día también seré una
gota de tiempo como tú
Para tí, Ricardo



INDICE

BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

I. PRESENTACION Y AGRADECIMIENTOS	
II. RESUMEN	1
III. INTRODUCCION GENERAL	3
IV. ANTECEDENTES	5
A. Estudios descriptivos del crecimiento del follaje	5
1. Aspectos morfológicos y fisiológicos en la formación y desarrollo del follaje	5
2. Aspectos fenológicos del desarrollo de los brotes	9
3. Diferencias fotosintéticas dentro de la copa	11
4. Estructura y dinámica del desarrollo de la copa	16
B. Dinámica de poblaciones vegetales	20
1. Enfoque modular de la dinámica de poblaciones	20
2. Otro punto de vista metapoblacional	26
3. Algunos trabajos realizados con un enfoque modular	28
C. Modelos matriciales que describen el crecimiento poblacional	34
1. Modelos matriciales básicos	34
2. Aplicación de los modelos matriciales en algunas poblaciones vegetales	37
D. Trabajos realizados con el enfoque modular y utilizando modelos matriciales	38
E. Importancia y justificación teórica y práctica de este tipo de estudios	40
F. Objetivos	42
V. ZONA DE ESTUDIO	43
A. Localización geográfica	43
B. Características físicas de la zona	43

1.	Clima	43
2.	Geología	45
3.	Datos topográficos y edáficos	47
4.	Hidrología	47
C.	Tipo de vegetación	47
1.	Generalidades	48
2.	Especie estudiada	49
VI.	MATERIALES Y METODOS	51
A.	Descripción del sitio de observa- ción permanente	51
B.	Elección de los individuos	51
C.	Obtención de datos	52
1.	Muestreo de ramillas	52
2.	Obtención de los datos de área foliar	57
3.	Manejo de los datos	62
VII.	RESULTADOS Y DISCUSION	65
A.	Fenología de los brotes	65
B.	Patrón de ramificación	68
C.	Cambios cualitativos en la forma de la copa en función de la edad	74
D.	Crecimiento de la copa	76
1.	Elongación del brote	77
2.	Elongación del follaje	81
3.	Incremento en área foliar	85
E.	Pérdida de follaje	90
F.	Demografía modular	93
1.	Modelos matriciales	93
2.	Simulación del crecimiento de la copa	100
VIII.	CONCLUSIONES	128
IX.	BIBLIOGRAFIA	133
X.	APENDICES	142

I. PRESENTACION Y AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo forma parte de un proyecto integral cuyo propósito fundamental es crear un modelo de crecimiento desde el punto de vista ecológico para Pinus spp. Dentro de los principales objetivos se encuentran: el determinar el patrón de regeneración de una especie en sitios característicos dentro de su área de distribución, determinar las tasas de crecimiento de varias poblaciones, investigar los patrones de crecimiento de árboles individuales dentro de un rodal e investigar la dinámica del desarrollo de la copa. Es precisamente este último punto acerca del cual versará esta tesis.

El proyecto se realizó gracias al apoyo del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México y en parte por el Commonwealth Forestry Institute de la Universidad de Oxford; éste se llevó a cabo en la Estación Experimental de Enseñanza e Investigación de Zoquiapan del Departamento de Bosques de la Universidad Autónoma de Chapingo y también bajo el subsidio económico del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología en su proyecto PCAINAL 800714.

Estas investigaciones se están llevando a cabo en el --

Laboratorio de Ecología del Departamento de Botánica del Instituto de Biología que está a cargo del Dr. José Sarukhán - Kermez, a quien junto con el M. en C. Miguel Franco Baqueiro agradezco la asesoría, así como la dirección y la oportunidad de realizar este trabajo. En especial mi agradecimiento a este último, ya que fue él quien me sugirió el tema de trabajo, quien me acompañó en todas las salidas de campo y quien me asesoró en el análisis de los datos, brindándome su tiempo y su amistad.

Por otro lado también quiero agradecer a los integrantes de mi comisión dictaminadora: Dr. José Sarukhán, M. en C. Miguel Franco, Dr. Carlos Vázquez, M. en C. Exequiel Ezcurra y Biol. Angelina Martínez, por la cuidadosa revisión que hicieron del manuscrito original así como por sus sugerencias y comentarios. A Miguel Martínez R. mi agradecimiento por la discusión y la revisión detallada que hizo sobre este trabajo.

Asimismo, a Emmanuel Rincón mi gratitud ya que siempre me brindó su amistad y su ayuda desinteresada en el trabajo de campo; al igual que el M. en C. Philip G. Adlard y su esposa Susan Adlard, Ken Oyama, Dr. Brian Peters y Humberto - Suzán, quienes también colaboraron conmigo en el trabajo de campo. Quiero agradecer también a todos aquellos compañeros y amigos que me tuvieron que aguantar con todo y escalera - para poder medir mis árboles.

Al Dr. Alfonso Hernández y a Manuel Iraizo mi reconocimiento por la ayuda que me brindaron para hacer algunos de los programas que se utilizaron en el procesamiento de los datos.

Quiero agradecer también al proyectista Venustiano Clavel, su paciencia para la elaboración de las figuras y esquemas que se presentan en este trabajo; al igual que a la Sra. Ma. Dolores Tejeda por la transcripción a máquina que hizo del manuscrito original.

Finalmente, al M. en C. Daniel Piñero Dalmau un especial agradecimiento, ya que gracias a su interés y a su motivación tuve la oportunidad de conocer e incorporarme al grupo de Ecología.

II. RESUMEN

Se han realizado pocos trabajos en torno a la idea introducida por J.L. Harper en 1967, en el sentido de considerar a una planta como a una población de partes. En general, las plantas se desarrollan en un organismo modular, el cual está constituido por una serie de unidades estructurales básicas que se repiten durante su crecimiento a partir de un meristemo. Esta estructura modular les confiere una serie de propiedades demográficas.

Con este enfoque, se realizó el presente trabajo cuyos principales objetivos son el obtener las tasas de natalidad y mortalidad foliares dentro de la copa de Pinus hartwegii, determinar los factores que influyen en la iniciación y en la formación de los brotes, y en la elongación de los mismos; así como modelar la dinámica de producción de brotes como un proceso demográfico.

El trabajo se realizó en un bosque de P. hartwegii en Zoquiapan, Estado de México. En esta zona se eligieron 35 individuos jóvenes, los cuales se agruparon en 6 categorías de altura y sobre los que se hicieron mediciones de producción y elongación de nuevos meristemas así como mediciones de producción y de pérdida de follaje, durante un lapso de 17 meses.

De manera general, se observó que el período de creci---

miento de estos pinos queda comprendido entre los meses de marzo y noviembre. Los meristemos quedan latentes durante un año, para iniciar su actividad en la siguiente época de crecimiento. Los brotes se empiezan a elongar a principios del mes de marzo y dos meses después se forman los primordios foliares, los cuales continúan elongándose hasta finales de noviembre. Se encontró que existe una producción diferencial en el número de meristemos, así como diferentes tasas de crecimiento en la elongación de brotes y en la producción de follaje dependiendo de la ubicación de éstos dentro de la copa. Se observó también que el follaje permanece en los pinos por 2 años aproximadamente y cae una vez que se han formado las nuevas acículas. Por último, se proponen modelos matriciales para describir la producción de brotes en los árboles de las diferentes categorías de altura y a partir de éstos se sugieren distintas fases en la formación del dosel del bosque de pinos.

III. INTRODUCCION GENERAL

Las poblaciones presentan una serie de características intrínsecas que las hacen distinguibles entre sí y el estudio de ellas constituye la base de la biología poblacional. Estas características poblacionales se encuentran sujetas a la acción de la selección natural y por tanto son de carácter adaptativo, de tal manera que el balance y la interacción entre ellas determinan el equilibrio y la evolución de las poblaciones.

De lo anterior se desprende que algunos de los aspectos fundamentales que haya que abordar en el estudio de la biología poblacional sean la ecología y la genética de poblaciones, la demografía, la fisiología y la morfología adaptativa de los individuos que las conforman. Para estudiar la dinámica poblacional es necesario conocer el número de individuos que integran a la población así como sus fluctuaciones espaciales y temporales, para poder predecir el comportamiento de ésta a largo plazo. Este tipo de estudios se pueden hacer mediante el uso de técnicas demográficas.

↙ Recientemente, se ha propuesto (Harper, 1967) que el crecimiento de organismos, tales como los invertebrados coloniales y las plantas, se puede describir a partir de las unidades estructurales básicas que los constituyen. En plantas superiores estas unidades o módulos pueden ser por ejemplo: la

hoja con su yema axilar, la raíz con su rama lateral o los brotes de una hierba perenne. Cuando estas partes se unen de una manera iterativa dan como resultado la morfología característica de cada individuo.

Harper y Bell (1978) sugieren que la morfología funcional de los individuos que presentan una estructura modular se puede determinar por las características demográficas de las partes que los conforman. Así, el crecimiento de la copa de Pinus hartwegii Lindl. puede ser descrito en función de la demografía de sus partes.

IV. ANTECEDENTES

Las plantas autótrofas se consideran como los principales reguladores de nutrientes y del flujo de energía en comunidades terrestres. Esto se debe a que su follaje es el que proporciona la actividad fotosintética en los ecosistemas y por tanto juega un papel importante en la modificación del medio. Por otro lado, es una de las principales fuentes de alimento y de hábitat para los consumidores primarios. Por estas razones es indispensable conocer las características cualitativas del follaje para analizar de una manera significativa a los ecosistemas terrestres.

A. ESTUDIOS DESCRIPTIVOS SOBRE EL CRECIMIENTO DEL FOLLAJE.

1. Aspectos Morfológicos y Fisiológicos en la Formación y Desarrollo del Follaje.

Se han realizado un gran número de trabajos en los que se enfoca el crecimiento de las plantas desde un punto de vista fisiológico y morfológico. Con relación a los trabajos en donde se le da un enfoque morfológico al estudio del crecimiento de especies arbóreas están, entre otros, el realizado por Brown et al. (1967) quienes mencionan que la forma de las plantas leñosas está determinada por la elongación diferencial de las yemas y de las ramas, así como por la expresión

de un determinado hábito de crecimiento que generalmente se asocia con el fenómeno de dominancia apical. En la mayoría de las coníferas y en algunas angiospermas, el tallo principal (líder) sobrepasa en crecimiento a las ramas laterales que se encuentran por debajo de éste, dando origen a copas de forma cónica y a un tronco central claramente definido. A este patrón de crecimiento o de ramificación, se le conoce como "excurrente". Este hábito de crecimiento se presenta cuando el ápice del árbol ejerce un fuerte control sobre las ramas inferiores, a las cuales mantiene parcialmente supresas por la inhibición de sus yemas de crecimiento. Es solamente por este tipo de patrón que surgen y se mantienen las copas verdaderamente cónicas. La dominancia apical implica una regulación en el número de yemas laterales que se están formando por la actividad que mantiene el ápice vecino terminal; esto probablemente ocurre por competencia por un reservorio común de nutrientes (Cannell, 1974).

La mayoría de las gimnospermas presentan un tipo de crecimiento excurrente, el cual está asociado con una determinada producción de brotes largos dentro de su copa. En estadios tempranos del desarrollo, las yemas que al elongarse producirán brotes largos o cortos no se pueden distinguir ni morfológica ni fisiológicamente. Durante el desarrollo de la yema, conforme ésta se va hinchando se incrementa la producción de auxina, y las concentraciones de ésta decrecen cuando las hojas se empiezan a largar y conforme los peciolos se

elongan. La producción de auxinas es mayor en los brotes largos en comparación con los brotes cortos; por lo que el brote terminal largo es el que da origen al crecimiento excurrente (Gunckel et al., 1949). Por otro lado, se ha visto que conforme el árbol se engrosa, y envejece cambia la proporción de brotes que produce, de esta manera mientras el árbol sea más maduro, menor será la probabilidad de que aumente la producción de brotes largos, a menos de que la producción de éstos sea inducida por alguna perturbación que dañe al árbol (Cannell, 1974).

Hay varias proposiciones fisiológicas que tratan de explicar la presencia de una dominancia apical en los árboles. Mientras que algunos autores (Moore, 1909; Cannell, 1974; Kikuzawa, 1978) piensan que es un factor meramente nutritivo - (disponibilidad de nitrógeno y suministro de carbohidratos) el que controla los fenómenos de crecimiento; hay otros autores (Gunckel, et al., 1949) que piensan que se debe a la presencia de una mayor concentración de auxinas en el ápice del brote, la cual inhibe la formación de tejido vascular en las yemas axilares impidiendo la traslocación de nutrientes hacia éstas, previniendo así su crecimiento. A este respecto, hay discrepancias en cuanto al papel que juegan las auxinas. - - Otros autores, entre ellos Brown, et al. (1967), se oponen a pensar que la auxina inhibe a las yemas axilares, argumentando que la concentración de la misma se encuentra por debajo de la concentración mínima que se necesita para que ejerza un

Citoquininas ?



efecto inhibitorio. Sus estudios de rastreo de auxinas en plantas leñosas demuestran que hay un gradiente de difusión que va del ápice hacia la base de los brotes terminales laterales, lo cual indica que hay una gran producción de auxinas en las regiones donde el tallo se está elongando y una gran acumulación de auxinas en la base de los brotes.

Pharis (1976) realizó un estudio con coníferas, acerca de las hormonas endógenas que determinan la elongación de los brotes. El encontró que las hormonas que juegan el papel más importante en el crecimiento y en el desarrollo de los brotes, a diferencia de lo propuesto por los autores anteriores, son las giberelinas. De manera similar, Watson y Cook (En prensa) encontraron que el ácido giberélico puede provocar una liberación de la dominancia apical, dando como resultado un incremento en la ramificación del eje de los rizomas del jacinto. Y asimismo, reconocieron que el grado de ramificación en esta especie está en función de las concentraciones de ácido giberélico.

De acuerdo con lo anterior, se puede concluir que el patrón de ramificación en coníferas estará determinado por varios factores que son: 1. La edad del árbol, 2. La proporción de brotes largos que se produzcan en la copa y 3. La concentración de hormonas del crecimiento en los brotes que se están elongando, y principalmente la concentración de giberelinas.

2. Aspectos Fenológicos del Desarrollo de los Brotes.

Al estudiar el crecimiento vegetal estamos apreciando de manera indirecta el grado de adaptación de los organismos a las condiciones medio ambientales en las que vive. A este respecto, Lanner (1976) dice que se pueden presentar 3 tipos de crecimiento en los brotes que se desarrollan anualmente: 1. Crecimiento fijo, es la elongación de unidades del tallo, las cuales se encuentran formadas previamente, después de un período de latencia. Es decir, es la elongación de una yema de invierno para formar un brote de primavera. 2. Crecimiento libre, es la elongación de un brote en el cual la iniciación y la elongación de las unidades del tallo se realizan simultáneamente. Por ejemplo, el crecimiento de yemas que no pasan por un período de latencia, las cuales al elongarse dan como resultado la formación de un brote de verano. 3. El tercer tipo de crecimiento es el "lammas", el cual se produce por una elongación temprana de las unidades del tallo, que de otra manera se quedarían formando una yema latente, con o sin la formación concomitante de nuevas unidades de tallo en el ápice.

Estos tres tipos de crecimiento que encontramos en los pinos representan estrategias adaptativas que responden a restricciones o a limitaciones climáticas, que de alguna manera regulan el crecimiento. Para tener una idea acerca de

la diversidad de formas de desarrollo que podemos encontrar en pinos está el trabajo realizado por Stone & Stone (1943). Ellos estudiaron el origen y el desarrollo de los brotes de 2 especies de pinos, Pinus rigida y P. palustris, y encontraron que los brotes se originan a partir de pequeñas yemas laterales, las cuales pueden permanecer en latencia por algunos años o bien se pueden desarrollar formando ramas cortas. De manera general, estos autores sugieren que los pinos blandos (sección Haploxyton, del género Pinus) son estrictamente uninodales, es decir que cada elongación de los brotes de primavera forma un entrenudo; mientras que varios de los pinos duros (sección Diploxyton) producen 2 o más entrenudos separados por nudos intermedios en donde se pueden presentar ramas, yemas o bien conos pistilados.

Por otro lado, como ya se mencionó en el párrafo anterior, se ha visto que las yemas o los meristemas no se mantienen activos durante todo el año. Generalmente presentan un período de latencia durante las estaciones frías del año en las que, según Moore (1909), se llevan a cabo movimientos y cambios muy lentos de los materiales de reserva; estas actividades dependen de la temperatura, así como de características genéticas de las plantas. Con relación a este tema Ward (1964), estudiando la distribución de las yemas y el patrón de ramificación en encinos jóvenes de Quercus rubra, encontró que aproximadamente una tercera parte de las yemas que se producen se desarrollan formando ramas

y el resto permanecen en latencia. El también observó que esta latencia se puede romper cuando se dañan deliberadamente las porciones terminales de un brote durante la estación de latencia, incrementándose así el número de ramas formadas cerca del ápice que fue dañado. A este respecto, Gill (1971) también encontró para Fraxinus americana, que las yemas que permanecen en latencia pueden crecer en respuesta a cambios en el medio ambiente o bien cuando se pierde la dominancia apical del árbol.

A partir de esta información, se puede decir que las categorías de crecimiento propuestas por Lanner (1976) no son necesariamente excluyentes; un árbol que presente un tipo de crecimiento fijo en determinadas condiciones medioambientales, puede ser que presente un tipo de crecimiento libre cuando las condiciones sean más favorables o bien como respuesta temporal, cuando el árbol se enfrente a condiciones críticas, como sería la pérdida de la dominancia apical.

3. Diferencias Fotosintéticas dentro de la Copa.

Desde un punto de vista energético es necesario tener antecedentes acerca de la morfología y la fisiología de los patrones de desarrollo de los brotes para poder determinar como influye la distribución de éstos dentro de la copa en la captura, transformación y utilización de la energía. Según Bormann (1965), para que un árbol se mantenga vigoroso

dentro de un rodal debe de tener más o menos un incremento constante en la cantidad de energía que fija fotosintéticamente; ya que si produjera la misma cantidad de energía año tras año, gradualmente perdería su vigor debido a que estos productos fotosintéticos se tendrían que distribuir sobre una mayor superficie, como resultado de la expansión del cilindro cambial.

El vigor de un árbol se puede medir al considerar su eficiencia fotosintética. A este respecto, Woodman (1971) midió la fotosíntesis neta de ramas seleccionadas de la copa de Pseudotsuga menziessi y encontró que las tasas fotosintéticas son muy variables, inclusive dentro de una misma rama. A pesar de ello, él concluye que la copa se puede dividir en 3 zonas de eficiencia relativa comparando entre sí las tasas fotosintéticas promedio; estas zonas se pueden ver en la figura 1. De acuerdo con ésta, las tasas más altas se asocian generalmente con el follaje del año en curso; mientras que las tasas más bajas se encuentran en las ramillas que están ubicadas en la parte baja de la copa así como para las acículas más viejas. Al respecto, Verhagen et al. (1963) encontraron al medir las tasas fotosintéticas de especies vegetales que presentaban diferentes patrones de desarrollo del follaje, que las hojas ubicadas en las partes inferiores de la copa, se encontraban en su punto de compensación; es decir, en el punto en donde el gasto de energía que se produce por respiración es igual a la energía que se obtiene por fotosínte-

NORTE

SUR

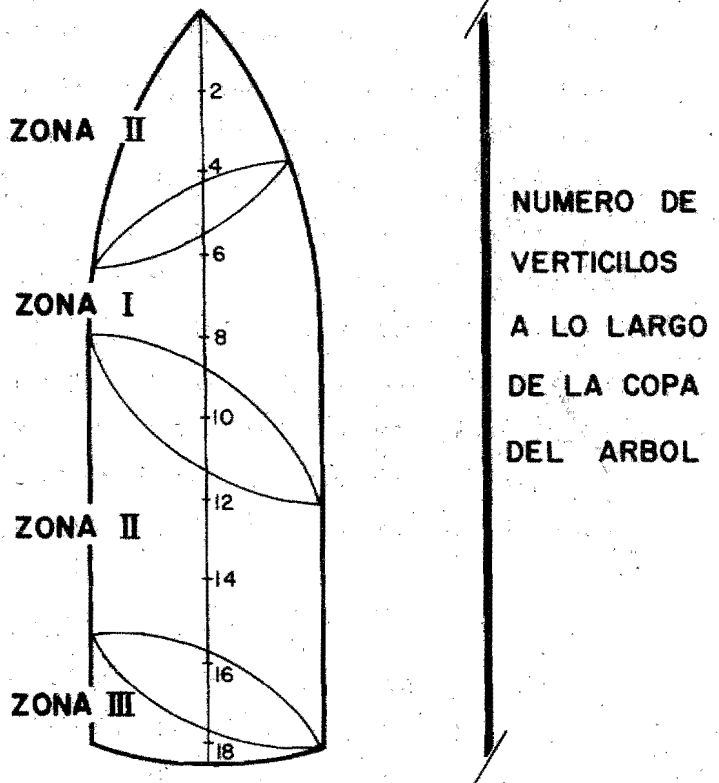


FIGURA No. 1. ZONAS DE LA EFICIENCIA FOTOSINTETICA RELATIVA PARA *Pseudotsuga menziesii*.

LA ZONA I RESULTO SER LA MAS EFICIENTE Y LA ZONA III LA MENOS EFICIENTE.

(LA EFICIENCIA FOTOSINTETICA SE MIDIO CON BASE EN LAS TASAS FOTOSINTETICAS PROMEDIO).

TOMADO DE WOODMAN (1971).

sis. Por otro lado, Iwanoff y Kossowitsch (1929, citado en Bourdeau y Laverick, 1958) trabajando con Pinus sylvestris, encontraron que las tasas de fotosíntesis máxima por unidad de área son menores en acículas que crecen en la sombra en comparación con las acículas que crecen expuestas al sol. A su vez, Cannell (1974) encontró que el diámetro del ápice de los brotes en pinos decrece de las ramas líderes a las ramas de orden más bajo y esta disminución del ápice de los brotes trae como consecuencia que la producción de hojas iniciales sea más lenta en comparación con la de los brotes -- largos. Esto explica las tasas fotosintéticas bajas que encontraron los autores antes mencionados, con respecto a la ubicación de las hojas dentro de la copa.

Freeland (1952) trabajó con Pinus sylvestris, P. strobus, P. nigra, P. ponderosa, Abies concolor y Picea pungens, midiendo las tasas fotosintéticas y observó como varían éstas con respecto a la edad de las hojas y a la intensidad luminosa. Este autor encontró que las tasas de fotosíntesis disminuyen con la edad para todas las especies en condiciones uniformes de luz, temperatura y concentración de CO_2 ; como se puede ver en la figura 2. El propone que esta disminución se debe a cambios celulares internos los cuales ocurren normalmente con la edad.

La información que se ha obtenido a partir de los trabajos que se han realizado para estudiar el efecto de la

ESPECIES

- a. *Pinus nigra*
- b. *Pinus sylvestris*
- c. *Pinus strobus*
- d. *Pinus ponderosa*
- e. *Picea pungens*

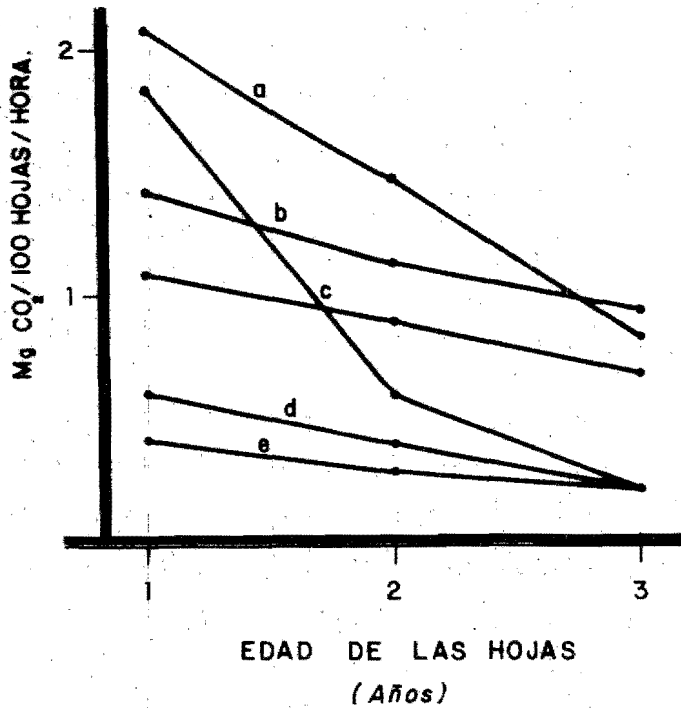


FIGURA No. 2 . TASAS FOTOSINTETICAS DE ALGUNAS ESPECIES DE CONIFERAS EN FUNCION DE LA EDAD DE LAS HOJAS.

Tomado de FREELAND (1952) .

defoliación en la copa de los pinos (Staley, 1965; Kulman, 1965, 1971) concuerdan con lo que se ha discutido hasta ahora y para resumir un poco esta información citaremos el trabajo realizado por Kulman (1965, 1971), quien defoliando artificialmente las acículas de diferentes edades de Pinus resinosa y de P. Sylvestris encontró que la edad de las mismas es un factor importante que influye en el crecimiento del brote y de las nuevas acículas. Las características que presentan las hojas y que varían con la edad son la longevidad, la eficiencia fotosintética, la producción hormonal y la frecuencia de recambio foliar.

4. Estructura y Dinámica del Desarrollo de la Copa.

Todos los trabajos anteriores coinciden en estudiar el crecimiento de las yemas y la formación de ramas desde un punto de vista cualitativo. Sin embargo, para tener un conocimiento integral acerca de las características morfológicas y fisiológicas es necesario describir en términos cuantitativos la estructura geométrica de la copa de los árboles, ya que estas características influyen sobre los procesos de acción y reacción entre plantas y su medio ambiente a través de la modificación e interceptación de la radiación, CO₂, etc. Consecuentemente, la estructura de las copas es determinante de la productividad fotosintética de la vegetación. A este respecto, se han realizado muchos trabajos -- (Miller, 1965; Loomis, et al., 1966; Monsi, et al., 1973;

Kinerson, et al., 1974; Borchert, 1976; Gary, 1976; Fisher y Honda, 1977; Valentine y Hilton, 1977;) Entre estos trabajos destaca el de Miller (op. cit.), quien trabajando con Pinus resinosa encontró que la producción de ramas no es uníforme a lo largo del árbol. Una rama principal en un verticilo superior produce ramillas a una tasa mucho más alta - que aquellas que se encuentran en verticilos inferiores. Por otro lado, también encontró que la producción de ramillas dentro de una misma rama decrece conforme la rama va adquiriendo posiciones relativamente más bajas en el tallo a lo largo del tiempo, como se puede ver en la tabla 1, que describe lo que ocurre para una plantación de árboles de esta especie. Estos resultados concuerdan con los trabajos en donde se mide la eficiencia fotosintética, los cuales ya se mencionaron con anterioridad.

Con relación a los trabajos que se han realizado para estudiar la dinámica espacial y temporal del dosel de un bosque está el de Maconochie y Lange (1970) quienes estudiaron la relación que existe entre las características dinámicas y estructurales del follaje de árboles y arbustos, con datos climáticos. Ellos obtuvieron que la dinámica del dosel es cíclica de acuerdo con un patrón estacional. Asimismo, encontraron que en general las tasas de crecimiento son mayores en primavera, y se mantienen constantes en otoño, para después disminuir a mediados de invierno.

TABLA No. 1. PRODUCCION DE RAMILLAS POR RAMA EN RELACION
CON LA EDAD DEL VERTICILO QUE SUSTENTA A ESA RAMA,
PARA PLANTACIONES DE ARBOLES DE 19 AÑOS DE EDAD DE
Pinus resinosa.

EDAD DEL VERTICILO (años)	TASA PROMEDIO DE PRODUCCION (DE RAMILLAS POR RAMA EN ESE VERTICILO)
1	2.6
2	2.3
3	2.0
4	1.7
5	1.4

Tomado de Miller (1965).

Cochrane y Ford (1978) consideran que no sólo se debe analizar el crecimiento y la tasa de producción de brotes para determinar el patrón de ramificación de Picea sitchensis sino también los incrementos anuales en el tronco, para determinar como es la secuencia en la formación del dosel. Ellos reconocen 3 fases en el desarrollo del dosel para los primeros 15 años de crecimiento en una plantación de esta especie: 1. Un período inicial, durante el cual los incrementos anuales en altura son muy pequeños y se presenta una sobreposición del follaje en los árboles. Esta fase dura de 1 a 6 años aproximadamente. 2. Un período durante el cual el incremento anual en altura es muy acelerado evitándose así la sobreposición del follaje (7 a 11 años aproximadamente), y por último 3. Un período de incremento promedio estable en altura, el cual depende de la jerarquía que haya alcanzado cada árbol dentro del rodal (dominante, codominante, intermedio o supreso). Este tipo de trabajos son importantes porque permiten hacer predicciones para el manejo de un bosque y porque integran los aspectos morfológicos y fisiológicos necesarios para caracterizar el crecimiento de una especie.

A manera de conclusión de todo lo expuesto hasta ahora, se puede decir que todos los cambios que suceden en el tiempo y que explican no sólo el crecimiento de los árboles a través de la producción diferencial de yemas y de la alternancia de la asignación de energía, para el crecimiento de

los diferentes órganos de cada árbol y que en conjunto conforman la estructura del dosel, son importantes en el caso de las coníferas, si queremos hacer inferencias acerca del tipo de adaptaciones que han tenido que desarrollar éstas a lo largo de su historia evolutiva. Según Nicholson (1975) este tipo de adaptaciones se pueden resumir de la siguiente manera: 1. La producción de una gran cantidad de follaje, 2. El desarrollo de un hábito perennifolio y 3. La producción de materiales que limitan la herbivoría y la pérdida de agua.

Cuando mencionamos este tipo de adaptaciones no podemos excluir tratar de comprenderlas desde un punto de vista ecológico. Una manera de analizar la producción del follaje así como la producción de compuestos secundarios que evitan la herbivoría es a través del estudio de la dinámica poblacional de las coníferas y en este caso, particularmente de los pinos. En este trabajo solamente se analizará la producción del follaje y para ello es necesario dar una introducción acerca de los conceptos teóricos que se han desarrollado recientemente referentes a la dinámica de poblaciones vegetales.

B. DINAMICA DE POBLACIONES VEGETALES.

1. Enfoque Modular de la Dinámica de Poblaciones

El ciclo de vida de los organismos representa una serie de respuestas a un conjunto de fuerzas selectivas que -

pueden ser tanto físicas como biológicas. Estos componentes del ciclo de vida en plantas, tales como la germinación, el crecimiento y sobrevivencia de plántulas y adultos, y la floración, fructificación y producción de semillas, implican una serie de respuestas adaptativas que se han acumulado a lo largo del tiempo (Solbrig, 1980).

La selección natural puede actuar sobre la composición fenotípica y genotípica de la población: En el momento de la fertilización, después de que se ha llevado a cabo la reproducción y sobre las contribuciones que hace cada fenotipo a las siguientes generaciones. Para poder entender la dinámica de la población, así como las causas de éxito o de fracaso de determinado fenotipo es necesario obtener mediciones de la mortalidad y de la reproducción diferenciales de cada fenotipo, y del genotipo que los sustenta en las poblaciones. Solbrig (op. cit.) dice que el análisis y la modelación de los sistemas biológicos se puede hacer desde 3 enfoque principalmente:

1. Un enfoque energético basado en el estudio de la captura, transformación y utilización de la energía.
2. Un enfoque genético que estudia el cambio en las frecuencias génicas de la población.
3. Un enfoque demográfico basado en los cambios a través del tiempo, en el número de individuos o de las partes de los individuos de la población.

Si consideramos el enfoque demográfico y lo aplicamos a la ecología, las poblaciones se pueden describir como un conjunto de organismos, las cuales presentan un número de nacimientos y de muertes que ocurren de manera característica. Según Harper (1980), el comportamiento de una población desde el punto de vista demográfico, es un resumen estadístico de los individuos que entran y que salen de la población. De tal manera que el crecimiento poblacional quedaría representado como:

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E$$

En donde:

N_{t+1} = Densidad poblacional al tiempo $t + 1$

N_t = Densidad poblacional al tiempo t

B = Número de nacimientos que ocurren en la población.

D = Número de muertes que ocurren en la población.

I = Número de individuos que inmigran a la población.

E = Número de individuos que emigran de la población.

Esta descripción del cambio numérico se puede considerar tanto para poblaciones compuestas por individuos que son genéticamente diferentes como para poblaciones de individuos que presentan el mismo genotipo. Si consideramos a individuos con el mismo genotipo, hablaremos entonces de demogra

fía modular. Este enfoque a nivel suborganísmico o metapoblacional fue propuesto por John Harper en 1967 y recientemente lo han empezado a desarrollar varios autores, los cuales coinciden en considerar a la planta como una población de partes o de módulos.

En general, los vegetales están constituidos por una serie de unidades estructurales básicas que se repiten durante su crecimiento a partir de un meristemo. Cada una de estas unidades se puede condierar como un módulo poblacional. El módulo poblacional en plantas superiores se puede considerar a diferentes niveles. Por ejemplo, este puede ser una hoja con su yema axilar, la raíz con su rama lateral o los brotes de una hierba perenne.

Harper (1980) introduce el símbolo η para representar al módulo que se repite durante el desarrollo de un cigoto y así lo distingue de N que simboliza al número de individuos producto de diferentes cigotos. De esta manera, los dos niveles demográficos de los que se pueden hablar son:

Dinámica de la población a nivel individual:

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E$$

Dinámica de la población a nivel suborganísmico o metapoblacional:

$$\eta_{t+1} = \eta_t + B \text{ (de módulos)} - D \text{ (de módulos)}$$

Bazzaz y Harper (1977) dicen que al igual que cualquier organismo perteneciente a una población, un módulo puede presentar un ciclo de vida completo: nacimiento, una fase juvenil y dependiente, una fase adulta productiva, senescencia y muerte. Harper y Bell (1978) reconocen que los patrones modulares de crecimiento que se presentan en este tipo de organismos tienen una serie de propiedades demográficas, como son el hecho de que las partes de estos organismos tengan sus propias tasas de natalidad y de mortalidad, así como una esperanza de vida propia y un tiempo de vida discreto y característico del módulo. Es decir, el organismo de manera individual presenta una dinámica interna propia.

Desde un punto de vista estructural, el arreglo de estas unidades es el que determina la forma del organismo, que estará definida por ciertas propiedades demográficas, así como por la adición de descripciones geométricas producto del arreglo de nuevos módulos que nacen y de módulos viejos que mueren. Harper y Bell (1978) dicen que la arquitectura de la planta representa a los meristemos "exitosos" y que tanto la estructura estática como la estructura dinámica de la planta dependen: de su banco de meristemos, del potencial que tengan estos meristemos, y de su posición y destino.

De acuerdo con estos autores, cada miembro de la población de módulos en un árbol puede tener cuatro posibles destinos:

1. Ser abortado
2. Ser dañado y morir
3. Permanecer en latencia y eventualmente crecer o
4. Desarrollarse en un brote.

Si este se desarrolla en un brote, el meristemo puede seguir creciendo indefinidamente y dar origen a una rama monopódica o bien dejar de crecer y volverse una unidad de rama simpódica. Hallé y Oldeman (1970) dicen que cuando un meristemo se desarrolla lo puede hacer rítmica o continuamente, de tal manera que éste da como resultado un tipo particular de módulo o brote, como sería la formación de brotes pequeños, de brotes largos o bien de brotes reproductivos. Es por esta razón que a una planta se le puede definir en términos del tipo de módulos que presenta, por la localización de los mismos y por su tiempo de vida (White, 1979). Por todo -- ello es importante el determinar las fuerzas selectivas que actúan sobre el balance de este tipo de polimorfismo (Harper y Bell, 1978). Es decir, del desarrollo de diferentes tipos de brotes dentro de un árbol y como se maximiza la adecuación mediante el ajuste en la producción de diferentes proporciones de brotes como respuesta a las diversas demandas del medio ambiente.

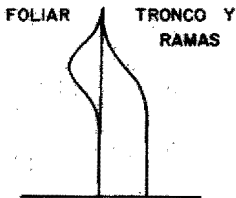
Si aplicamos estos conceptos a especies de coníferas tales como los pinos y si consideramos al brote como el módulo poblacional tendremos que para que un pino tenga éxito

deberá de producir brotes anuales largos en determinadas proporciones, por lo menos durante su juventud.

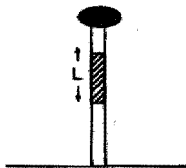
2. Otro Punto de Vista Metapoblacional.

De manera independiente, y con una interpretación diferente en cuanto al estudio demográfico que propone Harper (1967, 1980); la idea de considerar a un árbol como una población de partes también ha sido desarrollada por un grupo de investigadores japoneses (Shinozaki et al., 1964 a y b). Estos autores, analizando los perfiles de varias comunidades vegetales, encontraron que existe una distribución vertical de la cantidad de hojas órganos no fotosintéticos a diferentes alturas sobre el suelo. Estas se encuentran correlacionados de tal manera que la cantidad de hojas que se observa por encima de un cierto nivel horizontal es proporcional a la suma del área seccional de los tallos y de las ramas que se encuentran a ese mismo nivel. A partir de estos resultados, ellos proponen una nueva interpretación de la forma vegetal. Sugieren que a los tallos y a las ramas se les puede considerar como un ensamblado de unidades tubulares, en donde cada uno de estos tubos sostiene a una cierta cantidad de órganos fotosintéticos. En el caso en que estos tubos se encontraran ya en desuso, es decir una vez que ya no sostuvieran follaje, éstos permanecerían en el tronco y junto con los tubos que se mantuvieran vivos conformarían el tronco del árbol (figura 3a y b). Los autores dicen que este modelo de

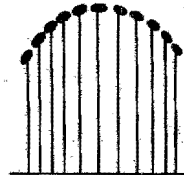
PERFIL DE DISTRIBUCION
DE BIOMASA



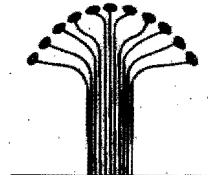
UNIDAD
TUBULAR



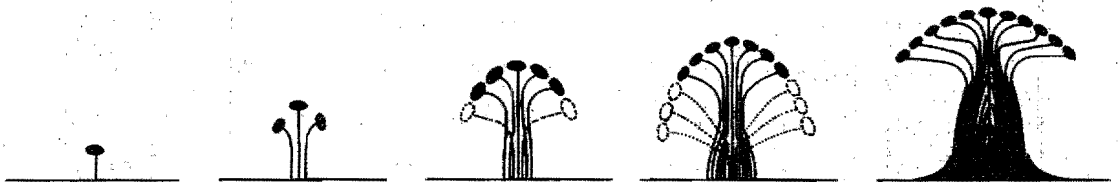
UNIDADES TUBULARES
REPRESENTADAS EN
UN RODAL.



PLANTA INDIVIDUAL
FORMADA POR LA
UNION DE ESTAS
UNIDADES.



a. REPRESENTACION DIAGRAMATICA DEL MODELO DE TUBOS PARA EX-
PLICAR LA FORMA VEGETAL.



b. ACUMULACION SUCESIVA DE LOS TUBOS EN DESUSO Y SU A-
SOCIACION CON LOS TUBOS FUNCIONALES PARA CONFORMAR EL
TRONCO DE UN ARBOL.

FIGURA Nº 3. MODELO DE TUBOS

TOMADO DE SHINOSAKI, et al.

(1964 a).

"tubos" se puede aplicar a varias coníferas y a angiospermas en general.

3. Algunos Trabajos Realizados con un Enfoque Modular

Dentro de los trabajos que se han realizado con el enfoque demográfico que propone Harper y utilizando a la hoja como el módulo poblacional, se encuentra el de Bazzaz y Harper (1977). Ellos realizaron estudios con Linum usitatissimum relacionando los efectos de densidad, sombreado y suministro de nutrientes, con varios parámetros demográficos de las hojas que incluyen tasas de natalidad y mortalidad foliares así como tasas intrínsecas de cambio en el número de hojas. De manera general, encontraron que la esperanza de vida para cohortes de hojas es mayor cuando las plantas crecen a densidades altas y que la mortalidad foliar está correlacionada con la presencia o ausencia de nutrientes en el suelo, ya que la abscisión de hojas se inicia cuando la biomasa excede a la capacidad de carga del suelo. Los autores opinan que esta forma de estudiar el crecimiento permite una mayor comprensión de las respuestas que presentan las plantas a distintos factores ambientales.

Otro trabajo en donde se da un enfoque suborganísmico es el realizado por Kobayashi (1975), él analizó el proceso de desarrollo estructural en un cultivo de Helianthus

annus a diferentes densidades en términos del crecimiento de cada entrenudo, el cual está constituido por una hoja y una fracción del tallo. Entre los principales resultados que obtuvo el autor están que el crecimiento del área de una sola hoja y de un segmento internodal del tallo se puede ajustar a una curva logística simple como se puede ver en la figura 4. Por otro lado, con referencia a los resultados de densidad, observó que las hojas más grandes se presentaron en los nudos de las plantas que crecieron a menores densidades. También encontró que la longitud final del tallo internodal fue casi la misma para todos los entrenudos de las plantas que crecieron a bajas densidades, mientras que ésta tendió a ser menor para plantas que crecieron a densidades altas. Con estos resultados él propone una nueva forma de considerar el crecimiento de una planta: a partir de los patrones de crecimiento de cada unidad y asumiendo que el cultivo es homogéneo, simula numéricamente el crecimiento de ésta como la suma dichas unidades.

Abul-Fatih y Bazzaz (1980), trabajando con Ambrosia trifida, encontraron que estas plantas normalmente presentan altas tasas de natalidad y mortalidad foliares, mientras que en condiciones de alta densidad estas tasas decaen considerablemente y las plantas eventualmente mueren. También observaron que a densidades altas, las hojas viven durante más tiempo que cuando se someten a bajas densidades, lo cual concuerda con los resultados obtenidos para Linum usitatissimum -

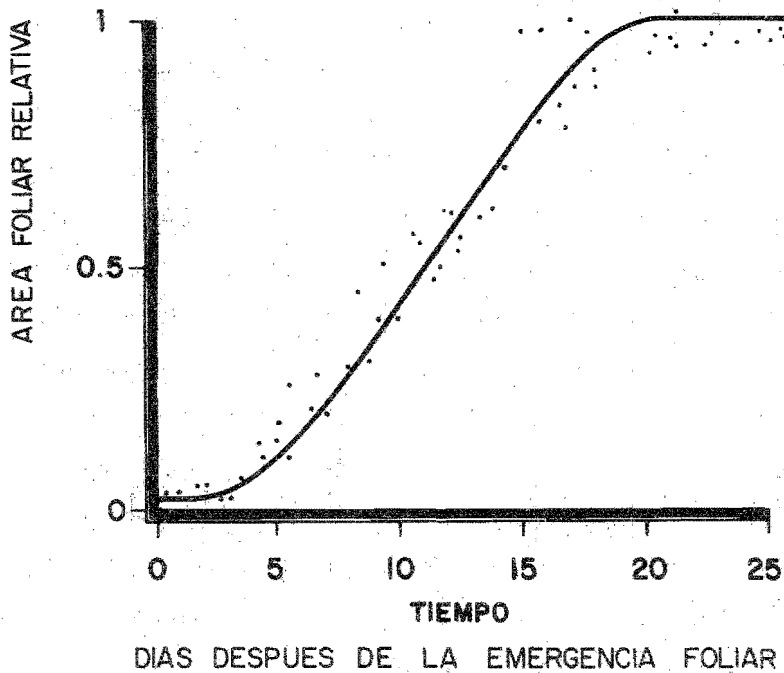


FIGURA Nº 4. CURVA DE CRECIMIENTO PROMEDIO DE LAS HOJAS DE *Helianthus annuus*.

EL AREA FOLIAR SE EXPRESA EN PROPORCION AL AREA FOLIAR MAXIMA ALCANZADA DURANTE EL CRECIMIENTO.

TOMADO DE KOBAYASHI, (1975).

(Bazzaz y Harper, op. cit.). Ellos concluyen que la regulación de poblaciones en respuesta a la densidad se presenta a 2 niveles: 1. De la planta completa y 2. A nivel de las hojas individualmente. Asimismo, afirman que es precisamente la plasticidad del crecimiento y la mortalidad de plantas individuales las que mantienen el balance entre el tamaño de la población y la biomasa vegetal a diferentes densidades.

Watson (en prensa) también ha estudiado el crecimiento vegetal dándole un enfoque modular. Ella estudió el funcionamiento de clones individuales del jacinto, Eichhornia crassipes, así como su comportamiento en cuanto a la producción de nuevos meristemas, cuando se some ten plantas de esta especie a diferentes densidades. Observó que existe una producción diferencial de meristemas, y por tanto del número de ramas, entre las plantas que crecieron a bajas y a altas densidades. De acuerdo con sus resultados, ella propone que cada clon tiene una adecuación competitiva característica y concuerda con los autores citados con anterioridad, en que esta respuesta está en función de la naturaleza y de la plasticidad fenotípica que sea capaz de expresar la planta a través de la producción de meristemas.

Otro trabajo en donde se utiliza el enfoque demográfico para estudiar la dinámica modular de diferentes especies es el realizado por Peters (1980), quien trabajó con poblaciones de hojas de Lolium perenne simulando diferentes inten

sidades de defoliación. De acuerdo con las variables que él consideró, tasa de crecimiento, esperanza de vida media, tasas de natalidad y mortalidad foliares, no encontró diferencias significativas entre las intensidades de defoliación utilizadas, sino más bien que estas variables demográficas -- eran dependientes de la estacionalidad. Comparando después el mismo tipo de variables demográficas para poblaciones de hojas de 6 especies diferentes de un patizal (L. perenne, Trifolium repens, Achillea millefolium, Ranunculus bulbosus, R. acris y R. repens) también encontró que existen diferencias en la estacionalidad entre las 6 especies.

Hunt y Bazzaz (1980) realizaron un trabajo con Ambrosia trifida en donde compararon las diferencias que existían al analizar el crecimiento de estas plantas: 1. A un nivel suborganísmico, mediante técnicas demográficas y 2. Por medio de un análisis clásico del crecimiento vegetal. Para esto, cultivaron plantas de esta especie a diferentes niveles de fertilidad del suelo y encontraron que las plantas que crecían en el suelo fertilizado presentaban mayor proporción de área foliar en comparación con las que crecían en el suelo que no estaba fertilizado. Sin embargo, este tipo de diferencias no se pudieron registrar al comparar las tasas de incremento por unidad foliar de las plantas que crecieron bajo una u otra condición. Estos autores concluyen, al igual que Hunt (1978) que los dos enfoques a los que se pueden estudiar las metapoblaciones, enfoque demográfico y análisis del cre-

cimiento vegetal, son complementarios y comparables entre sí, pero es necesario tomar en cuenta que para algunas especies tendrá más significado hacer un análisis del crecimiento, como es el caso de A. trifida, mientras que para otras especies será ideal estudiar el crecimiento desde un punto de vista demográfico, como ocurre con Linum usitatissimum (Bazzaz y Harper, 1977).

Bell (1979) le da también un enfoque modular a sus estudios del desarrollo rizomatoso de Alpinia speciosa. El patrón de ramificación rizomatoso que presenta esta especie se aproxima a una forma geométrica hexagonal y el autor opina que éste está determinado por el número de yemas que se desarrollan, así como por los meristemas que determinan el tamaño potencial del clon, los cuales confieren su productividad. El autor concluye que este tipo de morfología le brinda a la planta un sistema económico de exploración y explotación del sustrato, así como un desarrollo sistemático de hojas, y a largo plazo permite que la especie se extienda formando un dosel subterráneo que le facilite su propagación y su dispersión.

Acerca de los trabajos que se han realizado con un enfoque modular para especies arbóreas está el de Mitchell (1974), quien trabajó con Pseudotsuga menziesii estimando las poblaciones de acículas en árboles jóvenes de esta especie. El hizo un modelo para simular el reclutamiento anual de las

acículas, la edad y la mortalidad de las mismas para todo el árbol construyendo una tabla de vida; a partir de ésta concluye que existe un rápido incremento en la producción de hojas en etapas tempranas del desarrollo del árbol. Conforme éste crece disminuye gradualmente su capacidad para reclutar nuevas acículas. Esto se puede ver indirectamente en la tabla 2, en donde se representa la capacidad reproductiva del follaje en función del número de yemas terminales, ya que una evaluación de la producción de éstas representa una medida de la capacidad del árbol para incrementar el número de acículas. Estos resultados confirman lo propuesto por varios autores, cuyos trabajos se mencionaron en secciones anteriores, con relación a las diferencias en la eficiencia fotosintética que se encuentran en las copas de los árboles y en especial de coníferas.

C. MODELOS MATRICIALES QUE DESCRIBEN EL CRECIMIENTO POBLACIONAL.

1. Modelos Matriciales Básicos

Los modelos matriciales que se utilizan para describir el crecimiento poblacional se basan principalmente en el agrupamiento que se puede hacer de los individuos de una población en categorías de tamaño, de edad, o de algún estadio de desarrollo. La población de individuos agrupados en clases se puede modelar determinando la contribución que hace cada clase a otra en un intervalo de tiempo, conociendo la

TABLA No. 2. PRODUCCION DE YEMAS TERMINALES EN Pseudotsuga menziesii. LA TASA DE INCREMENTO DE YEMAS TERMINALES ES UNA MEDIDA INDIRECTA DE LA CAPACIDAD DE PRODUCCION DE FOLLAJE.

EDAD DEL ARBOL (años)	NUMERO TOTAL DE YEMAS TERMINALES EN EL ARBOL	TASA DE INCREMENTO DE YEMAS TERMINA - LES (N_t / N_{t-1})
4	72	-
5	249	3.46
6	507	2.04
7	868	1.71
8	1363	1.57
9	2028	1.49
10	2898	1.43
11	4001	1.38
12	5422	1.35
13	7191	1.33

Tomado de Mitchell (1974).

estructura de tamaños, de edades, o bien de estadios de desarrollo de la población.

Lewis (1942) y Leslie (1945, 1948) propusieron un modelo matricial para simular el crecimiento de las poblaciones, considerando a los individuos de la población agrupados en categorías de edad de la misma duración y tomando en cuenta las tasas promedio de sobrevivencia y de reproducción para cada categoría (Apéndice A).

Estos modelos tienen una serie de limitaciones que algunos autores han tratado de subsanar modificando los modelos originales. Entre estos autores están Lefkovitch (1965) quien hizo una generalización del modelo propuesto por Lewis y Leslie. Este autor no sólo considera categorías de edad, sino que lo hace extensivo para aquellos organismos en los que no es fácil determinar la edad, por lo que utiliza categorías de tamaño o bien categorías de los diferentes estadios de desarrollo. Asimismo, en el modelo matricial que propone, las categorías que se eligen no son tan rígidas ya que éstas pueden ser desiguales y cualquier elemento de la matriz puede tener un valor mayor que cero, lo cual permite que los organismos que se encuentren en una determinada categoría puedan pasar dos o tres categorías más adelante, en un intervalo de tiempo fijo, o regresar a alguna categoría "previa".

Caswell (1978), al trabajar con matrices de transición y considerando el problema que representa el tener agrupadas las probabilidades de paso en categorías discretas, elaboró un modelo para determinar la susceptibilidad del crecimiento poblacional a pequeños cambios en las probabilidades de nacimiento, de crecimiento, de sobrevivencia y de migración. El concluye que este índice de susceptibilidad del crecimiento poblacional es proporcional al producto del valor reproductivo del estadio inicial por la abundancia de individuos presentes en el estadio final, bajo una distribución estable de edades. Con esta modificación a los modelos matriciales, se pueden calcular éstos parámetros de una manera más precisa y cercana a lo que ocurre en la naturaleza.

2. Aplicación de los Modelos Matriciales en Algunas Poblaciones Vegetales.

Se han hecho algunos trabajos en donde se destaca como herramienta principal el uso de las matrices para describir el comportamiento de la población. Entre estos trabajos están el de Sarukhán y Gadgil (1974) quienes utilizaron modelos matriciales para realizar un estudio experimental comparativo de la dinámica poblacional de tres especies de Ranunculus, en un pastizal al norte de Gales. En el modelo incluyeron los aspectos reproductivos de las especies tanto sexuales como vegetativos, y encontraron que existe una notable fluctuación en el número de individuos en estas poblaciones,

característica de especies fugitivas o colonizadoras que habitan en lugares abiertos.

Con relación a los trabajos que se han realizado con especies arbóreas, se encuentran entre otros el de Hartshorn (1972) quien trabajando con Pentaclethra macroloba, una especie dominante de la selva de Costa Rica, y con Stryphnodendron excelsum, una leguminosa de la misma selva; propuso un modelo matricial para describir su dinámica poblacional basándose en datos de crecimiento, sobrevivencia y producción de semillas. Este autor obtuvo que ambas poblaciones presentaban una distribución estable de estadios de desarrollo y que precisamente esta estabilidad en el número de individuos de la población es característica de especies que viven en etapas serales tardías o climax. Resultados semejantes a los que obtuvo Hartshorn, los encontraron Enright y Ogden (1979) al describir la dinámica de la población de Araucaria spp en Nueva Guinea y de Nothofagus fusca en Nueva Zelandia. Ellos obtuvieron que ambas poblaciones presentaban valores de λ cercanos a 1 (tasa intrínseca de crecimiento igual a cero), los cuales son consistentes con la información ecológica que se tiene para especies que se encuentran en comunidades estables.

D. TRABAJOS REALIZADOS CON EL ENFOQUE MODULAR Y UTILIZANDO MODELOS MATRICIALES

Se han realizado muy pocos trabajos en donde se toma en



cuenta el enfoque modular o suborganísmico que recientemente se le ha dado a las poblaciones vegetales y en los que se incorporan los modelos matriciales que se han descrito anteriormente. Uno de ellos es el realizado por Mc Graw (en prensa), quien trabajó con dos subespecies de Dryas octopetala, arbutos de distribución circumpolar ártica, y propuso un modelo para describir el crecimiento, la ramificación y la producción de semillas en esta especie. El modelo simula el crecimiento individual considerando a la planta como un conjunto de meristemas con sus hojas vivas asociadas, que crecen, se ramifican y florecen. De manera general, el autor obtuvo a partir del análisis del crecimiento de módulos, de individuos de las 2 subespecies que él transplantó, que estas 2 subespecies son ecotipos que presentan cambios en su comportamiento modular cuando se les transplanta y que se manifiestan como respuesta al medio ambiente en el cual se les obligó a crecer.

Los siguientes trabajos que se han realizado con este enfoque son de gran interés porque describen el comportamiento de una especie arbórea, Betula pendula, considerando a su copa como una población de brotes (Maillette en prensa a y b). Ella realizó un análisis de la dinámica estructural del crecimiento de esta especie en donde incluyó el estudio de la dinámica foliar, la floración, la elongación de los brotes y el flujo numérico en la población de yemas. En estos trabajos no sólo se dan las descripciones fenológicas de los bro-

tes sino también se propone un modelo matricial para describir la producción de yemas en esta especie. De acuerdo con sus resultados, ella propone que existe una producción diferencial de yemas dentro de la copa, la cual es mayor en la región apical y considerablemente menor en la parte inferior de la copa. Este tipo de resultados concuerdan con los obtenidos por Gunckel et al. (1949), Verhagen et al. (1963), - Brown et al. (1967), Woodman (1971), Cannell (1974) y ya han sido discutidos en las secciones anteriores. A su vez, ella encontró que existía una distribución estable de brotes dentro de la copa, cuando se consideraba solamente la parte inferior de la misma; mientras que el número de brotes es fluctuante en la parte superior de la copa en donde el crecimiento es más vigoroso.

E. IMPORTANCIA Y JUSTIFICACION, TEORICA Y PRACTICA DE ESTE TIPO DE ESTUDIOS.

Como ya se dijo, la idea de considerar a una planta como una población de partes con propiedades demográficas se empieza a desarrollar. El estudio de este tipo de conceptos es importante ya que nos ayuda a llevar un registro del crecimiento vegetal con una mayor exactitud que la que se logra con los análisis de crecimiento convencionales.

A pesar de que las copas de los árboles son poco comerciales, se utilizan estimaciones del follaje de la copa y de la cantidad de ramas para múltiples propósitos. Por ejemplo,

en el manejo de cuencas, para investigar respuestas de aclareo, para estimar las cantidades de combustible para algunos insectos así como para estudiar el crecimiento y nutrición mineral de los árboles.

El estudio del desarrollo de los brotes de los pinos es importante por varias razones:

a. Es importante para medir la influencia de factores medioambientales en el crecimiento, ya que dichos factores se deberán considerar durante el período crítico para la formación de yemas.

b. Al entender el patrón de desarrollo de una especie se comprenderá más fácilmente el comportamiento de ésta en una nueva área y se podrá predecir su comportamiento en sitios en donde se planea una posible reforestación.

Este trabajo surge a raíz del realizado por Franco -- (1979), quien propone un modelo de crecimiento para poblaciones uniespecíficas de pinos. En él también se analizan las diferentes prácticas de aclareo y sus consecuencias demográficas y productivas. Con el modelo se pretende poder predecir la dinámica poblacional de una especie que crezca en condiciones similares de uniespecificidad.

El modelo se realizó basándose en datos obtenidos a partir de los registros de crecimiento que se tenían para pobla

ciones de Pinus hartwegii Lindl.; sin embargo, éste presenta algunas limitaciones en relación con el ciclo de vida de la especie, ya que en el trabajo están patentes una serie de hipótesis sujetas a comprobación. Una de las limitaciones que tiene el modelo es la relacionada con las mediciones de producción y de pérdida de follaje, las cuales fueron simuladas en el modelo para poder determinar el crecimiento total de los individuos. Es precisamente por este punto que surgió la idea de complementar el trabajo mediante el estudio de la dinámica de la copa.

F. OBJETIVOS

Los principales objetivos en el estudio de la dinámica de la copa de Pinus hartwegii son:

1. Determinar los factores que influyen en la iniciación y formación de los brotes, así como en la elongación de los mismos.
2. Determinar el patrón de ramificación de la copa.
3. Obtener las tasas de natalidad y mortalidad foliares dentro de la copa.
4. Modelar la dinámica de la producción de brotes como un proceso demográfico.

V. ZONA DE ESTUDIO

A. LOCALIZACION GEOGRAFICA

La comunidad vegetal es la que se efectuó el trabajo se encuentra en la Sierra Nevada, en el límite occidental del estado de Puebla con el Estado de México.

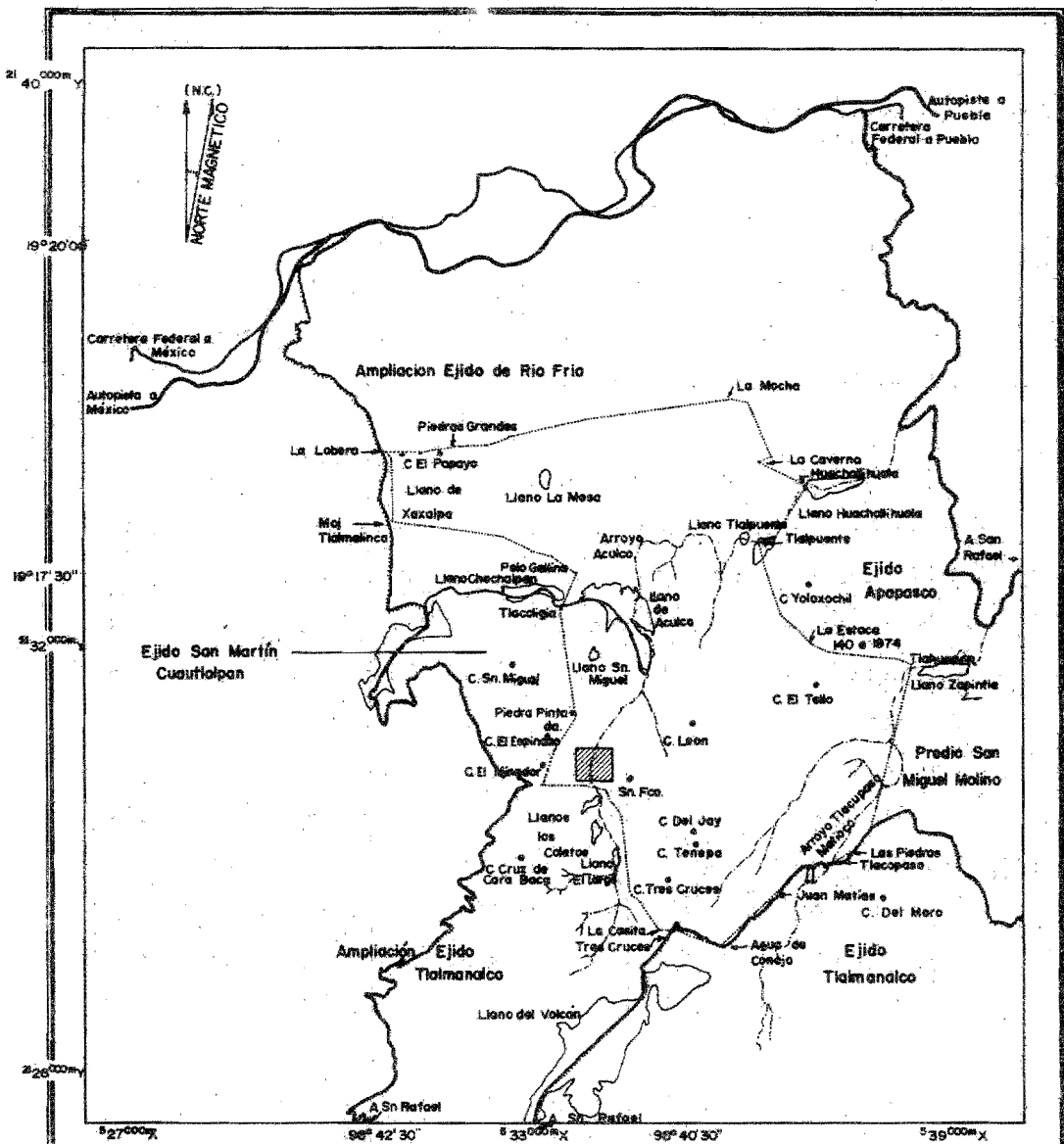
El área de estudio pertenece a la Estación Experimental de Investigación y Enseñanza de Zoquiapan, del Departamento de Bosques de la Universidad Autónoma de Chapingo. La estación es parte del área comprendida por el Parque Nacional de Zoquiapan y la Unidad Industrial de Explotación Forestal de San Rafael.

Esta zona forma parte de la Cordillera Neovolcánica, la cual se localiza al Noroeste del volcán Iztaccíhuatl, entre los paralelos $19^{\circ}12'30''$ y $19^{\circ}20'00''$ latitud Norte y los meridianos $98^{\circ}42'30''$ y $98^{\circ}30'00''$ longitud Oeste y a una altitud de 3200 m.s.n.m., figura 5.

B. CARACTERISTICAS FISICAS DE LA ZONA

1. Clima

Los datos climatológicos con los que se cuenta para la zona provienen de la Estación Meteorológica de Río Frio (3000 m.s.n.m.) y representan un promedio de 37 años de ob-



ESTACION EXPERIMENTAL DE ENSEANZA E INVESTIGACION DE ZOQUAPAN

DEPARTAMENTO DE BOSQUES - UNIVERSIDAD AUTONOMA DE CHAPINGO

MAPA DE TOPONIMIA Y DESLINDE

FIGURA N° 5 -UBICACION DE LA ZONA DE ESTUDIO.

(TOMADO DE HERRERA. Y RODRIGUEZ, 1975.)

servación. A pesar de que en la Estación de Zoquiapan se contaban con datos climáticos, éstos no se utilizaron ya que su estación meteorológica dejó de funcionar precisamente durante el año en el que se llevó a cabo el estudio. Además, estos datos sólo cubrían un período de cuatro años, por lo que seguramente no son representativos del clima prevaleciente en el área de estudio.

Según García (1973), el clima en el área templado húmedo, el más húmedo de los subhúmedos, semifrío y con un verano fresco y largo; presenta una temperatura media anual entre 5°C y 12°C y se clasifica como C(w"₂) (w) (b') ig. De acuerdo con el climograma (figura 6), el período seco abarca los meses que van de principios de noviembre a mediados de marzo; mientras que el período de precipitación se concentra en los 7 meses restantes del año.

2. Geología.

La zona es una región montañosa de origen volcánico, con una petrografía constituida, en su mayor parte, por rocas ígneas extrusivas e intrusivas así como por otros tipos de rocas producto de diferentes condiciones de solidificación. En general, las rocas que se encuentran en la zona - (Popocatepetl e Iztaccíhuatl) son andesitas; aunque en algunas cumbres y flancos de la Sierra, se encuentran dacitas, basaltos y también abundan las cenizas volcánicas (Anaya,

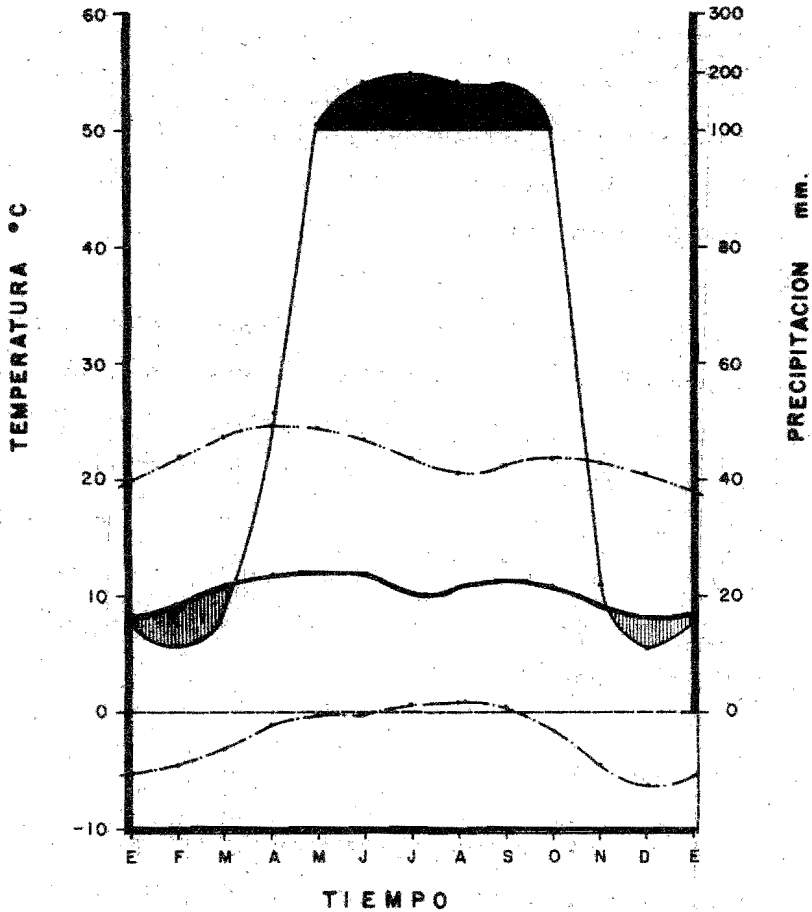


FIGURA Nº 6 -CLIMOGRAMA OMBROTERMICO DE LA ESTACION METEOROLOGICA DE RIO FRIO, EDO. DE MEXICO; SITUADA A UNA LATITUD NORTE DE $19^{\circ} 20'$ Y A UNA LONGITUD OESTE $98^{\circ} 40'$, A 3000 m.s.n.m.

EN LA FIGURA TAMBIEN SE PRESENTA LA TEMPERATURA MAXIMA EXTREMA PROMEDIO (—) Y LA TEMPERATURA MINIMA EXTREMA PROMEDIO (---), (DATOS DEL SERVICIO METEOROLOGICO NACIONAL, PROMEDIO DE 37 AÑOS).

1962).

3. Datos Topográficos y Edáficos.

Las pendientes promedio que se encuentran en la zona van de 25° a 35°. Los suelos son derivados de cenizas volcánicas y se clasifican como profundos (más de 90 cm. de profundidad), con una textura franco-arenosa. Son ricos en materia orgánica. El pH es medianamente ácido y oscila entre 5.5 y 7.1. Presentan un alto contenido de nitrógeno y un bajo contenido de fósforo. Estos suelos son ricos en calcio, magnesio, potasio y cationes que son fácilmente asimilables -- (Anaya, op. cit.).

4. Hidrología

Las corrientes superficiales que existen en el área son muy pocas y éstas se abastecen por las lluvias y algunos escurrimientos. Como se puede ver en la figura 5, a lo largo del sitio se presenta el arroyo Aculco, el cual nace en las estribaciones del Iztaccíhuatl y corre en una dirección Sur-Norte. Este arroyo va modificando su curso, a medida que avanza en la planicie de los valles, en donde vuelve a cambiar su dirección por la presencia de nuevos accidentes topográficos (Obieta, 1977).

C. TIPO DE VEGETACION.

1. Generalidades

En la Estación de Zoquiapan crece una comunidad boscosa de alta montaña que en su mayor parte se encuentra dominada por Pinus hartwegii Lindl., la cual representa la especie más importante ya que ocupa hasta un 85% del área en donde se encuentran los pinares (Garzón) y Flores, 1976). Dentro de la Estación también se encuentran bosques de abetos, Abies religiosa; bosques de cipreses, Cupresus lindleyi; y bosque de pinos de varias especies entre las cuales se encuentran P. montezumae, P. ayacahuite, P. leiophylla y P. pseudostrobus; también hay encinares y las especies principales son Quercus crassipes, Q. rugosa y Q. laurina. Finalmente, también se presenta Alnus firmifolia, en las zonas perturbadas del bosque (Obieta, *op. cit.*).

El bosque de pinos está afectado por la presencia de coleópteros descortezadores, Dendroctonus adjunctus y D. valens; y por dos especies de plantas parásitas de la familia Loranthaceae, Arceuthobium vaginatum y A. globosum.

Dentro de las especies principales que ocurren en el sotobosque, se encuentran de la familia Gramineae, Festuca amplissima, F. hephaestophila, Muhlenbergia quadridentata, M. macroura, principalmente; de la familia Compositae, Achillea millefolium, Bidens triplinervia, Eupatorium picnocephalum, Taraxacum officinale, Senecio cinerarioides y Gnapha-

lium spp; dentro de las especies de la familia Rosaceae están Potentilla hematochrus, P. ranunculoides y Alchemilla procumbens, la cual es una especie común de los bosques de P. hartwegii. Asimismo, también se encuentran especies como Lupinus montanus (Leguminosae), Penstemon gentioanoides (Scrophulariaceae), Rumex acetosella (Polygonaceae), Plantago australis (Plantaginaceae). (Obieta, op. cit.).

2. Especie Estudiada

Pinus hartwegii Lindley es una conífera que pertenece a la subsección Ponderosa de la sección Pinus, de acuerdo con la clasificación de Little y Critchfield (1969, citada en Eguiluz, 1977). En la República Mexicana se ha reportado en el Norte en el Estado de Nuevo León y se ha visto que crece desde Coahuila hasta el Estado de México; hacia el Sur, se ha encontrado en los estados de Veracruz, Oaxaca y Chiapas. Sus límites de distribución altitudinal están entre los 2500 m.s.n.m., hasta el límite de la vegetación arbórea, a 3800 m.s.n.m. (Mirov, 1967).

Un árbol adulto mide de 15 a 30 m. de altura y característicamente presenta una corteza agrietada de color pardo rojizo y una madera dura y resinosa. Las hojas se presentan en grupos de 3 a 5 acículas envueltas en una vaina de color castaño, la cual se oscurece y se acorta con el crecimiento. Los conos son ovoides acuminados y miden de 7 a 14 cm. de

largo, son de color rojo muy oscuro y generalmente se presentan por pares, tienen una semilla alada de color negro que mide de 5 a 7 mm. Una descripción de las características más detalladas puede encontrarse en Martínez (1948).

VI. MATERIALES Y METODOS

A. DESCRIPCION DEL SITIO DE OBSERVACION PERMANENTE

El sitio se encuentra dentro del área de la Estación, en lo que corresponde a la ladera oriental del Cerro de San Francisco hacia el Sur del llano San Miguel; está a una altitud de 3200 m.s.n.m. y presenta una pendiente de 30° (figura 5).

Una característica importante de este sitio es que es una zona abierta en la cual se encuentran, en su gran mayoría, árboles jóvenes que no alcanzan los 10 m. de altura. Dado los objetivos del trabajo, ésta fue una de las razones principales por las que se eligió el sitio; ya que para poder tener acceso a la copa y tomar las mediciones periódicas de los árboles, se requería de una zona de regeneración en donde los árboles presentasen una baja estatura.

B. ELECCION DE LOS INDIVIDUOS

se trabajó con una población de individuos jóvenes de P. hartwegii, cuyas edades oscilan entre 4 y 21 años, aproximadamente. Se eligieron 35 árboles a lo largo de una línea de 40 m. que corre de Norte a Sur en dirección contraria y paralela al Arroyo Aculco (figura 5). Los árboles se eligieron de una manera subjetiva, con base en su vigor y evitando que estuviesen parasitados tanto por coleópteros descortez-

dores como por muérdago.

Los árboles se agruparon en 6 categorías de altura, que van desde 0.25 m. hasta 4.50 m. Las diferentes categorías, así como la edad y altura promedio para cada categoría se muestran en la tabla 3.

C. OBTENCION DE DATOS

El tipo de mediciones que se tomaron en el campo, se pueden dividir en: a) estáticas o únicas y b) periódicas. Dentro del primer tipo de mediciones están las siguientes: a cada uno de los árboles se le tomaron al inicio y al final del estudio (julio de 1979 - noviembre de 1980), la altura total, edad, diámetro de la base del árbol a 30 cm. de altura y radio de cobertura. Dentro del segundo tipo de mediciones, se contaron cada una de las ramillas de los 35 árboles electos (figura 7); esto último se hizo con el propósito de poder determinar, al final del estudio, las tasas de natalidad y mortalidad de ramillas por árbol.

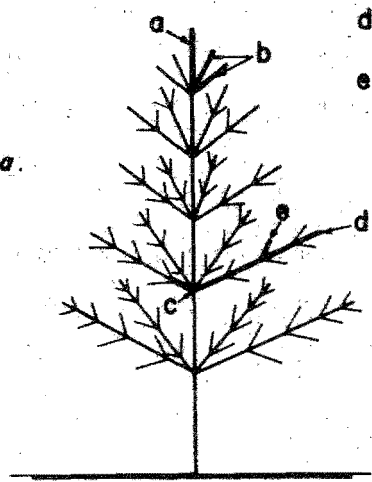
1. Mediciones Periódicas.

Las mediciones periódicas que se registraron durante el estudio comprendieron la elección de un determinado número de ramillas dentro de la copa de cada árbol. Para obtener estas ramillas se hicieron muestreos dentro de cada copa estratificándola de la siguiente manera: Primero se conta

TABLA No. 3. CARACTERISTICAS GENERALES DE LOS INDIVIDUOS DE Pinus hartwegii ELEGIDOS PARA EL ESTUDIO DE LA DINAMICA FOLIAR.

CATEGORIA DE ALTURA (m)	No. INDIVIDUOS	ALTURA PROMEDIO (m)	EDAD PROMEDIO (años)
I. 0.25 - 0.75	10	0.46	6.2
II. 0.76 - 1.25	5	1.10	10.0
III. 1.26 - 1.75	5	1.50	14.4
IV. 1.76 - 2.50	5	2.15	16.4
V. 2.51 - 3.50	5	2.98	16.4
VI. 3.51 - 4.50	5	3.95	19.6

- a.- Crecimiento "líder" ó punta del árbol .
- b.- Crecimientos primarios producidos por la punta.
- c.- Elección del verticilio .



- d.- Elección de la rama.
- e.- Elección de la ramilla.

REPRESENTACION DE UNA RAMILLA

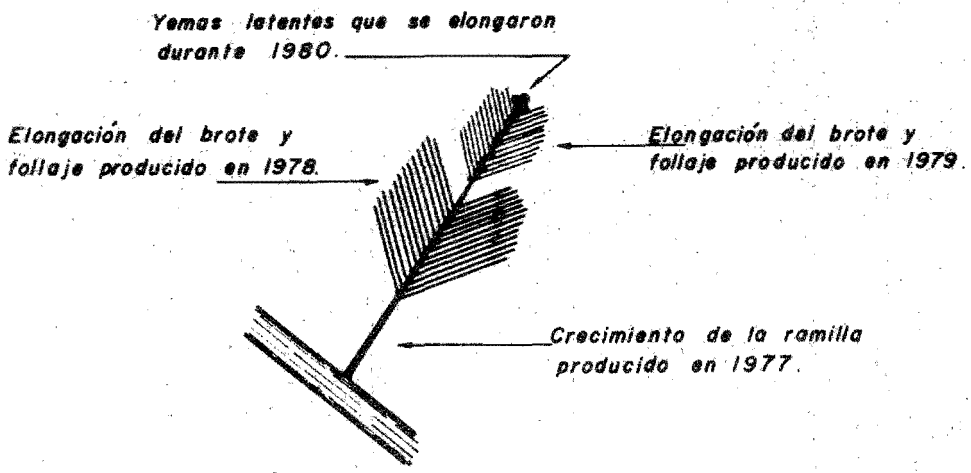


FIGURA N° 7 -Representación esquemática del muestreo de las ramillas de los individuos de *Pinus hartwegii* en la Estación de Zoquiapan.

ron el número total de verticilos vivos del árbol y se eligió al azar uno de estos verticilos; dentro de cada verticilo, se contaron el número de ramas vivas y se eligió al azar una de estas ramas. Finalmente, dentro de esta rama, se contaron en número de ramillas vivas (independientemente de que fueran primarias o secundarias) y nuevamente se eligió al azar la ramilla. Por otro lado, en cada uno de los árboles siempre se marcó la ramilla principal del eje del tronco (el crecimiento "líder" o punta del árbol), así como dos de las ramillas primarias producidas por la punta durante la época de crecimiento anterior (figura 7).

El número de ramillas muestreadas por árbol se determinó de una manera arbitraria de acuerdo con su categoría de altura, de esta manera teníamos 6 ramillas para los árboles de la primera categoría de altura, 8 ramillas para los árboles de la segunda, 10 ramillas para los de la tercera, 12 ramillas para los de la cuarta, 14 para los de la quinta y 16 ramillas para los árboles de la sexta categoría de altura. Se monitoreó un total de 360 ramillas marcadas cada una con una etiqueta de plástico que contenía un número de registro. A cada una se le tomó su localización dentro de la copa, determinada por la altura de la ramilla y el radio al tronco del árbol de la misma.

Las mediciones que se tomaron de una manera periódica mensual a partir de julio de 1979 a noviembre de 1980 -

fueron:

1. De las ramillas producidas en 1978, se midió la longitud total producida durante ese año y la longitud de la ramilla que mantenía su follaje; ya que el follaje de este año lo perdían durante el lapso que duró el estudio. Esto se hizo con el objeto de registrar la mortalidad foliar por ramilla.

2. De las ramillas producidas en 1979, se midió la longitud total de la ramilla, así como la porción de la ramilla con follaje; prácticamente éstas no presentaron cambio alguno debido a que en la fecha en la que se inició el estudio (julio de 1979) la elongación del brote ya había terminado y tampoco se observó que perdieran su follaje completamente, porque éste se mantiene en el árbol por dos años.

3. Por otro lado, en marzo de 1980, al inicio de la época de crecimiento, se empezaron a registrar el número de yemas y la longitud de las mismas antes de empezarse a elongar (con este primer dato se calculó la fecundidad de las ramillas), la longitud del brote y, dos meses después, la longitud de las acículas y el área foliar de las mismas durante el crecimiento y expansión foliares esto se explica con detalle más adelante. Con estos datos se obtuvieron las curvas de crecimiento.

4. Finalmente se contaron el número de yemas latentes producidas por cada ramilla que se desarrollarían durante la siguiente época de crecimiento. A partir de estos datos se obtuvo la fecundidad de las nuevas ramillas y con es ra se construyeron los modelos matriciales.

2. Obtención de Datos de Area Foliar

Para poder obtener los datos de incremento en área foliar por mes, se hizo una colecta de fascículos y se deter minó el número mínimo de éstos para que el área foliar fue se representativa. Para ello, se tomó una muestra del follaje de otros árboles. Este follaje se secó en el horno durante 3 días a 80°C, y posteriormente se separó por fascículos a los cuales se les midió el área foliar con un integrador de áreas foliares LI-COR Model LI-3000, el cual registra el área directamente en cm^2 . Para obtener la significancia del muestreo se obtuvo la media acumulada del área foliar por fascículo y se graficó contra el número de fascículos, encon trando que para tener una muestra significativa de fascículos se requiere de un mínimo de 30 fascículos. (apéndice B1).

Debido a que cada fascículo está compuesto por 3 ó 4 acículas, y considerando que estas acículas no tienen una su perficie plana; se tuvo que obtener un factor de corrección que se ajustara a la forma geométrica de las acículas, ya que el integrador de áreas foliares registra el área de pro

yección vertical de un objeto. La manera como se calculó este factor de corrección se puede ver en el apéndice B2. El valor del factor de corrección es de 2.3639, para el caso de fascículos que presentaban 3 acículas y éste tiene un valor de 2.5250, para los fascículos con 4 acículas. Estos valores simplemente se multiplicaron por el valor obtenido con el medidor de áreas foliares para obtener el área foliar real.

Los muestreos fueron mensuales y coincidieron con las fechas en las que se hicieron las mediciones periódicas; simplemente se cortaban 10 ramillas en proceso de elongación de árboles vecinos. No se requería de una gran cantidad de ramillas ya que cada una posee desde 10 hasta 300 fascículos aproximadamente. Las ramillas se secaban en el horno a 80°C durante 3 días y después se les separaban los fascículos, de los que se elegían 60 para medirles su longitud y área foliar.

A partir de los fascículos muestrados, se obtuvieron regresiones para cada mes, entre la longitud del fascículo y el área foliar de éste (tabla 4).

La primera regresión es para el mes de mayo, debido a que los primordios foliares se hacen aparentes durante este mes, y terminan en octubre, ya que al mes siguiente se cosecharon los árboles que se venían observando.

TABLA No. 4. REGRESIONES ENTRE LA LONGITUD DEL FASCICULO Y EL AREA FOLIAR POR FASCICULO DE LOS MUESTREOS REALIZADOS PARA CADA MES. EN DONDE y = Area foliar (cm²), x = Longitud del fascículo (cm), r = Coeficiente de correlación. EN TODAS LAS PRUEBAS PRESENTADAS * REPRESENTA EL NIVEL DE SIGNIFICANCIA DEL AJUSTE: * p < 0.01 ** p < 0.005, *** p < 0.001; n = Número de datos que se utilizaron para hacer el ajuste.

MES	FUNCION	r	n
Mayo	$y = 0.18 x^{1.24}$	0.83***	60
Junio	$y = 0.16 x^{1.44}$	0.95***	60
Julio	$y = 0.22 x^{1.15}$	0.68***	60
Agosto	$y = 0.18 x^{1.33}$	0.93***	60
Septiembre	$y = 0.16 x^{1.33}$	0.93***	58
Octubre	$y = 0.23 x^{1.28}$	0.94***	60

De los árboles que se cosecharon, se separaron las ramillas que se habían venido midiendo durante 17 meses, se secaron en el horno y después se les separó el follaje producido en 1979 del producido en 1980. A cada una de las ramillas, se les registró el peso y la edad; y al follaje de cada una de éstas, se les midió la longitud de las acículas y el área foliar. Finalmente, se contaron el número de - - fascículos por ramilla del follaje producido en 1980.

Con el número de fascículos producidos en 1980 y -- utilizando las regresiones entre la longitud del fascículo y el área foliar del fascículo (tabla 4), se obtuvieron los valores de las áreas foliares por ramilla para cada mes de los árboles cosechados. Los datos correspondientes al mes de noviembre, se obtuvieron directamente del material cosechado midiendo las áreas foliares de todos los fascículos de cada ramilla en el laboratorio.

Para calcular el área foliar de los árboles que no se cosecharon, se obtuvo una correlación entre la longitud de la ramilla y el área foliar por ramilla de los árboles que se tiraron en el campo. En la tabla 5 se incluyen las regresiones para cada mes a partir de mayo a noviembre, - período durante el cual las hojas de las ramilla crecen alcanzando su máxima expansión en noviembre, por ello se calcularon los incrementos en áreas foliares para estos meses.

TABLA No. 5. REGRESION ENTRE LA LONGITUD DE LA RAMILLA Y EL AREA FOLIAR POR RAMILLA DE LOS ARBOLES QUE SE COSECHARON EN EL CAMPO: y = Area foliar (cm^2), x = Longitud de la ramilla (cm).

MES	FUNCION	r	n
Mayo	$y = 1.26 x^{1.5}$	0.75***	186
Junio	$y = 3.91 x^{1.34}$	0.68***	224
Julio	$y = 8.94 x^{1.19}$	0.70***	229
Agosto	$y = 17.52 x^{1.13}$	0.72***	230
Septiembre	$y = 18.20 x^{1.21}$	0.78***	232
Octubre	$y = 27.32 x^{1.14}$	0.75***	236
Noviembre	$y = 26.77 x^{1.08}$	0.79***	224

3. Manejo de los Datos.

Las ramillas observadas periódicamente, se agruparon en diferentes categorías dependiendo de su ubicación en la copa. Las categorías consideradas son 3 básicamente: 1 Ramillas de la punta, que incluyen al crecimiento líder del árbol así como a las ramillas que produjo éste durante la época de crecimiento; 2. Ramillas provenientes de los brotes primarios y 3. Ramillas provenientes de los brotes secundarios. Los datos se agruparon considerando estas categorías para cada árbol y después para cada categoría de altura.

Los datos obtenidos mensualmente sobre el crecimiento de las ramillas ya fuera para la elongación del brote, para el incremento en longitud de las acículas como para el incremento en área foliar de éstas a lo largo del año 1980, se ajustaron a curvas logísticas de la siguiente forma:

$$Y = \frac{K}{1 + e^{a-rt}}$$

En donde y representa la variable dependiente (elongación del brote, incremento en longitud de las acículas o bien incremento en área foliar), y t representa al tiempo de observación.

En esta función K representa el valor máximo que alcanza la variable dependiente y que en demografía comúnmente

se conoce como la capacidad de carga o de acarreo del medio ambiente. Este valor se calculó para cada tipo de ramilla - (punta, primarias y secundarias), para cada árbol y para cada categoría de altura promediando los valores que tuviesen este tipo de brotes para el mes de noviembre (último mes de registro).

Una vez obtenido el valor de K para cada tipo de brote por cada árbol y por cada categoría de altura) se hicieron análisis de regresión lineal, en los que se consideró como variable dependiente al $\ln \frac{K - Y}{Y}$ en función del tiempo. El resultado del ajuste fue la siguiente función:

$$\ln \frac{K - Y}{Y} = a - rt$$

que describe a la ecuación de una recta con pendiente negativa. En donde a representa a la ordenada al origen y r a la pendiente de la recta, que se considera como un estimador de la tasa de crecimiento de la variable (Krebs, 1978).

Por otro lado, con los datos que se tenían del número de yemas producidas por ramilla y siguiendo el desarrollo de estas yemas durante la época de crecimiento, se obtuvieron registros de sobrevivencia y de producción de ramillas. Con esta información se construyeron dos modelos matriciales para predecir la producción de brotes o de ramillas dentro de la copa de P. hartwegii. Los modelos difieren entre

sí por las categorías de brotes que se consideran para cada uno; pero de manera general, para ambos modelos se calcularon las tasas de producción de brotes para cada categoría - así como la contribución de brotes que hacen éstas a otras categorías, a partir del número de brotes que había al inicio del estudio y de los que se produjeron al final de éste.

Se construyeron 2 modelos matriciales para cada categoría de altura y se hicieron simulaciones del crecimiento de la población de ramillas de la copa de los pinos utilizando para ello un programa de multiplicación de matrices de una calculadora Texas Instruments 59.

Por otro lado, las matrices originales se multiplicaron por sí mismas mediante un programa que se corrió en la Burrougs 6800 de la U.N.A.M.

VII. RESULTADOS Y DISCUSION

A. FENOLOGIA DE LOS BROTES

El período de crecimiento para Pinus hartwegii ocurre entre marzo y noviembre, cuando se elongan los brotes y se forman y se desarrollan las ramillas que dan lugar a los nuevos fascículos.

Los brotes en P. hartwegii, al igual que en otras especies de pinos, se originan a partir de pequeñas yemas ubicadas en los ápices de las ramillas producidas durante la época de crecimiento anterior; ésto se puede ver en la figura 8 en la parte superior izquierda en lo que corresponde al mes de enero de 1980.

Las yemas se encuentran propiamente diferenciadas a -- partir de los meses de julio y agosto de la época de crecimiento anterior; momento durante el cual entran en un período de latencia, que se rompe al iniciarse el mes de marzo del siguiente año.

El desarrollo de los brotes, a lo largo de un año, está expresado en la figura 8. Las yemas se empiezan a hinchar a finales del mes de febrero y a principios del mes de marzo; la elongación de las yemas se inicia a partir de este mes para formar los brotes durante un período de crecimiento muy

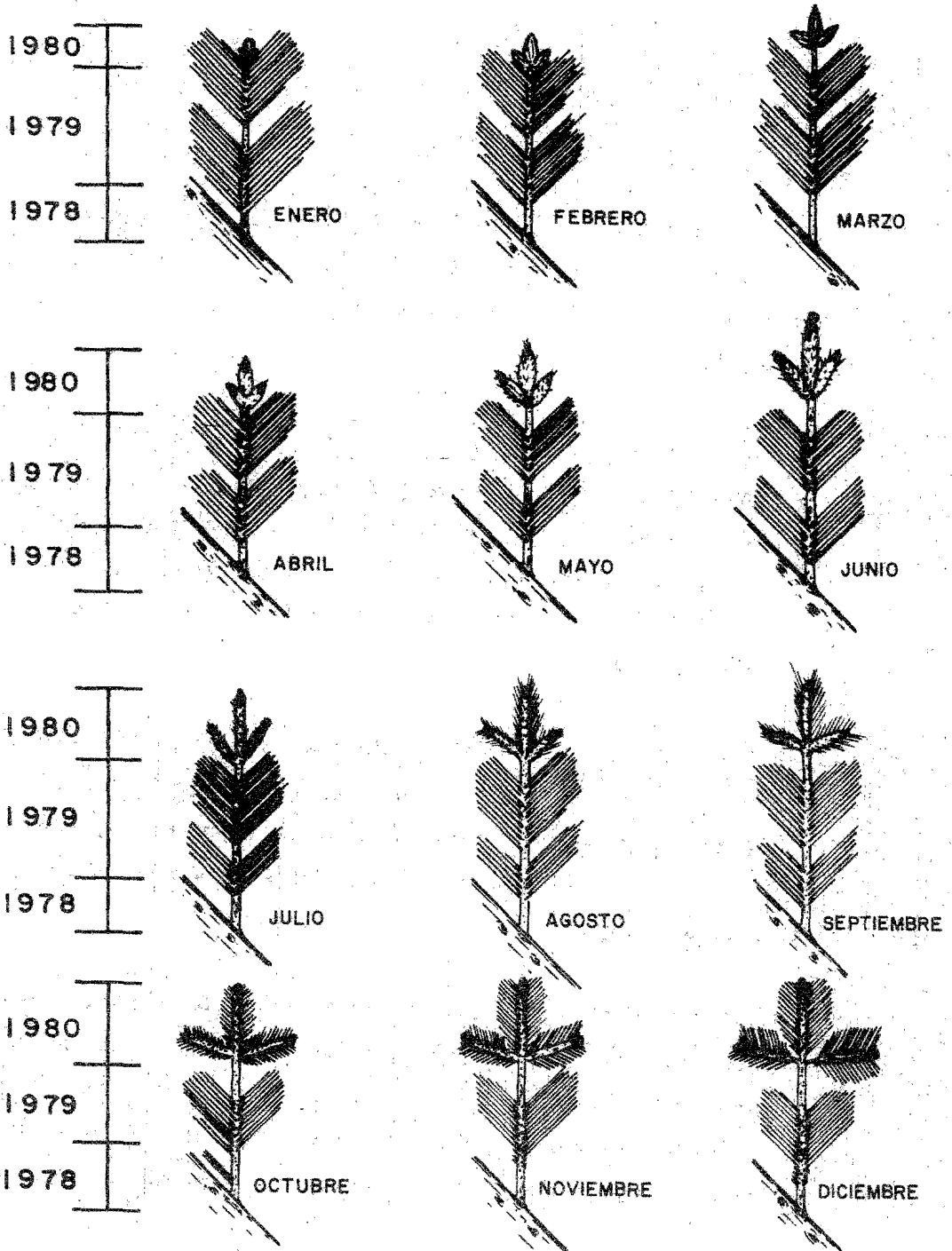


FIGURA Nº 8. - REPRESENTACION ESQUEMATICA DEL DESARROLLO DE LOS BROTES DE *Pinus hartwegii* A LO LARGO DE UN AÑO.

activo que finaliza en el mes de julio, cuando los brotes ya han alcanzado su máxima elongación.

De acuerdo con esta figura, los primordios foliares se empiezan a hacer aparentes 2 meses después de que el brote ha empezado a elongarse. El follaje empieza a crecer activamente a partir del mes de mayo en fascículos que agrupan de 3 a 5 acículas, y alcanzan su máxima expansión foliar en el mes de noviembre.

El tipo de crecimiento que se observa en P. hartwegii corresponde con el descrito por Stone & Stone (1943) para los pinos blandos (sección Haploxyton, aunque P. hartwegii es Diploxyton) a los cuales describen como estrictamente unidiales. En este tipo de pinos cada elongación de los brotes de primavera forma un entrenudo, lo cual también es característico de P. hartwegii en la zona de estudio. Por otro lado, de acuerdo con la clasificación de Lanner (1976) sobre los tipos de crecimiento en brotes que se desarrollan anualmente, P. hartwegii presenta un tipo de crecimiento fijo. Este término implica que el brote se produce como resultado de la elongación de una yema que ha pasado por un período de latencia, durante el invierno, para formar un brote durante la primavera.

En P. hartwegii el hecho de que existan yemas que no se desarrollan para formar brotes no implica necesariamente que

éstas permanezcan en un estado de latencia como ocurre en Quercus rubra (Ward, 1964) y Fraxinus americana (Gill, 1971). En esta especie aquellas yemas que no producen un brote durante la primavera es porque en su mayoría no son viables, ya sea porque han sido depredadas o bien porque durante los meses de febrero y marzo no siguen con el proceso normal de crecimiento, tal vez por la falta de hormonas necesarias para iniciar la elongación de los brotes. Este tipo de yemas se pueden desprender de las ramillas o bien pueden permanecer adheridas a ellas y con el transcurso del tiempo irse reduciendo en tamaño y eventualmente morir.

B. PATRON DE RAMIFICACION.

Al igual que en la mayoría de las coníferas, F. hartwegii, presenta un tipo de ramificación excurrente (Brown, et al., 1967). Esto es que el tallo principal, líder o punta del árbol sobrepasa en crecimiento a las ramas laterales que se encuentran por debajo de ella. Esto se puede ver en la figura 9, en donde se aprecia como el brote líder al crecer y ejercer una dominancia apical sobre el resto de las ramas, le confiere a la copa del árbol una forma cónica.

Este tipo de ramificación está asociado con una determinada producción de brotes largos en la copa de los árboles. Estos brotes son los que mantienen las líneas de desarrollo de cada rama lateral. Esto se puede observar en la

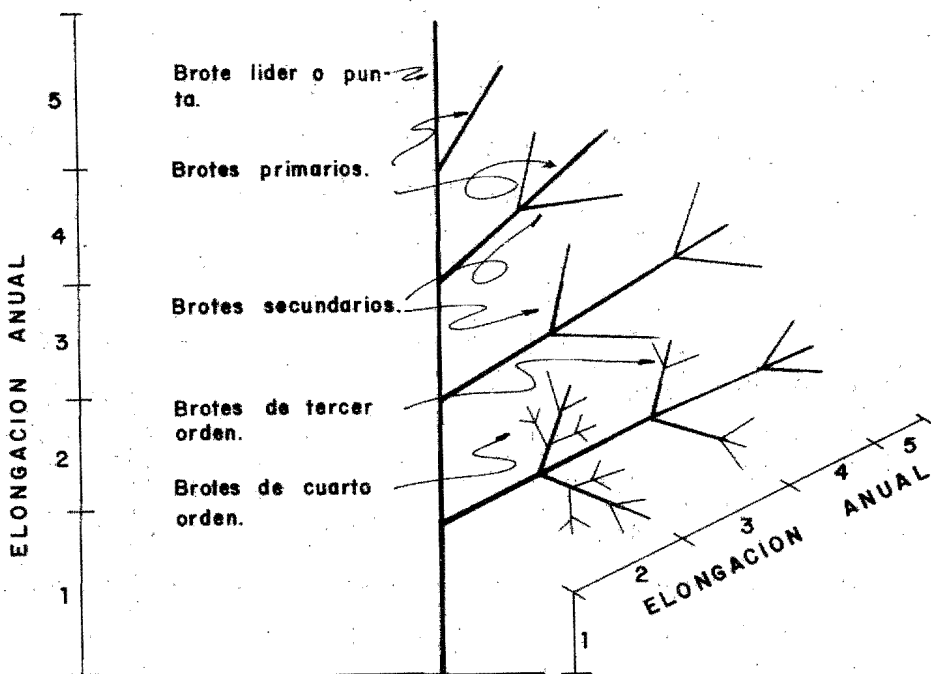


FIGURA N° 9 .-REPRESENTACION ESQUEMATICA DEL PATRON DE RAMIFICACION EN *Pinus hartwegii*.

DURANTE CADA EPOCA DE CRECIMIENTO SE PRODUCE UN VERTICILO Y SE ELONGA UNA YEMA PARA PRODUCIR UN DETERMINADO TIPO DE BROTE.

EN EL ESQUEMA SE REPRESENTA UN ARBOL DE 5 ANOS DE EDAD; SU EDAD SE PUEDE ESTIMAR CONTANDO EL NUMERO — DE VERTICILLOS SOBRE EL EJE DEL TRONCO O BIEN SOBRE LAS RAMAS Y BROTES.

figura 9, en donde cada brote terminal de cada rama, se puede considerar como un brote largo o un brote primario. Por tanto, se tendrán tantos brotes primarios como número de ramas se presenten en cada árbol.

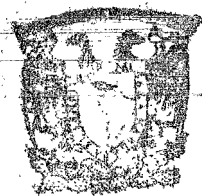
Los árboles jóvenes presentan en su copa exclusivamente brotes primarios y conforme van creciendo, van produciendo brotes secundarios como resultado de la ramificación de los brotes primarios. Generalmente, los brotes primarios se ramifican tricotómicamente produciendo así, 2 brotes secundarios y uno primario, el cual mantiene la línea de desarrollo de la rama. A su vez estos brotes secundarios pueden ramificarse y formar brotes terciarios o de tercer orden finalmente éstos pueden volverse a ramificar para producir brotes de cuarto orden (figura 9).

La proporción de cada tipo de brote en la copa de un individuo ^{varía} con su edad. Conforme el árbol envejece aumenta la proporción de brotes de segundo, de tercer y de cuarto orden, los cuales en conjunto se conocen como brotes cortos.

En la copa de los árboles que se estudiaron, cuyas edades oscilaban entre los 5 y los 21 años, la mayor proporción de brotes que se encontraron en sus copas fueron primarios y secundarios. Solamente en los árboles de las últimas 2 categorías de altura (2.50 m - 4.50 m) se llegaron -

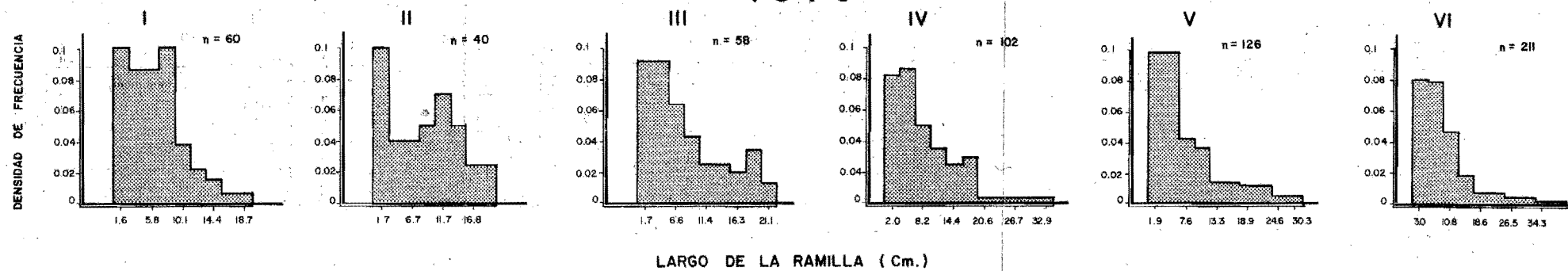
a encontrar brotes de tercer orden.

Este cambio en la proporción de brotes dentro de la copa de P. hartwegii, también se puede apreciar al observar la distribución de frecuencias del largo de las ramillas o brotes (figura 10) por categoría de altura. De manera general, la frecuencia relativa de las ramillas más largas es menor conforme aumenta la altura de los árboles, es decir que a mayor altura habrá una menor proporción de brotes primarios. Por ejemplo, para la primera categoría de altura en 1979, las ramillas más largas (18.7 cm.) se encuentran con una frecuencia relativa de 0.017; es decir, que el 1.7% de todos los brotes alcanzan esa longitud de ramilla; mientras que para la sexta categoría de altura en 1979, las ramillas más largas (42 cm.) se encuentran con una frecuencia relativa de 0.009; es decir que el 0.9% de todos los brotes de los árboles que se encuentran en esa categoría alcanzan esa longitud de ramilla. Lo mismo ocurre cuando comparamos las 2 categorías de altura extremas (I y VI) para 1980. En la primera categoría de altura, las ramillas más largas (17.9 cm.) se presentan con una frecuencia relativa de 0.013; mientras que las ramillas más largas (24 cm.) de la sexta categoría de altura, se encuentran con una frecuencia relativa de - - 0.009. Por otro lado, cuando se comparan las distribuciones de frecuencias de ramillas entre los 2 años del estudio, 1979 y 1980, se puede ver que de un año a otro se incrementó un mayor proporción la frecuencia relativa de las rami--



CATEGORIAS DE ALTURA

1979



1980

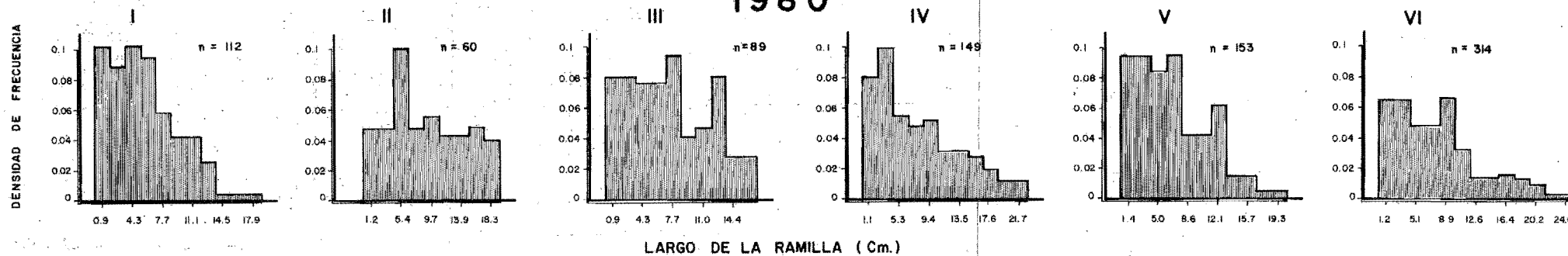


FIGURA Nº 10.- DISTRIBUCION DE FRECUENCIAS DEL LARGO DE LAS RAMILLAS
POR CATEGORIA DE ALTURA PARA 1979 Y 1980.

llas que presentan manores longitudes. Esto corrobora lo -- discutido anteriormente con relación a la variación en las proporciones de los diferentes tipos de brotes de la copa - con respecto a la edad de los árboles. Conforme aumenta la edad de los árboles aumenta la proporción de brotes secundarios, los cuales son comparativamente más cortos con relación a los brotes primarios. Estos resultados concuerdan con los de Gunckel et. al. (1949), quienes encontraron para - - Ginkgo biloba que mientras el árbol es más maduro, es menor la probabilidad de que aumente la producción de brotes largos en su copa.

Como se vió en la sección anterior, los brotes independientemente del tipo que sean se desarrollan anualmente y producen un nudo y un entrenudo sobre las ramas laterales, o bien sobre el tallo principal. Por esta característica es posible en P. hartwegii calcular la edad de los árboles jóvenes contando simplemente el número de entrenudos que se presenten sobre el tallo principal o sobre las ramas laterales (figura 9).

Una vez que el brote líder o punta del árbol se ha elongado produciendo un nudo y un entrenudo, en el ápice de éste quedarán las yemas latentes que al elongarse producirán un verticilo de brotes laterales en el tallo. Este verticilo tendrá de 3 a 9 brotes primarios, los cuales eventualmente se desarrollarán para formar las ramas laterales del árbol.

De esta manera se mantiene la dominancia apical que ejerce el brote líder del árbol y que da como resultado un patrón de ramificación excurrente y la forma cónica de la copa.

C. CAMBIOS CUALITATIVOS EN LA FORMA DE LA COPA EN FUNCION DE LA EDAD.

Los cambios que van ocurriendo en la copa de P. hartwegii en función de la edad se pueden apreciar en la figura 11. En esta figura se esquematiza lo que ocurre con un individuo desde el estadio de plántula hasta que alcanza una edad de 20 años. Una plántula posee en su base cerca de 11 hojas cotiledonares que conservan hasta que se desarrollan los primeros fascículos de acículas. Las acículas, a diferencia de las hojas cotiledonares, ya se encuentran envueltas en vainas y presentan una longevidad mayor que la de las acículas de árboles jóvenes o adultos.

En los árboles muy jóvenes (3 años) ya se puede distinguir un brote líder que le da la dominancia apical al árbol. En árboles de esta edad el follaje se conserva por más de 2 años, que en promedio es el tiempo que permanece éste en árboles más grandes. Esto podría deberse a que estos arbolitos requieren de una elevada cantidad de energía y de nutrientes para poder emerger del estrato herbáceo, los que en gran parte utilizan para la elongación del tallo principal.

PLANTULA

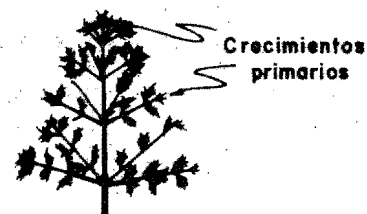


ARBOL DE 3 AÑOS

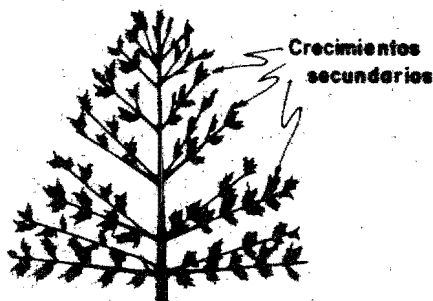


EL FOLLAJE LO CONSERVAN POR MAS DE 2 AÑOS

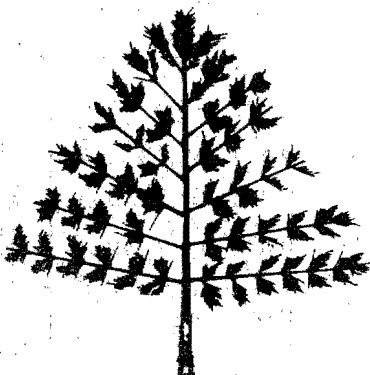
ARBOL DE 5 AÑOS



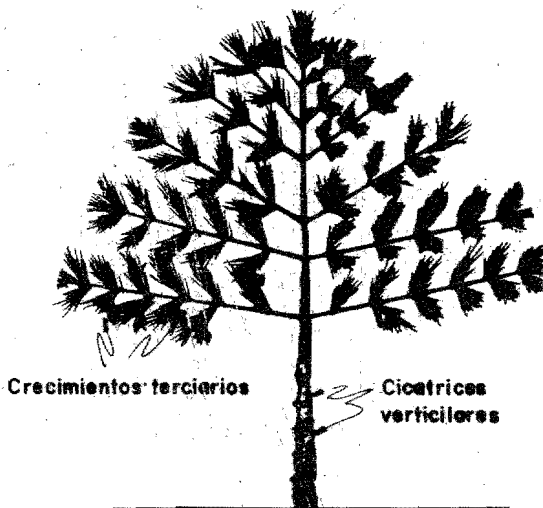
ARBOL DE 7 AÑOS



ARBOL DE 10 AÑOS



ARBOL DE 20 AÑOS



LAS RAMAS AL CAERSE DEJAN UNA CICATRIZ SOBRE EL TRONCO.

CONFORME LA COPA ES MAS MADURA SE TIENDE A PERDER LA DOMINANCIA APICAL.

FIGURA Nº 11 - LOS CAMBIOS CUALITATIVOS DE LA COPA DE *Pinus hartwegii*. EN FUNCION DE LA EDAD.

En los árboles con una edad entre 5 y 7 años ya se pueden apreciar tanto crecimientos primarios como secundarios, así como una marcada dominancia apical que trae como resultado la forma cónica de la copa de estos árboles. En árboles con una edad de 10 años (altura promedio de 1.10 m) ya se presenta una mortalidad de las ramas laterales, las cuales al caer van dejando cicatrices verticilares sobre el tallo principal. Estas cicatrices sirven como referencia cuando se estima la edad de los árboles contando el número de entrenudos sobre el tronco.

Por último, como ya se mencionó antes, conforme los árboles crecen cambian las proporciones del tipo de brotes que se producen en su copa, de tal manera que al envejecer estos producirán mayores proporciones de brotes de segundo, tercer y cuarto orden. Este aumento en la producción de brotes cortos dentro de la copa, se traduce en una pérdida paulatina de la dominancia apical y una consecuencia de esto se manifiesta en el cambio en la forma de la copa de los árboles maduros, la cual tiende a ser más bien esférica como producto de la ramificación de los brotes cortos y no cónica, como la que presentan los pinos jóvenes.

D. CRECIMIENTO DE LA COPA

En P. hartwegii es posible identificar a una ramilla como unidad modular de crecimiento i. e. como unidad metapo

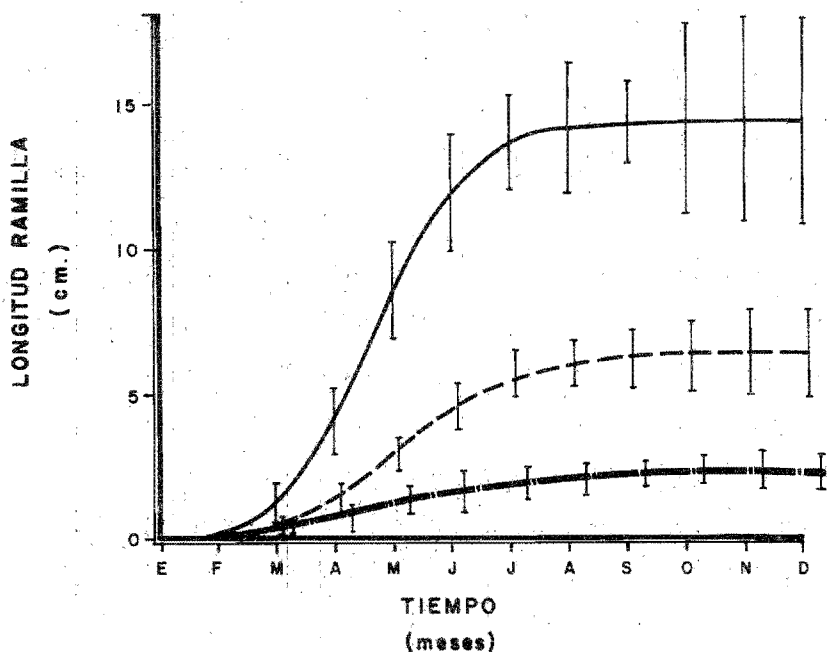
blacional en el sentido propuesto por Harper (1967, 1980). -- Esta, como ya se había descrito anteriormente (figura 7), -- consta de una fracción de tallo, acículas envueltas en una vaina formando fascículos, y de yemas ubicadas en el ápice de éstas.

El crecimiento de las ramillas agrupadas por categorías, en ramillas de la punta, primarias (excepto las de la punta) y secundarias (incluyendo algunas de tercer orden) se analizó en 2 partes. Por un lado, se consideró exclusivamente la elongación del brote y por otro lado; el crecimiento del follaje. El follaje también se consideró por partes; por un lado la elongación de las acículas y por otro el incremento en área foliar de los fascículos por ramilla. A continuación se presentan los resultados de cada una de estas partes que describen el crecimiento de las ramillas dentro de la copa de P. hartwegii.

1. Elongación del Brote

Las curvas de crecimiento para cada tipo de brote se pueden apreciar en la figura 12. En la gráfica se presenta el incremento en longitud de la ramilla con respecto al tiempo para los árboles de la cuarta categoría de altura.

Los datos para cada uno de los tipos de ramilla (punta, prima



PUNTA ———

$$LR = \frac{13.46}{1 + e^{2.08 - 1.38t}}$$

n = 149

r = 0.29

p < 0.001

PRIMARIAS - - -

$$LR = \frac{6.46}{1 + e^{2.2 - 1.07t}}$$

n = 342

r = 0.18

p < 0.001

SECUNDARIAS - · - ·

$$LR = \frac{2.55}{1 + e^{1.14 - 0.66t}}$$

n = 110

r = 0.37

p < 0.001

FIGURA Nº 12. AJUSTE A UNA FUNCION LOGISTICA A PARTIR DE LOS DATOS DEL INCREMENTO EN LONGITUD DE LAS RAMILLAS PARA LOS ARBOLES DE LA IV CATEGORIA DE ALTURA DE *Pinus hartwegii*. LAS LINEAS VERTICALES SOBRE LAS CURVAS REPRESENTAN LAS DESVIACIONES ESTANDAR DE LOS DATOS PARA CADA MES.

marias y secundarias) se ajustaron a funciones logísticas, las cuales describen el crecimiento de cada una de ellas para 1980. Las diferencias más notables que se pueden observar al comparar estas curvas de crecimiento entre sí son los diferentes valores máximos que puede alcanzar cada tipo de ramilla una vez que se ha elongado por completo. En la figura se presentan estos valores en el numerador de cada ecuación, y así tenemos que la ramilla punta alcanza en promedio una elongación máxima de 13.46 cm., mientras que las ramillas primarias alcanzan una longitud promedio máxima de 6.46 cm. y las ramillas secundarias tan solo llegan a medir 2.55 de largo. Por otro lado, también se pueden apreciar en la figura que para los árboles de esta categoría, la tasa de crecimiento máximo promedio es mayor para las ramillas de la punta (1.38), menor para las ramillas primarias (1.07) y todavía menor para las ramillas secundarias (0.66); sin embargo, esta secuencia no es constante para todas las categorías de altura. Si observamos la tabla 6, en donde se presentan los resultados de los ajustes a las funciones logísticas por categoría de altura, podremos apreciar al comparar los valores que se presentan en la columna correspondiente a la tasa de crecimiento máximo promedio (b), que éstas no presentan ningún comportamiento uniforme en los diferentes tipos de ramillas. En algunos casos, la tasa de crecimiento puede ser menor para las ramillas de la punta que para las primarias y las secundarias; por ejemplo para los árboles de la quinta categoría de altura. Asimismo, en la primera categoría de altura

TABLA No. 6. AJUSTES A UNA FUNCION LOGISTICA DE LA FORMA:

$$L = \frac{K}{1 + e^{-a-bt}}$$

EN DONDE L REPRESENTA EL INCREMENTO EN LONGITUD DE LAS RAMILLAS Y t REPRESENTA EL TIEMPO. LOS AJUSTES SE REALIZARON CON LOS DATOS DEL INCREMENTO EN LONGITUD DE LAS RAMILLAS DE Pinus hartwegii POR CATEGORIA DE ALTURA.

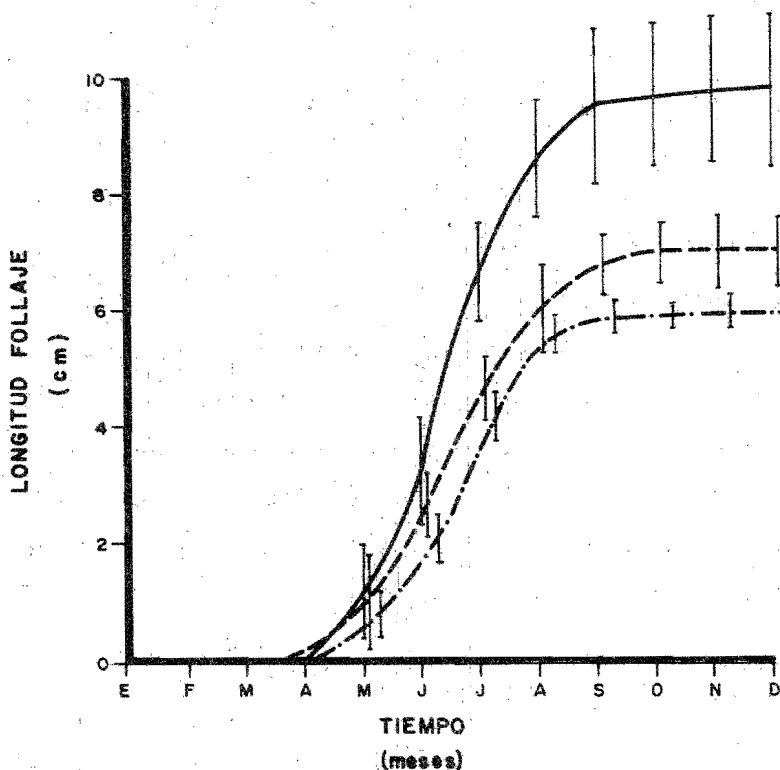
CATEGORIA DE ALTURA	TIPO DE RAMILLA	K	a	b	r	n
I	Punta	7.11	2.69	1.56	0.25***	257
	Primarios	4.34	1.90	0.82	0.16**	330
	Secundarios	4.69	1.77	1.05	0.40***	60
II	Punta	10.10	3.15	1.79	0.25***	174
	Primarios	5.64	1.75	0.71	0.14*	292
	Secundarios	1.00	0.40	0.20	0.27	23
III	Punta	9.38	1.35	0.87	0.28***	143
	Primarios	5.00	2.07	0.95	0.18***	417
	Secundarios	1.71	0.84	0.37	0.21	64
IV	Punta	13.46	2.08	1.38	0.29***	149
	Primarios	6.46	2.20	1.07	0.18***	342
	Secundarios	2.55	1.14	0.66	0.37***	110
V	Punta	9.21	0.96	0.40	0.22*	153
	Primarios	6.65	1.89	1.14	0.29***	328
	Secundarios	4.18	1.24	0.67	0.25**	148
VI	Punta	11.27	2.27	1.26	0.27***	155
	Primarios	9.25	1.62	0.79	0.13**	504
	Secundarios	4.27	1.17	0.60	0.22***	232

la tasa de crecimiento máximo promedio para las ramillas es mayor que para las ramillas primarias. Esto quiere decir que las tasas de crecimiento de las ramillas son independientes del tipo de ramilla (punta, primarias o secundarias) del que se trate, y que las diferencias entre cada tipo de ramilla - estriban en la máxima longitud que alcancen al final de la época de crecimiento. En este sentido, ocurre un comportamiento bien definido para todas las categorías de altura. Esto se puede apreciar en la tabla 6, al comparar los valores que se presentan en la columna correspondiente a los valores de K. La ramilla punta por lo general tiene una longitud mayor que la de las ramillas primarias y éstas a su vez tienen una longitud mayor que las secundarias.

2. Elongación del Follaje.

Para describir el crecimiento del follaje, se ajustaron los datos del largo de las acículas a un modelo logístico. Estos resultados se muestran en la figura 13, en la que se representa la longitud del follaje con respecto al tiempo. A diferencia del crecimiento en los brotes, los primordios foliares se hacen aparentes una vez que el brote ha iniciado su elongación. Estos primordios inician su crecimiento a principios del mes de abril y alcanzan su máxima elongación en septiembre.

Al igual que lo que ocurre con el crecimiento de los



PUNTA ———

$$LF = \frac{9.83}{1 + e^{2.06 - 1.39t}}$$

n = 137

r = 0.61

p < 0.001

PRIMARIAS - - - -

$$LF = \frac{7.08}{1 + e^{1.88 - 1.19t}}$$

n = 254

r = 0.53

p < 0.001

SECUNDARIAS - · - ·

$$LF = \frac{5.92}{1 + e^{2.43 - 1.57t}}$$

n = 63

r = 0.57

p < 0.001

FIGURA Nº 13. AJUSTE A UNA FUNCION LOGISTICA A PARTIR DE LOS DATOS DE INCREMENTO EN LONGITUD DEL FOLLAJE DE LAS RAMILLAS PARA LOS ARBOLES DE LA IX CATEGORIA DE ALTURA DE *Pinus hartwegii*.

LAS LINEAS VERTICALES SOBRE LAS CURVAS REPRESENTAN LAS DESVIACIONES ESTANDAR DE LOS DATOS PARA CADA MES.

brotos, el follaje presenta un crecimiento diferencial dependiendo del tipo de ramilla que lo produzca. Por ejemplo, las acículas de las ramillas de la punta de los árboles de la cuarta categoría alcanzan en promedio una mayor longitud (9.83 cm.) que aquellas categorías de las ramillas primarias (7.08 cm) y secundarias (5.92 cm), (figura 13). Esto se puede generalizar para todas las categorías de altura si observamos los resultados de los ajustes que se hicieron a funciones logísticas para cada categoría de altura y que se muestran en la tabla 7. En esta tabla, los valores correspondientes a la columna K representan las máximas longitudes promedio que llegan a tener las acículas de una ramilla. Estas longitudes generalmente son mayores para las ramillas de la punta y menores para las ramillas secundarias.

Al igual que lo que ocurre con los brotes, cuando se analizan las tasas de crecimiento del follaje no se pueden apreciar diferencias entre éstas que sean características de cada tipo de ramilla. Esto se puede observar en la tabla 7, al comparar entre sí los valores que se presentan en la columna b que son los correspondientes a las tasas de crecimiento. El hecho de que se presentasen tasas de crecimiento similares para cada tipo de ramilla significa que el follaje se está elongando con la misma velocidad, o con una velocidad muy similar, pero como la longitud máxima que alcanzan las acículas es diferente para cada tipo de ramilla, lo que ocurre es que las hojas de las ramillas secundarias alcanza-

TABLA No. 7. AJUSTES A UNA FUNCION LOGISTICA DE LA FORMA:

$$LF = \frac{K}{1 + e^{-at}}$$

EN DONDE LF REPRESENTA LA LONGITUD DEL FOLLAJE Y t REPRESENTA EL TIEMPO. LOS AJUSTES SE REALIZARON CON LOS DATOS DEL INCREMENTO EN LONGITUD DEL FOLLAJE DE LOS BROTES DE Pinus hartwegii POR CATEGORIA DE ALTURA.

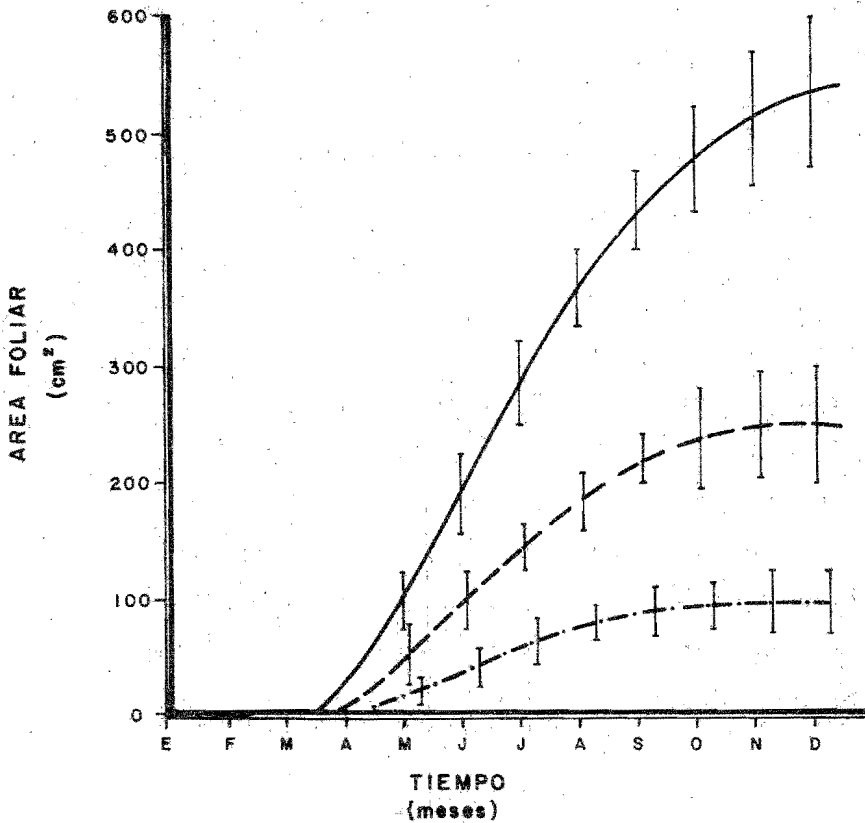
CATEGORIA DE ALTURA	TIPO DE RAMILLA	K	a	b	r	n
I	Punta	9.51	2.80	1.81	0.53***	192
	Primarios	8.21	2.54	1.66	0.53***	234
	Secundarios	8.50	3.13	2.10	0.70***	48
II	Punta	10.13	2.00	1.30	0.57***	140
	Primarios	7.98	1.96	1.26	0.46***	170
	Secundarios	3.50	7.79	0.52	0.95*	3
III	Punta	8.01	2.35	1.54	0.56***	139
	Primarios	6.59	1.94	1.24	0.57***	237
	Secundarios	5.39	1.70	1.01	0.42**	33
IV	Punta	9.83	2.08	1.35	0.61***	137
	Primarios	7.08	1.86	1.19	0.53***	254
	Secundarios	5.92	2.43	1.57	0.57***	63
V	Punta	8.22	2.69	1.75	0.63***	110
	Primarios	7.55	2.39	1.56	0.60***	245
	Secundarios	6.29	1.74	1.12	0.61***	103
VI	Punta	10.45	1.32	0.83	0.54***	100
	Primarios	8.29	1.97	1.28	0.58***	385
	Secundarios	6.24	1.83	1.16	0.48***	172

rán su máxima elongación en menor tiempo en comparación con las acículas de las ramillas de la punta. Esto se puede apreciar en la figura 13, al observar el tiempo en el que se asintotizan las curvas para cada tipo de ramilla. Las ramillas secundarias que presentan la mayor tasa de crecimiento (1.57) alcanzan su máxima longitud a principios de agosto; las ramillas de la punta, con una tasa de crecimiento ligeramente menor (1.35) que las secundarias, alcanzan su máxima longitud a principios de septiembre; mientras que las acículas de las ramillas primarias que tienen la menor tasa de crecimiento (1.19) alcanzan su máxima elongación a principios de octubre. Estos resultados corroboran la proposición de que las diferencias entre los tipos de ramillas están determinadas por las longitudes máximas que alcanzan tanto los brotes como las acículas de estos brotes y no por sus tasas de crecimiento.

3. Incremento en Area Foliar.

Los datos del área foliar por ramilla para cada mes se obtuvieron a partir de las regresiones que se muestran en las tablas 4 y 5. Estos datos de área foliar también se agruparon para cada tipo de ramilla y también se analizaron para cada categoría de altura.

Los resultados del incremento en área foliar se pueden observar en la figura 14, en donde se representa el área



PUNTA —

$$AF = \frac{577.64}{1 + e^{0.72 - 0.46t}}$$

n = 149

r = 0.54

p < 0.001

PRIMARIAS ---

$$AF = \frac{254.41}{1 + e^{0.18 - 0.73t}}$$

n = 268

r = 0.31

p < 0.001

SECUNDARIAS -.-

$$AF = \frac{100.34}{1 + e^{1.49 - 0.94t}}$$

n = 80

r = 0.54

p < 0.001

FIGURA Nº 14.- AJUSTE A UNA FUNCION LOGISTICA A PARTIR DE LOS DATOS DEL INCREMENTO EN AREA FOLIAR DE LAS ACICULAS DE LAS RAMILLAS DE LOS ARBOLES DE LA IV CATEGORIA DE ALTURA DE *Pinus hartwegii*.

LAS LINEAS VERTICALES SOBRE LAS CURVAS REPRESENTAN LAS DESVIACIONES ESTANDAR DE LOS DATOS PARA CADA MES.

foliar en función del tiempo para cada tipo de ramilla. Nuevamente los datos se ajustaron a una función logística para cada ramilla.

Al igual que para el crecimiento en el brote y en las acículas, la máxima área foliar corresponde a las ramillas de la punta (577.64 cm^2) y la menor a las ramillas secundarias (100.34 cm^2), las ramillas primarias presentan una área foliar intermedio (254.41 cm^2). Este patrón es constante en todas las categorías de altura, como se puede apreciar en la tabla 8, al analizar los valores que se presentan en la columna K que corresponden a los valores máximos de área foliar que puede alcanzar cada ramilla.

Nuevamente las tasas de crecimiento no presentan ningún patrón regular ni por tipo de ramilla ni por categoría de altura. Los valores de éstas varían indistintamente, como se puede apreciar en la tabla 8, en la columna correspondiente a los valores de b.

Los resultados obtenidos con relación al crecimiento de la copa, tanto para los brotes como para la elongación del follaje y el incremento en área foliar, concuerdan con los resultados que obtuvo Kobayashi (1975) para Helianthus annuus, quien encontró que el crecimiento del área de una sola hoja y de un segmento internodal del tallo se ajustaban a una curva logística. Lo mismo ocurre para P. hart-

TABLA No. 8. AJUSTES A UNA FUNCION LOGISTICA DE LA FORMA:

$$AF = \frac{K}{1 + e^{a-bt}}$$

EN DONDE AF REPRESENTA EL AREA FOLIAR DE LAS ACICULAS Y t REPRESENTA EL TIEMPO. LOS AJUSTES SE REALIZARON CON LOS DATOS DEL INCREMENTO EN AREA FOLIAR DE LAS ACICULAS DE LOS BROTES DE Pinus hartwegii POR CATEGORIA DE ALTURA.

CATEGORIA DE ALTURA	TIPO DE RAMILLA	K	a	b	r	n
I	Punta	368.98	0.73	0.41	0.15*	207
	Primarios	176.91	1.00	0.61	0.33***	248
	Secundarios	165.11	2.24	1.47	0.47***	51
II	Punta	513.87	1.07	0.70	0.34***	142
	Primarios	306.90	1.13	0.72	0.30***	191
	Secundarios	43.40	0.18	0.13	0.95*	3
III	Punta	388.40	0.81	0.53	0.46***	145
	Primarios	231.60	0.84	0.53	0.38***	248
	Secundarios	56.01	0.40	0.21	0.19	34
IV	Punta	577.64	0.72	0.46	0.54***	149
	Primarios	254.41	1.18	0.73	0.31***	268
	Secundarios	100.34	1.49	0.94	0.54***	80
V	Punta	455.81	0.43	2.75	0.55***	111
	Primarios	298.56	0.82	0.53	0.43***	254
	Secundarios	163.61	0.83	0.51	0.41***	109
VI	Punta	644.01	0.62	0.37	0.34***	111
	Primarios	414.91	1.47	0.93	0.22***	406
	Secundarios	165.46	0.78	0.41	0.10	175

wegii, solamente que en este caso, no sólo los segmentos internodales (que corresponderían a cada brote) y el área foliar de cada fascículo presentan este comportamiento, sino también el crecimiento en longitud de cada fascículo se --ajusta a una curva logística.

Por otro lado, es interesante hacer notar que el comportamiento de las ramillas es notablemente distinto entre los diferentes tipos de éstas (punta, primarias y secundarias), y probablemente la explicación a este tipo de resultados sea una explicación fisiológica como la que proponen Brown et al. (1967) y Pharis (1976), quienes dicen que el crecimiento diferencial de las partes del tallo en elongación se debe a una producción diferencial de hormonas del crecimiento en estas zonas, y en particular de auxinas de giberelinas, las cuales se producen precisamente en los brotes que se están desarrollando. De tal manera, que una forma de explicarse lo que ocurre con el crecimiento diferencial de los diferentes tipos de ramillas de P. hartwegii sería medir las concentraciones de auxinas y de giberelinas en los brotes durante la época de crecimiento de éstos.

Los resultados que se obtuvieron sobre las tasas de crecimiento de las ramillas de P. hartwegii referentes a la producción de hojas, tanto para la elongación del follaje como para el incremento en área foliar, y que resultaron ser indistintas para los diferentes tipos de ramilla (punta,

primarias y secundarias) para todas las categorías de altura, no concuerdan con lo que obtuvo Cannell (1974) para Pinus contorta y Picea sitchensis. El encontró que conforme disminuye el tamaño de los brotes, disminuye la velocidad con la que se producen hojas iniciales en ellos. Esto quiere decir que los brotes largos deberían de presentar una mayor tasa de producción de acículas en comparación con la de los brotes cortos. Sin embargo, esta tendencia no se encontró en esta especie y la explicación que se le puede dar a este hecho es que tal vez la disminución en el tamaño de estos brotes traiga como consecuencia una menor producción de hormonas del crecimiento (Gunckel et al., 1949). Entonces al disminuir las zonas de producción de hormonas como ocurre en los brotes cortos, la elongación del brote así como el número de primordios foliares que puede mantener ese brote es menor, y de hecho es al número de hojas que puede mantener un brote largo. De cualquier forma habría que medir las concentraciones de hormonas del crecimiento en los diferentes tipos de brotes y determinar su efecto sobre la producción de primordios foliares, como ya se había discutido anteriormente.

E. PERDIDA DE FOLLAJE.

La caída o pérdida del follaje en P. hartwegii no es paulatina a lo largo del año, ya que éste puede permanecer sobre los entrenudos una vez que se ha secado y caer posteriormente de forma repentina. Por ello no se pudo obtener

una función que describiera la pérdida de follaje. En la -
 figura 15 se puede ver que ocurre con el follaje producido -
 durante 1978 con respecto al tiempo, para un árbol de la --
 cuarta categoría de altura.

De manera general, el follaje se conserva en el árbol
 por 2 años (1978, que fue el año en el que se produjo y -
 1979) y después cae de una manera abrupta a principios de -
 febrero de 1980; justo antes de que se inicie la siguiente
 época de crecimiento. Esto ocurre para todas las ramillas,
 independientemente del tipo que sean (punta, primarias o se
 cundarias).

Este comportamiento se puede explicar de acuerdo con -
 los resultados obtenidos por Woodman (1971) para - - - - -
Pseudotsuga menziesii; ya que él obtuvo, midiendo las tasas
 fotosintéticas de algunas acículas, que el follaje que se -
 produce en el año en curso es más eficiente fotosintética--
 mente que el follaje más viejo. Esto explica que las hojas
 se mantengan en las ramillas durante el año en que se produ
 cen y que sirvan como productores de nutrientes para la si-
 guiente época de crecimiento, cuando se empiezan a elongar
 los brotes. Una vez que se han formado y desarrollado las
 nuevas ramillas, el follaje viejo empieza a disminuir su e-
 ficiencia fotosintética y su producción hormonal por lo que
 las acículas empiezan a crear al final de ese período de -
 crecimiento (Freeland, 1952, Kulman, 1965, 1971). Estas su-

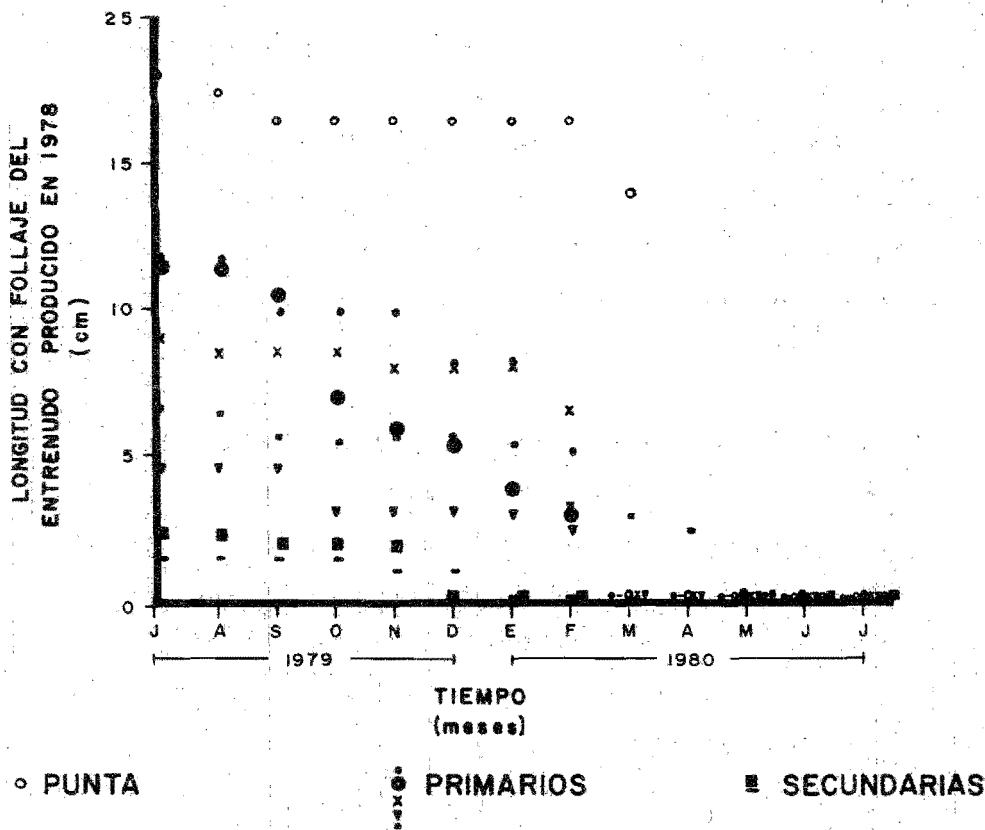


FIGURA N° 15.- REPRESENTACION GRAFICA DE LA PERDIDA DEL FOLLAJE DE LOS ENTRENUDOS QUE SE PRODUCERON EN 1978 CON RESPECTO AL TIEMPO, PARA UN ARBOL DE LA IV CATEGORIA DE ALTURA DE *Pinus hartwegii*.

posiciones habría que comprobarlas midiendo las tasas fotosintéticas de las acículas de P. hartwegii a lo largo de 2 años para poder asegurar que eso es lo que ocurre.

F. DEMOGRAFIA MODULAR

1. Modelos Matriciales

A partir de los resultados que se han presentado hasta ahora, se comprueba que los brotes de la copa de P. hartwegii pueden clasificarse por su posición en el tallo y por su crecimiento total anual. La clasificación de los brotes en los 3 tipos previamente reconocidos (punta, primarios y secundarios) permite diferenciar la contribución al crecimiento de la copa de cada una de las categorías. Para esto se desarrollaron modelos matriciales que simulan la producción de brotes. En la figura 16 se muestra la matriz de transición que se propone para describir la producción de brotes para los árboles de P. hartwegii, independientemente de la categoría de altura a la que pertenezcan. Esta matriz tiene una dimensión de 5 x 5. En ella, la diagonal principal representa la producción promedio de brotes de una categoría i en el tiempo $t + 1$ por brotes de la misma categoría presentes al tiempo t . Los valores se obtienen dividiendo el número de brotes de la categoría i que se desarrollaron durante el tiempo $t + 1$, a partir de brotes del mismo orden, entre el número de brotes de la misma categoría presentes en la copa en el tiempo o año anterior.

$$\begin{bmatrix}
 P_{0,0} & 0 & 0 & 0 & 0 \\
 P_{1,0} & P_{1,1} & 0 & 0 & 0 \\
 0 & P_{2,1} & P_{2,2} & 0 & 0 \\
 0 & 0 & P_{3,2} & P_{3,3} & 0 \\
 0 & 0 & 0 & P_{4,3} & P_{4,4}
 \end{bmatrix}
 \begin{bmatrix}
 n_{0,t} \\
 n_{1,t} \\
 n_{2,t} \\
 n_{3,t} \\
 n_{4,t}
 \end{bmatrix}
 =
 \begin{bmatrix}
 n_{0,t+1} \\
 n_{1,t+1} \\
 n_{2,t+1} \\
 n_{3,t+1} \\
 n_{4,t+1}
 \end{bmatrix}$$

En donde:

P_{ij} = Tasa de producción de brotes de orden i por brotes de orden j

$n_{i,t}$ = Número de brotes de orden i al tiempo t

$n_{i,t+1}$ = Número de brotes de orden i al tiempo $t + 1$

FIGURA 16. MODELO MATRICIAL DE LA PRODUCCIÓN DE BROTES PARA ARBOLES DE Pinus hartwegii

Similarmente la primera subdiagonal de la matriz representa la producción promedio por brote de la categoría i al tiempo t , de brotes de la categoría $i + 1$ al tiempo $t + 1$. Es decir es la producción de brotes primarios por la punta, de brotes secundarios por primarios, de brotes terciarios por secundarios y de brotes de cuarto orden por brotes terciarios. Todos los demás elementos de la matriz tienen un valor de cero, pues no se produce más que un crecimiento (o elongación de brotes) al año.

Esta matriz se multiplica por un vector, cuyos elementos corresponden al número inicial de brotes o de ramillas de cada tipo: punta, primarias, secundarias, de tercer orden y de cuarto orden. El producto de la matriz por el vector, da el número de ramillas de cada orden de brotes al siguiente año o al siguiente tiempo. Es decir, da como resultado otro vector columnar que define el cambio en el número de brotes de cada categoría al tiempo $t + 1$.

Esta matriz se desarrolló tomando como ejemplo la propuesta por Leslie (1945). Sin embargo, en ella no se consideran categorías de edad ni los elementos del primer renglón representan a las tasas reproductivas de la población para cada grupo de edad, ni los elementos de la primera subdiagonal representan a las tasas de supervivencia para cada categoría, esta matriz no cumple necesariamente con las características de la matriz de Leslie. En la matriz general

que se propone, las "fecundidades" de los brotes así como su sobrevivencia están implícitos en las tasas de producción de brotes (Pij).

Esta matriz general correspondería a árboles maduros de P. hartwegii, en los cuales ya ha habido una mayor ramificación, de tal manera que se pueden encontrar brotes de tercer y de cuarto orden. Sin embargo, como los árboles que se estudiaron eran muy jóvenes, y en sus copas todavía no se presentaban este tipo de brotes, al modelo matricial que -- describe su producción de brotes se puede observar en la fi gura 17. El modelo es básicamente el mismo, solamente que -- en vez de considerarse 5 categorías de brotes, se considera ron 3: punta, primarios y secundarios. Como ya se había di- cho anteriormente, en las últimas 2 categorías de altura si se llegaron a encontrar brotes de tercer orden pero por ser tan escasos (1 brote para la quinta categoría de altura y 3 brotes para la sexta categoría de altura), se decidió que -- sería mejor incluirlos como brotes secundarios.

Al igual que en el modelo anterior, la diagonal prin- cipal representa la permanencia en cada una de las catego- rías de brotes y la primera subdiagonal representa la tran- sición de una categoría a otra. Asimismo, esta matriz al -- multiplicarse por el vector columnar, en donde se expresan el número de brotes por categoría, dará como resultado otro vector columnar que exprese la distribución de los brotes --

$$\begin{bmatrix} P_{0,0} & 0 & 0 \\ P_{1,0} & P_{1,1} & 0 \\ 0 & P_{2,1} & P_{2,2} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n_{0,t} \\ n_{1,t} \\ n_{2,t} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} n_{0,t+1} \\ n_{1,t+1} \\ n_{2,t+1} \end{bmatrix}$$

En donde:

Para la matriz:

P_{ij} = Tasa de producción de brotes de orden i por brotes de orden j

$P_{ij} = \frac{\text{Brotes de orden } i \text{ al tiempo } t}{\text{Brotes de orden } j \text{ al tiempo } t - 1}$

Para el vector columnar:

$n_{i,t}$ = Número de brotes de orden i al tiempo t

$n_{i,t+1}$ = Número de brotes de orden i al tiempo $t + 1$

FIGURA 17. MODELO MATRICIAL DE LA PRODUCCION DE BROTES PARA ARBOLES JOVENES (6 a 20 años) DE Pinus hartwegii

por categoría, a la siguiente generación o a la siguiente época de crecimiento.

Por otro lado, dado que los brotes de la punta tenían un comportamiento tan contrastante y diferente a los brotes primarios y secundarios, y considerando que esta categoría (ramillas punta), de acuerdo a como se analizó la información para describir el crecimiento de la copa, incluía tanto al brote líder como a los brotes primarios que el líder había producido durante la época de crecimiento, se consideró una nueva categoría, llamada de brotes primarios-punta, la cual se incluyó en el modelo matricial como se puede ver en la figura 18. Este modelo sigue siendo básicamente el mismo, solamente que ahora en vez de tener una matriz de 3×3 , se tiene una de 4×4 cuyos elementos son equivalentes. Lo único que cambia es que los brotes primarios que antes estaban agrupados en una sola categoría ahora se encuentran divididos en dos categorías: los brotes primarios propiamente dichos y los brotes primarios-punta (brotes primarios que recién proceden de la punta).

En la figura 18, nuevamente la diagonal principal representa la permanencia en cada clase de brote. El cero que aparece en la segunda columna y segundo renglón, sobre la diagonal principal, se debe a que los brotes primarios-punta no tienen ninguna posibilidad de producir brotes de la misma categoría, ya que a la siguiente época de crecimiento -

$$\begin{bmatrix} P_{0,0} & 0 & 0 & 0 \\ P_{1,0} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_{2,1} & P_{2,2} & 0 \\ 0 & P_{3,1} & P_{3,2} & P_{3,3} \end{bmatrix}
 \begin{bmatrix} n_{0,t} \\ n_{1,t} \\ n_{2,t} \\ n_{3,t} \end{bmatrix}
 =
 \begin{bmatrix} n_{0,t+1} \\ n_{1,t+1} \\ n_{2,t+1} \\ n_{3,t+1} \end{bmatrix}$$

En donde:

Para la matriz:

P_{ij} = Tasa de producción de brotes de orden i por brotes de orden j

P_{ij} = $\frac{\text{Brotes de orden } i \text{ al tiempo } t}{\text{Brotes de orden } j \text{ al tiempo } t - 1}$

Para el vector columnar:

$n_{i,t}$ = Número de brotes de orden i al tiempo t

$n_{i,t+1}$ = Número de brotes de orden i al tiempo $t + 1$

FIGURA 18. MODELO MATRICIAL DE LA PRODUCCION DE BROTES PARA ARBOLES DE Pinus hartwegii, CONSIDERANDO QUE LOS BROTES PRODUCIDOS POR LA PUNTA EN LA EPOCA DE CRECIMIENTO ANTERIOR FORMAN UNA CATEGORIA DIFERENTE

todos ellos habrán pasado a formar ramillas primarias que eventualmente se desarrollarán en ramas laterales.

La primera subdiagonal y segunda subdiagonales representan la transición de una categoría a otra. En la segunda subdiagonal el único elemento que tiene un valor diferente de cero representa la transición de los brotes primarios punta a brotes secundarios. Al igual que en los modelos anteriores, todos los demás elementos de la matriz tienen un valor de cero.

El multiplicar la matriz por un vector columnar también da como resultado la distribución de los diferentes tipos de brotes en las diferentes categorías al tiempo $t + 1$.

Se construyeron los dos modelos matriciales anteriores para cada categoría de altura y con ellos se simuló el crecimiento de la copa para varias épocas de crecimiento.

2. Simulación del Crecimiento de la Copa.

Los modelos matriciales en donde se consideran 3 y 4 categorías de brotes para los 10 árboles de la primera categoría de altura se muestran en la figura 19. Si multiplicamos la primera matriz por el vector inicial podemos ver, a partir del vector resultante, que la punta siempre será reemplazada por otra punta; y por tanto, su valor siempre

Considerando 3 categorías

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 3.600 & 0.913 & 0 \\ 0 & 0.500 & 0.750 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 \\ 20.33 \\ 11.48 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 \\ 22.16 \\ 18.78 \end{bmatrix}$$

Considerando 4 categorías

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 3.600 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.950 & 0.880 & 0 \\ 0 & 0.700 & 0.350 & 0.750 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 \\ 3.6 \\ 16.73 \\ 11.48 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 \\ 3.6 \\ 18.14 \\ 16.98 \end{bmatrix}$$

FIGURA 19. Modelo matricial de la producción de brotes para los árboles de la primera categoría de altura (0.25-0.75 m).

será de 1. Por otro lado, se ve que los brotes primarios -- siempre aumentan en menor proporción que los brotes secundarios, ya que de un número inicial de 20.33, a la siguiente generación aumentan solamente a 22.16 primarios; mientras que los brotes secundarios aumentan de 11.48 a 18.78 brotes.

Lo mismo se puede decir a partir de la matriz en donde se consideran 4 categorías de brotes, solamente que en este caso son dos los valores que permanecen constantes. La punta solamente puede ser reemplazada por otra punta y como el número de brotes primarios punta que se producen son en promedio 3.6, al siguiente año la punta igualmente habrá -- producido 3.6 brotes primarios-punta.

Si asumimos que los árboles de esta categoría de altura crecen con los valores calculados para las matrices, veremos que, después de varias generaciones; es decir, después de multiplicar la matriz original por cada vector resultante, tendremos (como se puede ver en la tabla 9) que la punta siempre será única y mantendrá así la dominancia apical del árbol. Si observamos la tabla para los tiempos 5 y 15 obtendremos que el número de brotes aumentan en menor proporción que los brotes secundarios (como ya se había mencionado en el párrafo anterior). Ahora bien, si observamos la tabla al tiempo 19 y 20, veremos que los brotes prácticamente ya no incrementan en número; y se puede apreciar que los valores son casi los mismos, por lo que la copa eventual

TABLA No. 9. DISTRIBUCIONES DE LOS DIFERENTES TIPOS DE BROTES
 CON RESPECTO AL TIEMPO, ESTIMADAS A PARTIR DE LAS MATRI-
 CES DE TRANSICIÓN PROPUESTAS PARA LOS ARBOLES DE LA PRI-
 MERA CATEGORIA DE ALTURA.

TIPO DE BROTES	T I E M P O (años)					
	0	5	10	15	19	20
Considerando 3 categorías:						
PUNTA	1	1	1	1	1	1
PRIMARIOS	20.33	28.02	32.90	36.00	37.64	37.97
SECUNDARIOS	11.48	40.20	56.38	66.18	71.26	72.27
Considerando 4 categorías:						
PUNTA	1	1	1	1	1	1
PRIMARIOS-PUNTA	3.6	3.6	3.6	3.6	3.6	3.6
PRIMARIOS	16.73	22.28	25.23	26.77	27.46	27.58
SECUNDARIOS	11.48	31.63	40.76	45.22	47.15	47.49

mente ya no seguirá creciendo. Para que ésta crezca es necesario que los valores de la matriz cambien. Lo cual efectivamente sucede, ya que sus valores son diferentes para cada categoría de altura.

Los modelos matriciales de los árboles de la segunda categoría de altura, se presentan en la figura 20. Todos los elementos de las matrices de estos árboles, a excepción de los de la primera columna brotes de la punta y brotes primarios que ésta produce, presentan valores menores que los que se calcularon para los árboles de la primera categoría de altura. Esta disminución en las contribuciones al crecimiento de la copa trae como consecuencia, una disminución del número de brotes. En la matriz en donde se consideran 3 categorías de brotes podemos ver, a partir del vector resultante, que la punta, al igual que en la primera categoría, es reemplazada por otra punta; sin embargo los brotes primarios decrecieron de 28 a 23.6, al igual que lo que ocurre en la matriz de 4 categorías, los brotes primarios decrecen de 23.2 a 18.92. Esta disminución no se presenta para los brotes secundarios, ni en la primera matriz (de 10.8 aumentan de 10.8 a 13). Sin embargo, los brotes secundarios no pueden incrementarse si los brotes primarios están disminuyendo ya que la mayor producción de brotes secundarios es a partir de los primarios, debido a que la producción de secundarios por brotes de su misma categoría es muy baja (0.400). Esto se puede comprobar cuando se generan distribuciones de

Considerando 3 categorías

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 4 & 0.700 & 0 \\ 0 & 0.367 & 0.400 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 \\ 28 \\ 10.8 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 \\ 23.6 \\ 14.6 \end{bmatrix}$$

Considerando 4 categorías

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 4 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.800 & 0.650 & 0 \\ 0 & 0.600 & 0.250 & 0.400 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 \\ 4.8 \\ 23.2 \\ 10.8 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 \\ 4 \\ 18.92 \\ 13 \end{bmatrix}$$

FIGURA 20. MODELO MATRICIAL DE LA PRODUCCION DE BROTES PARA LOS ARBOLES DE LA SEGUNDA CATEGORIA DE ALTURA (0.76-1.25 m)

TABLA No. 10. DISTRIBUCIONES DE LOS DIFERENTES TIPOS DE BROTES
 CON RESPECTO AL TIEMPO, ESTIMADAS A PARTIR DE LAS MATRI-
 CES DE TRANSICION PROPUESTAS PARA LOS ARBOLES DE LA SE-
 GUNDA CATEGORIA DE ALTURA.

TIPO DE BROTES	T I E M P O (años)					
	0	5	10	15	19	20
Considerando 3 categorías:						
PUNTA	1	1	1	1	1	1
PRIMARIOS	28	15.80	13.75	13.41	13.35	13.35
SECUNDARIOS	10.80	11.01	8.66	8.24	8.18	8.17
Considerando 4 categorías:						
PUNTA	1	1	1	1	1	1
PRIMARIOS-PUNTA	4.8	4	4	4	4	4
PRIMARIOS	23.20	10.89	9.34	9.17	9.15	9.15
SECUNDARIOS	10.80	9.44	8.01	7.83	7.82	7.82

los diferentes tipos de brotes con respecto al tiempo, después de multiplicar la matriz por los vectores resultantes, (tabla 10.). Si observamos esta tabla a los tiempos 10 y 15 tendremos que tanto los brotes primarios como los secundarios han disminuido en número con respecto al número de brotes que había en el momento inicial (tiempo 0). Para los tiempos 19 y 20 los valores de los diferentes tipos de brotes se mantienen aproximadamente constantes. Esto quiere decir que la copa de los árboles que se encuentran en esta categoría disminuye su tamaño o bien permanece del mismo tamaño.

Algo similar a lo descrito anteriormente ocurre con los árboles que pertenecen a la tercera categoría de altura (figura 2¹). A pesar de que los valores de producción de brotes son mayores a los que presentan los elementos de las matrices de los árboles de la segunda categoría de altura; su comportamiento es exactamente el mismo. Cuando se multiplican las matrices originales por su vector inicial, se obtiene un decremento en el número de brotes primarios (de 24.8 disminuye a 23.5 para la matriz de 3×3) y cuando se observa lo que ocurre después de varias generaciones se tiene que el número de brotes primarios y secundarios va disminuyendo paulatinamente (tabla 11). Esta disminución en las diferentes proporciones de brotes se presenta ya sea considerando 3 categorías de brotes o bien considerando 4 categorías de brotes. Si las matrices conservaran estos valores

Considerando 3 categorías

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 1.800 & 0.875 & 0 \\ 0 & 0.594 & 0.769 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 \\ 24.80 \\ 32.20 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 \\ 23.50 \\ 39.49 \end{bmatrix}$$

Considerando 4 categorías

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 1.800 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.900 & 0.860 & 0 \\ 0 & 0.900 & 0.450 & 0.770 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 \\ 4 \\ 20.80 \\ 32.20 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 \\ 1.80 \\ 21.49 \\ 37.75 \end{bmatrix}$$

FIGURA 21. MODELO MATRICIAL DE LA PRODUCCION DE BROTES PARA LOS ARBOLES DE LA TERCERA CATEGORIA DE ALTURA (1.26-1.75 m)

TABLA No. 11. DISTRIBUCIONES DE LOS DIFERENTES TIPOS DE BROTES CON RESPECTO AL TIEMPO, ESTIMADAS A PARTIR DE LAS MATRICES DE TRANSICION PROPUESTAS PARA LOS ARBOLES DE LA TERCERA CATEGORIA DE ALTURA.

TIPO DE BROTES	T I E M P O (años)					
	0	5	10	15	19	20
Considerando 3 categorías:						
PUNTA	1	1	1	1	1	1
PRIMARIOS	24.80	19.74	17.14	15.81	15.23	15.13
SECUNDARIOS	32.20	49.95	47.81	43.68	41.22	40.74
Considerando 4 categorías:						
PUNTA	1	1	1	1	1	1
PRIMARIOS-PUNTA	4	1.8	1.8	1.8	1.8	1.8
PRIMARIOS	20.80	16.70	13.98	12.71	12.19	12.10
SECUNDARIOS	32.20	42.21	38.19	34.39	32.44	32.08

las copas de estos árboles no crecerían, aunque esto no es necesariamente implica que no hubiera un incremento en biomasa leñosa; ya que de acuerdo con el modelo de tubos (Shinozaki et. al. 1964 a y b) el volúmen del tronco puede aumentar aunque no haya un cambio neto en el tamaño de la copa.

Los resultados que se obtuvieron para la cuarta categoría de altura se muestran en la figura 22 y en la tabla 12. De acuerdo con la figura podemos observar que, contrariamente a lo que se encontró para la categoría II y III, los brotes secundarios decrecen en mayor proporción que los brotes primarios; ya que a partir del vector resultante en donde se consideran 3 categorías, los brotes secundarios decrecen de 78.2 a 69.82, mientras que los primarios decrecen de 27.8 a 27.3; lo mismo sucede cuando se consideran 4 categorías de brotes. La explicación a este tipo de resultados es que tal vez los árboles que se encuentran en las categorías de altura II y III requieren de los productos fotosintéticos producidos por el follaje para incrementar el volúmen del tronco. Si así fuera, la mayor producción de los fotosintatos estaría determinada por el follaje de los brotes secundarios y conforme el árbol creciera y cambiara de categoría de altura, llegaría un momento en que la cantidad de brotes primarios (que son los que principalmente dan origen a los secundarios) ya no sería suficiente para que los brotes, secundarios, se siguieran produciendo a partir de la ramifica

Considerando 3 categorías

$$\begin{bmatrix} 1 \\ 4 \\ 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0.838 & 0 \\ 0.486 & 0.720 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 \\ 27.80 \\ 78.20 \end{bmatrix}$$

Considerando 4 categorías

$$\begin{bmatrix} 1 \\ 4 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0.780 & 0 \\ 1.100 & 0.260 & 0.720 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 \\ 4 \\ 23.80 \\ 78.20 \end{bmatrix}$$

FIGURA 22. MODELO MATRICIAL DE LA PRODUCCION DE BROTES PARA LOS ARBOLES DE LA CUARTA CATEGORIA DE ALTURA (1.76-2.25 m)

TABLA No. 12. DISTRIBUCIONES DE LOS DIFERENTES TIPOS DE BROTES
 CON RESPECTO AL TIEMPO, ESTIMADAS A PARTIR DE LAS MATRI-
 CES DE TRANSICION PROPUESTAS PARA LOS ARBOLES DE LA CUAR-
 TA CATEGORIA DE ALTURA.

TIPO DE BROTES	T I E M P O (años)					
	0	5	10	15	19	20
Considerando 3 categorías:						
PUNTA	1	1	1	1	1	1
PRIMARIOS	27.80	25.97	25.22	24.91	24.80	24.78
SECUNDARIOS	78.20	52.50	45.88	43.91	43.34	43.26
Considerando 4 categorías:						
PUNTA	1	1	1	1	1	1
PRIMARIOS-PUNTA	4	4	4	4	4	4
PRIMARIOS	23.80	19.80	18.64	18.31	18.23	18.22
SECUNDARIOS	78.20	43.79	35.42	33.33	32.85	32.79

ción de estos. Por lo que cuando los árboles alcanzan la 4a. categoría de altura éstos deberán de invertir una mayor cantidad de energía en la producción de brotes primarios, y a ello se debe que los brotes secundarios disminuyan en mayor proporción que los primarios para esta categoría.

Si lo anterior sucede es lógico suponer que la tasa de producción de brotes que se presentan en los modelos matriciales para la cuarta categoría tendrán que cambiar al siguiente año, ya que de otra manera ocurriría lo mismo que en las demás categorías y la copa tendería a ir disminuyendo año con año.

Los resultados para los árboles de la quinta categoría de altura se muestran en la figura 23. En este caso uno de los cinco árboles perdió la punta cuando se inició la época de crecimiento y a ello se debe que los valores para el primer elemento de las matrices sea de 0.8. El hecho de que la probabilidad de que la punta se reemplace a sí misma sea de 0.8 traería como consecuencia la muerte del árbol -- (tabla 13), pues ello significaría que la contribución de la punta al crecimiento total de la copa fuera demasiado pequeña. Esto puede ciertamente ocurrir en algunos árboles, más no en un árbol sano creciendo vigorosamente y que pretende representar a aquellos sobrevivientes con una esperanza de vida alta. A partir de la tabla se puede ver como a cada intervalo de tiempo, la producción de brotes decrece

Considerando 3 categorías

$$\begin{bmatrix} 0.800 & 0 & 0 \\ 3 & 0.765 & 0 \\ 0 & 0.588 & 0.710 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 0.80 \\ 29.20 \\ 88.80 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0.64 \\ 24.74 \\ 80.22 \end{bmatrix}$$

Considerando 4 categorías

$$\begin{bmatrix} 0.800 & 0 & 0 & 0 \\ 3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0.670 & 0 \\ 0 & 1.500 & 0.210 & 0.710 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 0.80 \\ 3.40 \\ 25.80 \\ 88.80 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0.64 \\ 2.40 \\ 20.69 \\ 73.57 \end{bmatrix}$$

FIGURA 23. MODELO MATRICIAL DE LA PRODUCCION DE BROTES PARA LOS ARBOLES DE LA QUINTA CATEGORIA DE ALTURA (2.50-3.50 m)

de una manera muy acelerada de tal forma que para el tiempo 20 prácticamente ya no se producen brotes. Este descenso en la producción de brotes es más notable cuando se consideran 4 categorías de brotes, ya que la mayor producción de brotes primarios está determinada por la punta de tal manera que - conforme la punta "va disminuyendo", el número de brotes - primarios-punta que produce a su vez también disminuye, y como la producción de brotes secundarios depende del número de brotes primarios que haya, también disminuye el número de brotes secundarios. Este comportamiento de la copa de P. hartwegii se debe precisamente a la dominancia apical que ejerce el brote líder sobre las ramas laterales, a las cuales mantiene parcialmente supresas en su producción de brotes. Existe la evidencia de que el número de yemas laterales que se forman dependen de la actividad que mantiene el ápice vecino terminal (Brown et al., 1967; Cannell, 1974). Como en este caso la producción de brotes secundarios depende de la producción que haya de brotes primarios, la cual a su vez depende de la actividad del brote líder, y como la probabilidad de que el brote líder se mantenga como tal tiende a ser cero (tabla 13); entonces la copa del árbol tenderá a morir cuando se pierda el brote líder del árbol.

Sin embargo, cuando se muere el brote líder ya sea por depredación o por traumatismo, alguno de los brotes primarios-punta reemplaza a éste, de manera que la dominancia apical del árbol nunca se pierde. Esto se encontró para el

TABLA No. 13. DISTRIBUCIONES DE LOS DIFERENTES TIPOS DE BROTES CON RESPECTO AL TIEMPO, ESTIMADAS A PARTIR DE LAS MATRICES DE TRANSICION PROPUESTAS PARA LOS ARBOLES DE LA QUINTA CATEGORIA.

TIPO DE BROTES	T I E M P O (años)					
	0	5	10	15	19	20
Considerando 3 categorías:						
PUNTA	0.80	0.26	0.09	0.03	0.006	0.005
PRIMARIOS	29.20	12.16	4.68	1.76	0.73	0.58
SECUNDARIOS	88.80	47.65	21.23	8.62	4.01	3.28
Considerando 4 categorías:						
PUNTA	0.80	0.26	0.09	0.03	0.006	0.005
PRIMARIOS-PUNTA	3.40	0.99	0.33	0.12	0.06	0.06
PRIMARIOS	25.80	8.00	2.56	0.86	0.35	0.29
SECUNDARIOS	88.80	32.22	10.96	3.70	1.54	1.26

árbol que perdió la punta durante el estudio ya que al final de la época de crecimiento este árbol ya presentaba un brote líder en su copa. Por esta razón el modelo matricial se reconsideró y se le dió el valor de 1 al primer elemento de las matrices como se puede ver en la figura 24. Con este nuevo valor se obtuvo la distribución de los brotes con respecto al tiempo para los árboles de la quinta categoría de altura.

De acuerdo con la tabla 14, se puede ver que nuevamente la producción de brotes decrece al igual de lo que sucede para las categorías de altura II y III. Sin embargo, algo curioso es que la edad promedio de los árboles de esta categoría de altura es la misma que la edad promedio de los árboles de la cuarta categoría de altura, que es de 16.4 años (tabla 3), mientras que la altura de los árboles difiere, entre ambas categorías, por un metro en promedio. Estos resultados apoyan lo que se había discutido anteriormente al tratar de explicar la mayor producción en el número de brotes primarios que se habían obtenido para la cuarta categoría, en el sentido de que los árboles dedican su energía para la producción de brotes primarios, los cuales se requieren para que el tallo principal se elongue; y una vez que éste haya incrementado en longitud se empiezan a producir los brotes secundarios ramificándose así, la copa para producir los nutrientes que se necesitan para que el tronco incremente en volumen.

Los resultados que se obtuvieron para los árboles de la

Considerando 3 categorías

$$\begin{bmatrix} 1 \\ 3 \\ 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0.765 & 0 \\ 0.588 & 0.710 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 \\ 29.20 \\ 88.80 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 \\ 25.95 \\ 80.69 \end{bmatrix}$$

Considerando 4 categorías

$$\begin{bmatrix} 1 \\ 3 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0.670 & 0 \\ 1.500 & 0.210 & 0.710 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 \\ 3.40 \\ 25.80 \\ 88.80 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 \\ 3 \\ 20.69 \\ 73.57 \end{bmatrix}$$

FIGURA 24. MODELO MATRICIAL DE LA PRODUCCION DE BROTES PARA LOS ARBOLES DE LA QUINTA CATEGORIA DE ALTURA (2.50-3.50 m), UNA VEZ QUE LA PUNTA SE HA REEMPLAZADO POR UN BROTE PRIMARIO-PUNTA

TABLA No. 14. DISTRIBUCIONES DE LOS DIFERENTES TIPOS DE BROTES -
 CON RESPECTO AL TIEMPO, ESTIMADAS A PARTIR DE LAS MATRICES
 DE TRANSICION PROPUESTAS PARA LOS ARBOLES DE LA QUINTA CA-
 TEGORIA DE ALTURA UNA VEZ QUE LA PUNTA HA SIDO REEMPLAZADA
 POR UN BROTE PRIMARIO-PUNTA.

TIPO DE BROTES	T I E M P O (años)					
	0	5	10	15	19	20
Considerando 3 categorías:						
PUNTA	1	1	1	1	1	1
PRIMARIOS	29.20	17.28	13.95	13.07	12.87	12.84
SECUNDARIOS	88.80	52.27	34.58	28.48	26.83	26.62
Considerando 4 categorías:						
PUNTA	1	1	1	1	1	1
PRIMARIOS-PUNTA	3.40	3	3	3	3	3
PRIMARIOS	25.80	11.43	9.40	9.13	9.10	9.10
SECUNDARIOS	88.80	38.38	25.59	22.80	22.29	22.24

sexta categoría de altura se muestran en la figura 25. En este caso, a diferencia de lo que ocurría para las categorías de altura II, III, IV y V, hay un incremento en el número de brotes que se producen (primarios y secundarios), el cual se mantiene con el transcurso del tiempo, como se puede ver en la tabla 15. En esta tabla se puede apreciar que la producción de brotes secundarios es proporcionalmente mayor que la producción de brotes primarios. Como ocurría para la categoría de altura I.

Los resultados que se obtuvieron a partir de los modelos matriciales y de las simulaciones del crecimiento de la copa a través de la producción de brotes sugieren que los árboles pequeños correspondientes a la primera categoría de altura, (0.25 a 0.75 m y con una edad promedio de 6.2 años) que se encuentran compitiendo en el estrato herbáceo, requieren de una gran producción de brotes y de una copa vigorosa para poder emerger de éste. Una vez que logran sobrepasar a la vegetación que compite con ellos, los árboles utilizan sus recursos para incrementar su altura, para ello la copa deja de ramificarse como sucede en las categorías II, III, IV y V (0.76 a 3.50 m y con una edad entre 10 y 17 años). Ya que los árboles han alcanzado cierta altura (3.51 a 4.50 m), nuevamente empiezan a producir brotes de una manera más acelerada para evitar la sobreposición del follaje con copas de otros árboles, como sucede para los árboles de la VI categoría de altura

Considerando 3 categorías

$$\begin{bmatrix} 1 \\ 3.600 \\ 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0.940 & 0 \\ 1.250 & 0.810 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 \\ 37.80 \\ 169.00 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 \\ 39.02 \\ 184.82 \end{bmatrix}$$

Considerando 4 categorías

$$\begin{bmatrix} 1 \\ 3.600 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0.900 & 0.950 & 0 \\ 1.800 & 1.000 & 0.810 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 \\ 3.80 \\ 34.00 \\ 169.00 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 \\ 3.60 \\ 35.72 \\ 177.73 \end{bmatrix}$$

FIGURA 25. MODELO MATRICIAL DE LA PRODUCCION DE BROTES PARA LOS ARBOLES DE LA SEXTA CATEGORIA DE ALTURA (3.51-4.50 m)

TABLA No. 15. DISTRIBUCIONES DE LOS DIFERENTES TIPOS DE BROTES CON RESPECTO AL TIEMPO, ESTIMADAS A PARTIR DE LAS MATHESIS DE TRANSICION PROPUESTAS PARA LOS ARBOLES DE LA SEXTA CATEGORIA DE ALTURA.

TIPO DE BROTES	T I E M P O					
	0	5	10	15	19	20
Considerando 3 categorías:						
PUNTA	1	1	1	1	1	1
PRIMARIOS	37.80	43.17	47.04	49.85	51.52	51.87
SECUNDARIOS	169.00	235.45	279.09	309.08	326.52	326.52
Considerando 4 categorías:						
PUNTA	1	1	1	1	1	1
PRIMARIOS-PUNTA	3.8	3.6	3.6	3.6	3.6	3.6
PRIMARIOS	34.00	41.11	46.46	50.62	53.25	53.83
SECUNDARIOS	169.00	210.39	245.75	273.36	292.87	296.95

(19.6 años en promedio). Estos resultados concuerdan con lo que obtuvo Mitchell (1974) para Pseudotsuga menziesii, ya que él encontró que existe un rápido incremento en la producción de yemas terminales en etapas tempranas del desarrollo de los árboles (árboles de 4 a 7 años) y que con la edad disminuye esta capacidad de producción de yemas (tabla 2). Asimismo, los resultados obtenidos para P. hartwegii también concuerdan con los que obtuvieron Cochrane y Ford (1978) para Picea sitchensis. Ellos proponen que existen 3 fases en el desarrollo del dosel de una plantación de árboles de esta especie durante los primeros 15 años: un período inicial durante el cual el incremento en altura es muy pequeños y donde se presenta una gran sobreposición del follaje (1 a 6 años); un segundo período durante el cual el incremento en altura es muy acelerado (7 a 11 años) y un tercer período durante el cual se presenta un incremento promedio estable en altura y del cual dependerá, por la producción de brotes en la copa, la jerarquía que alcance el árbol dentro de la plantación. Estas 3 fases aparentemente también se presentan en el desarrollo de la copa y en el crecimiento de P. hartwegii. Lo que habría que verificar es lo que está ocurriendo con los árboles de las categorías intermedias (II, III, IV y V) en cuanto a su crecimiento en altura y en cuanto a su crecimiento radial. Para ello habría que analizar detalladamente como ha sido el cambio en el volumen del tronco de estos árboles y correlacionarlo con la dinámica de la copa.

Por otro lado, a partir de los resultados que se obtuvieron al simular el crecimiento de la copa multiplicando las matrices por sus vectores resultantes para obtener la distribución de los brotes a diferentes tiempos, se puede decir que las proporciones de cada tipo de brotes siempre fueron muy variables entre categorías de brotes. De tal manera que la punta siempre mantuvo una probabilidad de permanencia dentro de su clase igual a la unidad (con excepción de los casos en que se llegaron a morir los brotes líder de algunos árboles, los cuales para el final de la época de crecimiento ya habían sido reemplazados por algún brote primario-punta). Es decir, que la punta siempre mantuvo la dominancia apical del árbol y por ello siempre fue única. Debido a esto y a que las proporciones de brotes primarios y secundarios varían enormemente (decreciendo o aumentando) de manera desproporcionada con respecto a la punta, la copa no es capaz de alcanzar una estructura estable de brotes de manera natural.

Hay ciertas evidencias teóricas de que la estructura estable no se alcanza durante la vida de un árbol. Esto se comprueba cuando los modelos matriciales se multiplican por sí mismos 512 veces, dando como resultado una matriz de menor rango, en donde el primer elemento de la primera columna representa el autovalor correspondiente y todos los elementos de esta columna representan a los autovectores que describen la distribución de brotes para cada tipo (punta, primarios-punta, -

primarios y secundarios) una vez que se ha alcanzado la estructura estable de la población de brotes. Esto se presenta con más detalle en los Apéndices C y D.

De acuerdo con lo que predicen estos modelos, el autovector correspondiente a la distribución estable (λ) tiene un valor de 1. Esto significa que la tasa de crecimiento de la copa sería igual a cero, cuando se alcanzase la estructura estable, después de aproximadamente 500 épocas de crecimiento. Sin embargo, ésto no ocurre de manera natural, ya que los pinos no viven durante tanto tiempo.

El hecho de que la copa de P. hartwegii no alcance la estabilidad, quiere decir que durante su crecimiento, la producción de brotes es muy cambiante. A ello se debe que las tasas de producción de brotes calculadas para cada categoría sólo describan el comportamiento de las ramillas para esa categoría. Es decir, que cada categoría de altura tiene un comportamiento demográfico característico y exclusivo. Esto se verifica cuando se observa la distribución de la población de brotes (auto-vectores) por categoría de altura, que se obtuvo a partir de la simulación del crecimiento de la copa (tabla 16). En esta tabla se puede ver como van cambiando las proporciones de cada tipo de ramilla en las diferentes categorías de altura y que concuerdan con las 3 fases de formación del dosel del bosque que se discutieron anteriormente. Esto es, que las copas de los

TABLA No. 16. DISTRIBUCION DE LA POBLACION DE BROTES (AUTOVECTORES) DE Pinus hartwegii, POR CATEGORIA DE ALTURA UNA VEZ QUE SE HA ALCANZADO LA DISTRIBUCION ESTABLE DE BROTES, DE ACUERDO CON LO QUE PREDICEN LOS MODELOS MATRICIALES.

TIPO DE BROTES	CATEGORIAS DE ALTURA					
	I	II	III	IV	V	VI
PUNTA	1	1	1	1	1	1
PRIMARIOS-PUNTA	3.60	4	1.80	4	3	3.60
PRIMARIOS	28.50	9.14	11.57	18.18	11.51	65.62
SECUNDARIOS	49.98	7.82	29.68	32.60	27.99	346.22

árboles que constituyen las categorías de altura I y VI son - comparativamente más vigorosos que los árboles de las categorías de altura II, III, IV y V.

A su vez, se puede observar como se pierde la importancia de la punta conforme los árboles incrementan en edad, de tal manera que cuando éstos alcanzan la sexta categoría de altura, la punta es desmesuradamente menor en proporción, a la cantidad de brotes secundarios; los cuales incrementan de manera masiva. Esto confirma que la dominancia apical en P. hartwegii, se pierde conforme el árbol envejece y que las predicciones de estabilidad que se obtienen a partir de los modelos matriciales dependen del grado de ramificación de la copa.

Ya para finalizar, se puede considerar que estos resultados concuerdan con los que Maillette (en prensa b) obtuvo para Betula pendula, una especie que no presenta dominancia apical. Ella encontró que existía una distribución estable de brotes dentro de la copa de árboles que presentaban brotes hasta de séptimo orden y cuyas alturas eran de 4, 6 y 10 m. En el caso de esta especie su copa se encuentra mucho más ramificada que la de P. hartwegii y a eso se debe que la población de brotes sea capaz de alcanzar una estructura estable. Por lo anterior se puede afirmar que la tendencia hacia la estabilidad de la población de brotes depende del grado de ramificación de la copa y de la pérdida y/o ausencia del fenómeno de dominancia apical.

VIII. CONCLUSIONES

La idea de considerar a una planta como una población de partes representa una forma diferente de analizar el crecimiento vegetal y permite una mayor comprensión de las respuestas que presentan las plantas a distintos factores ambientales.

Las principales conclusiones que se derivan del análisis fenológico de la copa de Pinus hartwegii son:

1. Los brotes de la copa de los árboles de esta especie presentan un tipo de crecimiento fijo (Lanner, 1976), ya que éstos se producen anualmente como el resultado de la elongación de una yema que ha pasado por un período de latencia durante el invierno, para formar un brote durante la primavera.

2. El período de latencia de P. hartwegii no se prolonga por más de una época de crecimiento.

3. Los árboles jóvenes (1 a 20 años) producen únicamente brotes primarios y secundarios dentro de su copa y conforme aumentan su edad producen una mayor cantidad de brotes de tercer y de cuarto orden. El aumento en la producción de brotes cortos dentro de la copa trae como consecuencia una pérdida paulatina de la dominancia apical; esto se manifiesta como un cambio en la forma de la copa: de una forma cónica en los árboles jóvenes, ésta pasa a ser esférica en árboles vie-

jos.

4. El patrón de ramificación de P. hartwegii es un patrón excurrente (Brown et al., 1967); ya que el brote líder del tallo principal ejerce una marcada dominancia apical sobre el resto de los brotes sobrepasando en crecimiento a las ramas laterales que se encuentran por debajo de éste.

A partir del análisis metapoblacional del crecimiento de la copa de P. hartwegii, se puede concluir:

1. La forma de los pinos está determinada por la proporción de brotes que nacen y mueren. Estos cambios en el número de brotes, a su vez, están determinados por variaciones genéticas, por variaciones físicas entre cada época de crecimiento, por la edad y la posición de las ramillas dentro de la copa y por la edad del árbol.

2. El crecimiento de las partes de una copa se puede ajustar a una curva de crecimiento logístico. Para el caso de los brotes de P. hartwegii, el crecimiento en un inicio es muy rápido y después se hace más lento hasta que los brotes alcanzan un tamaño estable.

3. Los brotes de la copa de esta especie presentan un comportamiento demográfico característico dependiendo de su funcionalidad dentro de la copa. El crecimiento y la produc-

ción de brotes es mucho más vigorosa en la punta de los árboles que en cualquier rama lateral. La diferencia primordial en el comportamiento de los brotes está determinada por la longitud ó el tamaño máximo que alcanzan al desarrollarse y no porque presenten tasas de crecimiento diferentes.

Estas diferencias en el crecimiento de los brotes, se deben tal vez, a la producción diferencial de hormonas del crecimiento que se están formando durante la elongación de los brotes; aunque para poder afirmar ésto con toda certeza habría que estudiar la fisiología de los brotes.

4. Las acículas presentan un esperanza de vida de 2 --- años. La caída del follaje ocurre antes de iniciarse la época de crecimiento subsecuente a estos 2 años de vida de las acículas, y es repentina y no sigue ningún patrón.

Con relación a los modelos matriciales que describen la producción de brotes de la copa de P. hartwegii, se puede decir que las tendencias que predicen éstos; se pueden interpretar morfológica y ecológicamente:

1. A través de los modelos se concluye que la producción de brotes cortos es mayor a medida que los árboles crecen, y debido a estos cambios en las proporciones del tipo de brotes y a la fuerte dominancia apical que ejerce el brote líder; la copa de P. hartwegii no alcanza una estructura estable de brotes de manera natural.

2. A partir de las diferencias que se presentan en la -- producción de brotes por categoría de altura, se puede concluir que P. hartwegii presenta varias fases en su patrón de ramificación para la formación del dosel del bosque. En árboles pequeños, de 1 a 6 años de edad, se presenta una gran producción de brotes anuales largos en la copa y una retención del follaje por más de 2 años. Este desarrollo vigoroso de la copa, les permite a estos árboles lograr sobrepasar a la vegetación que compite con ellos y emerger del estrato herbáceo.

La siguiente fase en la formación del dosel en la comunidad comienza cuando los árboles, con una edad de 10 a 17 años, disminuyen su producción de brotes en la copa, probablemente invirtiendo sus recursos energéticos en el crecimiento longitudinal y en el incremento en biomasa leñosa. Esto habría que analizarlo mediante el estudio del crecimiento en el tronco.

Una vez que los árboles han alcanzado una edad aproximada de 20 años; el follaje de éstos empieza a sobreponerse de manera que, la siguiente fase en la formación del dosel del bosque incluiría una aceleración en la producción de brotes dentro de la copa de estos árboles para evitar la sobreposición del follaje.

Finalmente, habría que considerar que los modelos matriciales presentan las siguientes limitaciones:

1. En el cálculo de las tasas de producción de brotes no se consideran las varianzas que hay alrededor de estos datos.
2. Son modelos en donde se utilizan valores discretos, - por lo que un ligero cambio en las tasas de producción modifican considerablemente el comportamiento de la población de brotes y
3. Estos modelos resumen el crecimiento de un árbol solamente para un tiempo específico, y en este caso para una sola época de crecimiento.

Por lo que si se pretende predecir de una manera más real lo que está ocurriendo con la dinámica de la copa de P. hartwegii, habrá que superar las restricciones implícitas en estos modelos.

IX. BIBLIOGRAFIA

- Abul-Fatih, H.A. y F.A. Bazzaz. 1980. The biology of Ambrosia trifida L. IV. Demography of plants and leaves. New Phytol., 84: 107-111.
- Anaya L., A.L. 1962. Estudio de las relaciones entre la vegetación forestal, el suelo y algunos factores climáticos en seis sitios del declive occidental - del Iztaccíhuatl. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. U.N.A.M.
- Bazzaz, F.A. y J.L. Harper. 1977. Demographic analysis of the growth of Linum usitatissimum. New Phytol., 78: 193-208.
- Bell, A.D. 1979. The hexagonal branching pattern of rhizomes of Alpinia speciosa L. (Zingiberaceae). Ann. Bot., 43: 209-223.
- Borchert, R. 1976. Computer-aided evaluation of shoot-growth patterns in trees. Univ. Kansas Sc. Bull., 51(4): 129-140.
- Bormann, F.H. 1965. Changes in the growth pattern of white pine trees undergoing suppression. Ecol., 46 (3): 269-277.
- Bourdeau, P.F. y M.L. Laverick. 1958. Tolerance and photosynthetic adaptability to light intensity in white pine, red pine, hemlock and ailanthus seedlings. For. Sci., 4(3): 196-207.
- Brown, C.L., R.G. Mc Alpine y P.P. Kormanik. 1967. Apical dominance and form in woody plants: A reappraisal. Am. J. Bot., 54(2): 153-162.

- Cannell, M.G.R. 1974. Production of branches and foliage by young trees of Pinus contorta and Picea sitchensis: Provenance differences and their simulation. J. Appl. Ecol., 11(3): 1091-1115.
- Caswell, H.C. (1978). A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. Theor. Pop. Biol., 14: 215-230.
- Cochrane, L.A. y E.D. Ford. 1978. Growth of a Sitka spruce plantation: Analysis and stochastic description of the development of the branching structure. J. Appl. Ecol., 15: 227-244.
- Eguiluz, P.T. 1977. Los Pinos del Mundo. Departamento de Enseñanza, Investigación y Servicio en Bosques. E.N.A., Chapingo. No. 1. 75 pp.
- Enright, N. y J. Ogden. 1979. Application of transition matrix models in forest dynamics: Araucaria in Papua New Guinea and Nothofagus in New Zealand. Austr. J. Ecol., 4: 3-23.
- Fisher, J.B. y H. Honda. 1977. Computer simulation of branching pattern and geometry in Terminalia (Combretaceae), a tropical tree. Bot. Gaz., 138: 377-384.
- Franco, M. 1979. Simulación demográfica y productiva de poblaciones uniespecíficas de árboles. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- Freeland, R.D. 1952. Effect of age of leaves upon the rate of photosynthesis in some conifers. Plant Physiol., 27: 685-690.

- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen. Instituto de Geografía, U.N.A.M.
- Gary, H.L. 1976. Crown structure and distribution of biomass in a lodgepole pine stand. U.S.D.A. Forest Research Paper RM-1651. 20 pp.
- Garzón, J.C. y L.J. Flores. 1976. Tabla normal de producción para Pinus hartwegii Lind. de la Estación Experimental Forestal de Zoquiapan. Departamento de Bosques. E.N.A., Chapingo. 48 pp.
- Gill, A.M. 1971. The formation, growth and fate of buds of Fraxinus americana L. in central Massachusetts. Harvard Forest Paper 20. 16 pp.
- Gunckel, J.E., K.V. Thimann y R.H. Witmore. 1949. Studies of development in long shoots and short shoots of Ginkgo biloba L. IV. Growth habit, shoot expression and the mechanism of its control. Am. J. Bot., 36: 309-316.
- Hallé, F. y R.A.A. Oldeman. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Collection de Monographies de Botanique et de Biologie Vegetale, Masson et Cie, Paris. No. 6.
- Harper, J.L. 1967. The regulation of number and mass in plant populations. In: R. C. Lewontin (ed.). Population Biology and Evolution. Syracuse Univ. Press, New York. pp 139-158.
- _____. 1980. Plant demography and ecological theory. Oikos, 35: 244-253.

- Harper, J.L. y A.D. Bell. 1978. The population dynamics of growth form in the organisms with modular construction. In: R.M. Anderson, B.D. Turner & L.R. Taylor (eds.). Population Dynamics. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp 29-52.
- Hartshorn, G.S. 1972. The ecological life-history and population dynamics of *Pentaclethra macroloba*, a tropical wet forest dominant, and *Stryphnodendron excelsum*, an occasional associate. Ph. D. Thesis. Univ. Wahington.
- Herrera, B. y D. Rodríguez. 1975. Estudio integrado de los recursos físicos naturales del área de Zoquiapan. Información Técnica de Bosques. Chapingo, 1(2): 7-25.
- Hunt, R. 1978. Demography versus plant growth analysis. New Phytol., 80: 269-272.
- Hunt, R. y F. A. Bazzaz. 1980. The biology of *Ambrosia trifida* L. V. Response to fertilizer, with growth analysis at the organismal and suborganismal levels. New Phytol., 84: 113-121.
- Kikuzawa, K. 1978. Emergence, defoliation and longevity of Alder (*Alnus hirsuta*) leaves in a deciduous hardwood forest stand. Jap. J. Ecol., 28: 299-306.
- Kinerson, R.S., K.O. Higginbotham y R.C. Chapman. 1974. The dynamics of foliage distribution within a forest canopy. J. Appl. Ecol., 11(4): 347-353.
- Kobayashi, S. 1975. Growth analysis of plant as an assemblage of internodal segments: A case of sun -

flower plants in pure stands. Jap. J. Ecol., 25: 61-70.

Krebs, C. 1978. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. Harper and Row Publ., New York.

Kulman, H. M. 1965. Effects of the artificial defoliation of pine on subsequent shoot and needle growth. For. Sci., 11: 90-98.

_____. 1971. Effect of insect defoliation on growth and mortality of trees. An. Rev. Entom., 16: 289-324.

Lanner, R.M. 1976. Patterns of shoot development in Pinus and their relationship to growth potential. In: M.G.R. Cannell & F.T. Last (eds.). Tree physiology and Yield Improvement. Academic Press Inc., London.

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

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

_____. 1948. Some further notes on the use of matrices in population biology. Biometrika, 35: 213-245.

Lewis, E.G. 1942. On the generation and growth of a population. Sankhya, 6: 93-96.

- Loomis, R.M., R.E. Phares y J.S. Crosby. 1966. Estimating foliage and branchwood quantities in shortleaf pine. For. Sci., 12(1): 30-39.
- Luthe, R., A. Olivera y F. Schutz. 1978. Métodos numéricos. Editorial Limusa, México.
- Maconochie, J.R. y R.T. Lange. 1970. Canopy dynamics of trees and shrubs with particular reference to arid zone topseed species. Transactions of the Royal Society of South Australia, 94: 243-248.
- Maillette, L. (en prensa a). Structural dynamics of silver birch (Betula pendula Roth.): I. The fates of buds.
- _____ (en prensa b). Structural dynamics of silver birch: II. A matrix model of bud population.
- Mc Graw, J. (en prensa). A demographic model of plant growth, branching, and seed production, with applications in two contrasting populations of Dryas octopetala L. Remitido a Ecology.
- Martínez, M. 1948. Los pinos mexicanos. Ediciones Botas, México.
- Miller, E.W. 1965. Number of branchlets on red pine in young plantations. For. Sci., 11: 42-49.
- Mirov, N.T. 1967. The Genus Pinus. The Ronald Press Company, New York.
- Mitchell, R.G. 1974. Estimation of needle populations on young, open-grown Douglas - Fir by regression

- and life table analysis. U.S.D.A. Forest Research Paper PNW-181. 14pp.
- Monsi, M, Z. Uchijima y T. Oikawa. 1973. Structure of foliage canopies and photosynthesis. Ann. Rev. Ecol. Syst., 4: 301-327.
- Moore, E. 1909. The study of the winter buds with reference to their growth and leaf content. Bull. Torrey Bot. Club, 36: 117-145.
- Nicholson, D.A. 1975. Foliage biomass in temperate tree species. Am. Mid. Nat., 93(1): 44-52.
- Obieta, M.C. 1977. Estructura y composición de la vegetación herbácea de un bosque uniespecífico de Pinus hartwegii. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- Peters, B. 1980. The demography of leaves in a permanent pasture. Ph. D. Thesis. Univ. of Wales, Bangor.
- Pielou, E.C. 1977. Mathematical Ecology. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Pharis, R.P. 1976. Probable roles of plant hormones in regulating shoot elongation, diameter growth and crown form of coniferous trees. In: M.G.R. Cannell & F.T. Last (eds.). Tree physiology and yield improvement. Academic Press Inc., London. pp 291-306.
- Sarukhán, J. y M. Gadgil. 1974. Studies on plant demography: Ranunculus repens L., R. bulbosus and R.

- acris L. III. A mathematical model incorporating multiple modes of reproduction. J. Ecol., 62: 921-936.
- Shinozaki, K., K. Yoda, K. Hozumi y T. Kira. 1964 a. A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory. I. Basic analysis. Jap. J. Ecol., 14: 97-105.
- _____. 1964 b. A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory. II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. Jap. J. Ecol., 14: 133-139.
- Solbrig, O.T. (ed.). 1980. Demography and evolution in plant populations. Botanical Monographs Vol. 15. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp 1-48.
- Staley, J.M. 1965. Decline and mortality of red and scarlet oaks. For. Sci., 11: 2-17.
- Stone, E.L. y M.H. Stone. 1943. Dormant buds in certain species of Pinus. Am J. Bot., 30: 346-350.
- Valentine, H.T. y S.H. Hilton. 1977. Sampling oaks foliage by the randomized-branch method. Can. J. For. Res., 7: 295-298.
- Verhagen, A.M.W., J.H. Wilson y E.J. Britten. 1963. Plant production in relation to foliage illumination. An. Bot., 27(108): 627-640.
- Ward, W. 1964. Bud distribution and branching pattern in red oak. Bot. Gaz., 125(3): 217-220.

Watson, M. (en prensa). Relevance of constraints on patterns of meristem differentiation to the determination of patterns of resource allocation in a clonal plant. The water hyacinth.

Watson, M. y G. Cook. (en prensa). Response of water hyacinths, Eichhornia crassipes Solms., to exogenously supplied gibberellic acid (GA_3). Changes in developmental program.

White, J. 1979. The plant as a metapopulation. Ann. Rev. Ecol. Syst., 10: 109-145.

Woodman, J.N. 1971. Variation of net photosynthesis within the crown of a large forest-grown conifer. Photosynthetica, 5: 50-54.

Zar, J.H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, Inc., New Jersey.

X. APENDICES

APENDICE A. MODELO MATRICIAL PROPUESTO POR LESLIE (1945) PARA DESCRIBIR EL CRECIMIENTO POBLACIONAL.

La matriz propuesta por Leslie (1945) que describe el crecimiento poblacional tiene las siguientes características: Es una matriz cuadrada en donde los elementos del primer renglón representan las tasas reproductivas (fecundidades) de la población para cada grupo de edad, y los elementos de la primera subdiagonal representan a las tasas de sobrevivencia también para cada grupo de edad. Todos los demás elementos de la matriz tienen un valor de 0 (figura 1 A).

Cuando esta matriz de transición o de proyección (A), se multiplica por un vector columnar (n_t), cuyos elementos representan el número de individuos de cada categoría al tiempo t y que por tanto definen la estructura de la población en ese tiempo, se obtiene como resultado otro vector columnar (n_{t+1}) que define el cambio en el número de individuos de cada categoría al tiempo $t + 1$.

Si esta matriz de transición se multiplica cada vez con el vector resultante se podrá predecir el crecimiento y la estructura en cada categoría de edad de la población, a diferentes tiempos.

$$\begin{array}{cccccccc}
 \boxed{F_0} & F_1 & F_2 & F_3 & \dots & F_{x-1} & \boxed{F_x} & \boxed{n_{0,t}} & \boxed{n_{0,t+1}} \\
 P_0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & n_{1,t} & n_{1,t+1} \\
 0 & P_1 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & n_{2,t} & n_{2,t+1} \\
 0 & 0 & P_2 & 0 & \dots & 0 & 0 & n_{3,t} & = n_{3,t+1} \\
 \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\
 \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\
 \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\
 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & P_{x-1} & 0 & n_{x,t} & n_{x,t+1}
 \end{array}$$

En donde:

F_x = Fecundidad de los individuos en la edad x

P_x = Supervivencia de los individuos en la edad x

$n_{x,t}$ = Número de individuos de edad x al tiempo t

$n_{x,t+1}$ = Número de individuos de la edad x al tiempo $t + 1$.

Intervalo de valores que pueden tomar P_x y F_x

$$0 < P_x < 1$$

$$F_x \geq 0$$

FIGURA 1 A. REPRESENTACION DEL MODELO MATRICIAL
PROPUESTO POR LESLIE (1945).

Por otro lado, dado que la matriz de Leslie es una matriz cuadrada y cuyos elementos son positivos, tendrá un eigenvalor y un eigenvector característicos, los cuales se obtienen una vez que la población haya alcanzado una distribución estable de edades. Según Pielou (1977), ésto queda definido como:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} A^t n_0 \propto n_s$$

En donde: A = matriz cuadrada

t = tiempo

n_0 = vector columnar que describe la estructura de la población inicial

n_s = vector columnar que describe la estructura de la población una vez que se ha alcanzado la distribución estable de edades

Una vez que se ha alcanzado la estabilidad en la distribución de edades, se puede escribir:

$$A n_s = \lambda n_s$$

En donde λ representa al eigenvalor, raíz latente o valor característico dominante de la matriz, el cual está relacionado con la tasa intrínseca de crecimiento poblacional, de la siguiente manera:

$$\lambda = e^r$$

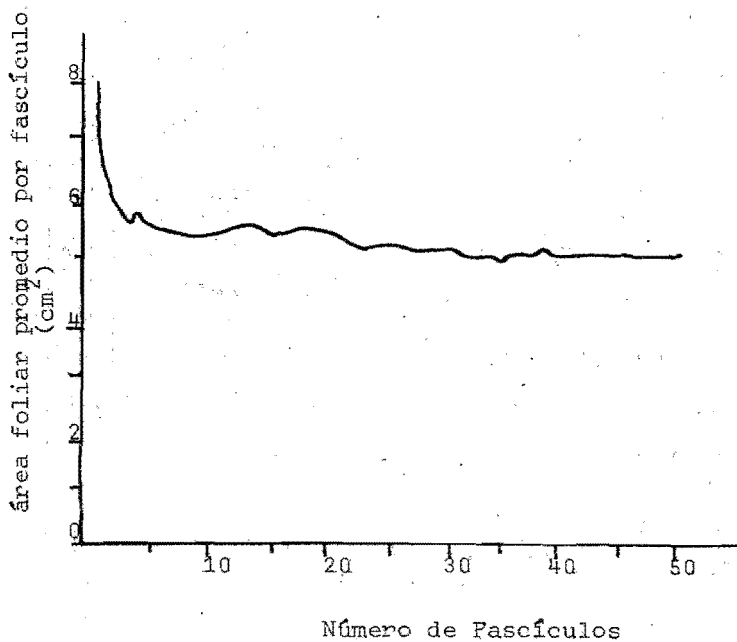
$$r = \ln \lambda$$

En donde: r = tasa intrínseca de crecimiento poblacional

e = base de los logaritmos naturales.

APENDICE B. AREA FOLIAR DE LOS FASCICULOS DE Pinus hartwegii.

1. SIGNIFICANCIA DEL MUESTREO DE FASCICULOS.



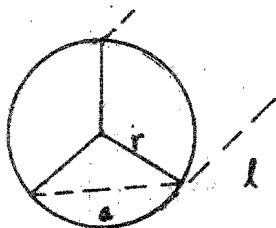
2. OBTENCION DE LOS FACTORES DE CORRECCION DEL AREA FOLIAR OBTENIDA CON UN MEDIDOR DE AREAS LI-COR MODELO LI-3000.

Para realizar la medición del área foliar de los fascículos de P. hartwegii se procedió de la siguiente manera:

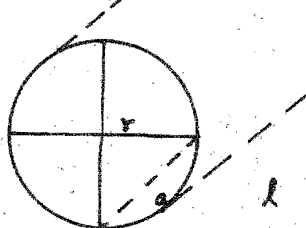
Las acículas que formaban cada fascículo eran separadas y se les hacía pasar por el medidor, el cual registraba la proyección de la sombra de cada una de ellas.

Vistos los fascículos en un corte transversal lucirían de la siguiente manera:

Con 3 acículas



Con 4 acículas



Al separar las acículas, lo que el medidor registraba era la proyección de 'a' por 'l', el largo del fascículo, 3 ó 4 veces, según el caso.

El problema puede resumirse de la manera siguiente:

$$A' = 3 a l \quad \text{ó} \quad A' = 4 a l \quad \text{---} \quad (1)$$

En donde: A' = área medida por el medidor

a = ancho de la acícula

l = largo de la acícula

Y lo que desea averiguarse es el valor de una constante (c) que, multiplicada por el área medida por el medidor (A'), de el área real total del fascículo (A).

Es decir:

$$A = c A' \quad \text{-----} \quad (2)$$

Puede verse que el área real del fascículo es igual al área exterior del cilindro que éstos forman más el área interior de las acículas.

El área exterior de un cilindro es igual a :

$$2 \pi r l + 2 \pi r^2 \quad \text{-----} \quad (3)$$

En donde: r = radio del fascículo

Y el área interior es de 6 (8) veces el rectángulo definido por ' r ' y ' l ', es decir:

$$6 r l \quad \text{ó} \quad 8 r l$$

Despreciando el área de los extremos circulares del cilindro ($2\pi r^2$; en (3)), ya que los fascículos terminan en punta y, en el otro extremo, se insertan a la ramilla, se tiene que:

$$A = 2\pi r l + 6 r l \quad \text{ó} \quad A = 2\pi r l + 8 r l$$

O bien:

$$A = 2r_1 (\overline{\Gamma} + 3) \quad \delta$$

$$A = r_1 \cdot 2(3.1416+3) \quad \delta$$

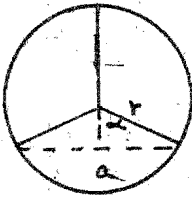
$$A = 12.28319 r_1 \dots (4)$$

$$A = 2r_1 (\overline{\Gamma} + 4)$$

$$A = r_1 \cdot 2(3.1416+4)$$

$$A = 14.28319 r_1 \dots (4')$$

Puede verse que en cada caso 'a' y 'r' están relacionados de la siguiente forma:

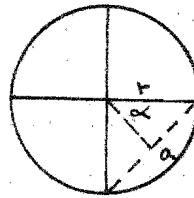


$$\alpha = 360^\circ/6 = 60^\circ$$

$$\text{sen } \alpha = \frac{a/2}{r}$$

$$2(0.866) = \frac{a}{r}$$

$$a = 1.732 r \dots (5)$$



$$\alpha = 360^\circ/8 = 45^\circ$$

$$\text{sen } \alpha = \frac{a/2}{r}$$

$$2(0.7071) = \frac{a}{r}$$

$$a = 1.4142 r \dots (5')$$

Por lo tanto, ya que $A = cA'$, entonces sustituyendo (1) y (4) en (2), para cada caso:

$$A = c A'$$

$$12.2832 r_1 = c 3a_1 \dots (6)$$

y sustituyendo (5) en (6):

$$12.2832 r_1 = c 3(1.732r)1$$

$$12.2832 r_1 = c 5.196 r_1$$

$$12.2832 = c 5.196$$

$$c = \frac{12.2832}{5.196}$$

$$A = c A'$$

$$14.2832 r_1 = c 4a_1 \dots (6')$$

$$14.2832 r_1 = c 4(1.4142 r)1$$

$$14.2832 r_1 = c 5.6568 r_1$$

$$14.2832 = c 5.6568$$

$$c = \frac{14.2832}{5.6568}$$

Entonces, el factor de corrección para cada caso es:

$$c = 2.36397$$

$$c = 2.52496$$

APENDICE C. RESULTADO DE LA MULTIPLICACION DE LAS MATRICES.

Cada uno de los modelos matriciales originales se multiplicaron por sí mismos 512 veces por medio de un programa que se corrió en la Burroughs 6800 del Centro de Servicios de Cómputo de la U.N.A.M.

1. Modelos matriciales en donde se consideran 3 categorías de brotes.

Primera Categoría de Altura:

Matriz dato:

1	0	0
3.60	0.91	0
0	0.50	0.75

Matriz producto:

1	0	0
41.38	4.8×10^{-21}	0
82.76	1.5×10^{-20}	0

Segunda Categoría de Altura:

Matriz dato:

1	0	0
4	0.70	0
0	0.37	0.40

Matriz producto:

1	0	0
13.33	0	0
8.15	0	0

Tercera Categoría de Altura:

Matriz dato:

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 1.80 & 0.87 & 0 \\ 0 & 0.59 & 0.77 \end{bmatrix}$$

Matriz producto:

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 14.40 & 1.56 \times 10^{-30} & 0 \\ 37.03 & 8.72 \times 10^{-30} & 0 \end{bmatrix}$$

Cuarta Categoría de Altura:

Matriz dato:

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 4 & 0.84 & 0 \\ 0 & 0.49 & 0.72 \end{bmatrix}$$

Matriz producto:

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 24.69 & 3.53 \times 10^{-40} & 0 \\ 42.86 & 1.45 \times 10^{-34} & 0 \end{bmatrix}$$

Quinta Categoría de Altura:

Matriz dato:

$$\begin{bmatrix} 0.80 & 0 & 0 \\ 3 & 0.76 & 0 \\ 0 & 0.59 & 0 \end{bmatrix}$$

Matriz producto:

$$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

Considerando que recupera el brote líder:

Matriz dato:

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 3 & 0.76 & 0 \\ 0 & 0.59 & 0 \end{bmatrix}$$

Matriz producto:

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 16.17 & 0 & 0 \\ 32.79 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

Sexta Categoría de Altura:

Matriz dato:

$$\begin{bmatrix} 0.80 & 0 & 0 \\ 3.60 & 0.91 & 0 \\ 0 & 1.25 & 0.81 \end{bmatrix}$$

Matriz producto:

$$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 \\ 1.66 \times 10^{-20} & 5.03 \times 10^{-22} & 0 \\ 2.19 \times 10^{-19} & 6.62 \times 10^{-21} & 1.15 \times 10^{-46} \end{bmatrix}$$

Considerando que recupera el brote líder:

Matriz dato:

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 3.60 & 0.91 & 0 \\ 0 & 1.25 & 0.81 \end{bmatrix}$$

Matriz producto:

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 42.58 & 3.2 \times 10^{-21} & 0 \\ 85.77 & 2.7 \times 10^{-21} & 0 \end{bmatrix}$$

2. Modelos matriciales en donde se consideran 4 categorías de brotes.

Primera Categoría de Altura:

Matriz dato:

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 3.60 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.95 & 0.88 & 0 \\ 0 & 0.70 & 0.35 & 0.75 \end{bmatrix}$$

Matriz producto:

$$\begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 3.60 & 0 & 0 & 0 \\ 28.50 & 3.1 \times 10^{-29} & 2.9 \times 10^{-29} & 0 \\ 49.98 & 8.5 \times 10^{-29} & 7.8 \times 10^{-29} & 0 \end{bmatrix}$$

Segunda Categoría de Altura:

Matriz dato:

1	0	0	0
4	0	0	0
0	0.80	0.65	0
0	0.60	0.25	0.40

Matriz producto:

1	0	0	0
4	0	0	0
9.14	0	0	0
7.82	0	0	0

Tercera Categoría de Altura:

Matriz dato:

1	0	0	0
1.80	0	0	0
0	0.90	0.86	0
0	0.90	0.45	0.77

Matriz producto:

1	0	0	0
1.80	0	0	0
11.57	2.2×10^{-34}	2.1×10^{-34}	0
29.68	1.1×10^{-33}	1.1×10^{-33}	0

Cuarta Categoría de Altura:

Matriz dato:

1	0	0	0
4	0	0	0
0	1	0.78	0
0	1.10	0.26	0.72

Matriz producto:

1	0	0	0
4	0	0	0
18.18	0	0	0
32.60	0	0	0

Quinta Categoría de Altura:

Matriz dato

0.80	0	0	0
3	0	0	0
0	1	0.67	0
0	1.50	0.21	0.71

Matriz producto:

0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0

Considerando que recupera el brote líder:

Matriz dato:

1	0	0	0
3	0	0	0
0	1	0.67	0
0	1.50	0.21	0.71

Matriz producto:

1	0	0	0
3	0	0	0
11.51	0	0	0
27.99	0	0	0

Sexta Categoría de Altura:

Matriz dato:

0.80	0	0	0
3.60	0	0	0
0	0.90	0.95	0
0	1.80	1	0.81

Matriz producto:

0	0	0	0
0	0	0	0
8.1×10^{-11}	3.4×10^{-12}	3.5×10^{-12}	0
5.8×10^{-10}	2.4×10^{-11}	2.5×10^{-11}	0

Considerando que recupera el brote líder:

Matriz dato:

1	0	0	0
3.60	0	0	0
0	0.90	0.95	0
0	1.80	1	0.81

Matriz producto:

1	0	0	0
3.60	0	0	0
65.62	1.4×10^{-14}	1.5×10^{-14}	0
346.22	9.9×10^{-14}	1.1×10^{-13}	1.3×10^{-42}

APENDICE D. OBTENCIÓN DE LOS AUTOVALORES Y DE LOS AUTOVECTORES A PARTIR DEL MODELO MATRICIAL PROPUESTO PARA DESCRIBIR LA PRODUCCION DE BROTES DE P. hartwegii.

A partir de los modelos que se propusieron para describir

la dinámica de la producción de brotes, se pueden hacer las siguientes consideraciones para obtener los eigenvalores y los autovectores correspondientes a estos modelos:

Sea W , una matriz no negativa, tal que $a_{ij} \geq 0$ para toda i, j .

A la matriz W también se le puede definir como triangular superior; es decir, que $a_{ij} = 0$ para toda $i < j$ (el triángulo superior es un conjunto de ceros).

Finalmente, se puede suponer que existen algunos elementos no nulos tanto en la diagonal principal de la matriz, como en el triángulo inferior; es decir, que $a_{ij} > 0$ para alguna $j = i$ y que $a_{ij} > 0$ para alguna $j < i$.

Entonces se tendrá que:

$$A = \begin{bmatrix} a_{11} & 0 & 0 & \dots & 0 \\ a_{21} & a_{22} & 0 & \dots & 0 \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} & \dots & 0 \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ a_{m1} & a_{m2} & a_{m3} & \dots & a_{mm} \end{bmatrix}$$

A partir de esta matriz A , se pretende encontrar el conjunto de todas las autosoluciones que cumplen con:

$$\lambda n = A n \quad \dots \dots \dots (1)$$

En donde n es un autovector y λ el autovalor asociado, (existen tantas soluciones como rango tiene la matriz):

De la ecuación (1) se despeja:

$$(A - \lambda I) n = 0 \quad \text{-----} \quad (2)$$

En donde I es la matriz identidad, salvo el caso trivial de $n = 0$.

Entonces, deberá cumplirse que:

$$|A - \lambda I| = 0 \quad \text{-----} \quad (3)$$

El determinante de una matriz está dado por la fórmula:

$$|B| = \sum (-1)^{m!} b_{1\tau(1)} b_{2\tau(2)} \dots b_{m\tau(m)} \quad \text{---} \quad (4)$$

que es la suma de las $m!$ combinaciones de productos de elementos de la matriz, tal que cada elemento del producto no coincida con otros elementos ni en filas ni en columnas.

En el caso que nos interesa:

$$(A - \lambda I) = \begin{bmatrix} (a_{11} - \lambda) & 0 & 0 & \dots & 0 \\ a_{21} & (a_{22} - \lambda) & 0 & \dots & 0 \\ a_{31} & a_{32} & (a_{33} - \lambda) & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{m1} & a_{m2} & a_{m3} & \dots & (a_{mm} - \lambda) \end{bmatrix} \quad (5)$$

Todos los productos posibles salvo la diagonal principal son necesariamente iguales a cero, dado que incorporan elemen-

tos del triángulo superior.

Por tanto se deduce de (4) y (5) que para este caso particular:

$$|A - \lambda I| = (a_{11} - \lambda) (a_{22} - \lambda) (a_{33} - \lambda) \dots (a_{mm} - \lambda)$$

que cuando se resuelve igualando a cero, según la ecuación (3), arroja m valores posibles de λ :

$$\lambda_1 = a_{11}$$

$$\lambda_2 = a_{22}$$

$$\vdots$$

$$\lambda_m = a_{mm}$$

El mayor de estos valores será el primer autovalor de la matriz A.

En el caso del modelo de P. hartwegii, nos interesa el dado por a_{11} (la fecundidad del brote líder), ya que si algún otro valor de la diagonal es mayor, el autovalor implica cero en el primer elemento del autovector (n_1). Es decir, que si alguna fecundidad fuera mayor que la del líder, la estructura estable se obtendría cuando no hubiera líder, es decir cuando las ramas de mayor crecimiento lo hubieran desplazado.

Cálculo de los Autovectores.

Conocido λ y utilizando la ecuación (1), se puede ver fá-

cilmente que, si se define al vector n como:

$$n = \begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ \cdot \\ \cdot \\ n_m \end{bmatrix}$$

cada elemento n_i se puede calcular a partir del siguiente sistema de ecuaciones:

$$\lambda n_1 = a_{11} n_1$$

$$\lambda n_2 = a_{21} n_1 + a_{22} n_2$$

$$\lambda n_3 = a_{31} n_1 + a_{32} n_2 + a_{33} n_3$$

·

$$\lambda n_m = a_{m1} n_1 + a_{m2} n_2 + a_{m3} n_3 \dots + a_{mm} n_m$$

En el caso del modelo de P. hartwegii, los autovalores calculados de esta manera coinciden con los elementos correspondientes a la primera columna de las matrices producto que se presentaron en el apéndice C.