



Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

**“VARIACION INTRAESPECIFICA EN LA
DEMOGRAFIA DE Heterosperma pinnatum
CAV. (COMPOSITAE), UNA ESPECIE CON
AQUENIOS POLIMORFICOS.”**

T E S I S

Que para obtener el título de:

B I O L O G O

P r e s e n t a :

EDUARDO MORALES GUILLAUMIN

México, D. F.

1986

INDICE

AGRADECIMIENTOS	i- ii
PRESENTACION Y OBJETIVOS	iii- iv
RESUMEN	v-vii
INTRODUCCION	1- 16
MATERIAL DE ESTUDIO	17- 18
METODOS	19- 27
RESULTADOS	28- 75
DISCUSION	76- 91
CONCLUSIONES	92
BIBLIOGRAFIA	93- 98
APENDICE 1	99-107
APENDICE 2	108-111

AGRADECIMIENTOS.

En este estudio tuve la oportunidad de colaborar con una gran cantidad de personas y espero darle el crédito correspondiente a todos y c/u; si por ahí alguien se escapa, espero que no piense que fué premeditado.

La idea de este trabajo se debe a Larry Venable, quien dirigió esta tesis. Le agradezco sus valiosos consejos y constante apoyo en todos los aspectos teórico-prácticos de este trabajo; asimismo el haberme introducido al estudio de la biología de poblaciones de plantas. Ana Mendoza, quien creo que trabajó más que yo, proporcionó una ayuda invaluable en el diseño experimental y en el trabajo de campo, creo que sin su constante apoyo, no hubiera terminado este trabajo. Alberto Búrquez -gran amigo y compañero-, Daniel Piñero -quien inmerecidamente me ha dado n+1 oportunidades en la biología-, Rodolfo Dirzo, Luis Eguiarte y Ana Mendoza, hicieron una revisión muy valiosa previa a la versión final de este escrito. A Rodolfo quiero agradecer su interés en el diseño experimental y en el trabajo de campo. Anthony Michaels, Araceli Vargas-Mena y Amezcua y Osvaldo Fernandez ayudaron en el trabajo de campo. Don Luis Stempler, nos prestó amablemente el terreno que fué utilizado para este trabajo en Tepoztlan, Mor. Ken Oyama, Juan Nuñez, Francisco Molina, Miguel Martínez, Nidia Pérez, Angelina Martínez, Betty Benrey, Marlene de la Cruz, Francisco Espinoza, Elena Alvarez-Buylla y Carlos Cordero; todos compañeros del Departamento de Ecología del IBUNAM, hicieron valiosos comentarios para la elaboración de esta

tesis, además de que siempre demostraron gran compañerismo y tendieron la mano en los momentos más algidos. El Dr. José Sarukhán, Director del IBUNAM, ofreció todas las facilidades para el desarrollo de este trabajo. Gabriela Morales y Felipe Villegas elaboraron las figuras que aparecen en este trabajo.

A los miembros del jurado: Dr. Lawrence Venable, Dr. Daniel Piñero, M. en C. Ana Mendoza, Biol. Luis Eguiarte y M. en C. Irene Pisanty; agradezco la cuidadosa revisión del trabajo en todas sus etapas. A Irene agradezco su intención de que esto quedara lo mejor redactado posible, espero haber corregido las fallas que me señaló.

Final (aunque principalmente) quiero agradecer a mis padres Manuel y Lourdes, por su apoyo constante e infinita paciencia.

El presente trabajo se realizó en el Departamento de Ecología del Instituto de Biología, UNAM; bajo el convenio UNAM-CONACYT No. PCENAL-800078 PNIE.

PRESENTACION Y OBJETIVOS.

El presente trabajo forma parte de un proyecto denominado: Ecología evolutiva del polimorfismo de semillas de Heterosperma pinnatum Cav. (Compositae), que se realiza en el Departamento de Ecología del Instituto de Biología, UNAM. En este estudio se trata de comprender la ecología de una planta que presenta un polimorfismo somático con varios tipos de semillas (aquenios). Este estudio esta referido a un estudio de demografía comparativa, en sitios diferentes donde se presenta H. pinnatum y complementa la investigación general que comprende estudios sobre la germinación, dispersión, heredabilidad y asignación de energía.

El objetivo principal de este trabajo es detectar y documentar la posible variación existente en procesos demográficos entre diferentes sitios, entre los tipos de aquenios que constituyen el polimorfismo, así como entre cohortes diferentes.

Las preguntas particulares que se intentan contestar en esta investigación y algunas hipótesis posibles, son las siguientes:

1.- ¿Existen diferencias demográficas asociadas a los tipos de aquenio?

¿Podrían ser la base selectiva de la evolución de diferentes proporciones de tipos de aquenio en diferentes sitios?

- 2.- En caso de existir, estas diferencias podrían no ser siempre las mismas, sino que probablemente difieren entre sitios y también en función del tiempo.
- 3.- ¿Existen patrones ecológicos correlativos en los que el éxito de diferentes tipos está asociado a un ambiente particular? Si esto sucediera; ¿ En consecuencia, las plantas producirían una proporción alta de un tipo de achenio dado, en sitios donde este tipo tiene más éxito? O la producción de achenios es independiente del ambiente.

RESUMEN.

Heterosperma pinnatum es una especie anual, autógena, que produce semillas (aquenios) heteromórficas, desde aquenios periféricos cóncavos, dorsalmente comprimidos, planos, que poseen un ala delgada, hasta los aquenios centrales, largos y delgados, que poseen dos (a veces tres ó una) aristas en forma retrorsa. El gradiente de aquenios producidos ha sido clasificado en tres tipos: centrales (C), intermedios (I) y periféricos (P), dependiendo de la posición que ocupan en la cabezuela. De la colecta de diferentes poblaciones en la región central de la República Mexicana, se ha obtenido evidencia de la variación geográfica existente y se ha observado gran variación en cuanto a la proporción de aquenios producidos dentro de cada cabezuela. Existen poblaciones con una alta proporción de aquenios tipo (C) y poblaciones donde ocurre la presencia de una alta proporción de aquenios tipo (P).

El objetivo del presente estudio es documentar los procesos demográficos en seis poblaciones naturales donde ocurre H. pinnatum, así como observar si existen diferencias demográficas entre los tipos de aquenios en una población y entre sitios. Los sitios de estudio fueron elegidos con base en la evidencia de la variación geográfica existente. Así, se eligieron dos sitios en los cuales la proporción de aquenios tipo (C) fuera mayor (Tlalnepantla, Mor. y Tepoztlan, Mor.), dos en los que el tipo (P) se produjera en mayor proporción (Tula, Hgo. y Golondrinas, Hgo.) y

finalmente dos en los que el gradiente fuera más continuo y no muy sesgado hacia un tipo en particular (San Bartolo, Mex. y Teotihuacan, Mex.).

Se realizó un experimento en el que se introdujeron aquenios y se midieron los parámetros demográficos, en cada uno de los seis sitios antes señalados. Se sembraron 1200 aquenios por sitio (400 de cada tipo), dispuestos en 24 líneas, (cada tipo de aquenio estaba representado por 8 líneas), -de 1m. de longitud c/u-, conteniendo 50 aquenios por línea - un sólo tipo de aquenio por línea-. Este diseño nos permite analizar los datos con un análisis de varianza con bloques aleatorios.

El análisis demográfico muestra: i) curvas de sobrevivencia tipo I, ii) diferencias en los tamaños finales alcanzados por las plantas, en cuanto a altura, en las diferentes poblaciones y iii) diferencias en los valores de la tasa de reemplazamiento (R_0) para las seis poblaciones. El "éxito relativo", expresado como la biomasa alcanzada en diferentes épocas del ciclo de vida, resultó ser mayor para el tipo de aquenio que se produce en mayor proporción dentro de una población. Se muestran los valores de selección y adecuación de los diferentes morfos en las diferentes poblaciones; asimismo los valores de adecuación en cohortes tempranas y tardías para los sitios de estudio que presentan este caso. Finalmente se discuten

algunas de las consecuencias ecológicas de provenir de cada uno de los diferentes tipos de akenio, así como si las diferencias demográficas entre los tipos de akenios, puede ser la base selectiva de la evolución de diferentes proporciones de morfos producidos en diferentes sitios.

"When this you see
remember me and bear me
in your mind.

Let all the words say what
they may speak of me as
you find".

(Anónimo).

INTRODUCCION.

1.- DEMOGRAFIA.

La demografía es el estudio estadístico de las poblaciones con referencia a la natalidad, mortalidad, movimientos migratorios, sexo y edad; entre otros factores étnicos y económicos. (McGraw-Hill Dictionary of the Life Sciences). Esta descripción nos haría pensar que la demografía esta restringida a poblaciones humanas, pero este término ha sido ampliamente aceptado en la literatura ecológica. La demografía como tal no es una herramienta que haya sido concebida dentro de la teoría ecológica, sino que tuvo su origen en la elaboración de censos, seguros y tablas de vida para poblaciones humanas. Posteriormente ha sido adoptada por los ecólogos para realizar estudios cuantitativos sobre el ciclo de vida de plantas y animales. La demografía se ocupa de los cambios que ocurren en el tamaño de una población en el tiempo y sus causas a lo largo del ciclo de vida de los organismos. Una forma en la cual podemos cuantificar estos cambios es con la elaboración de tablas que incluyan los parámetros de sobrevivencia (propuestas por Pearl en 1927), y las tasas de fecundidad. Las tablas de vida y fecundidad,

resumen todos los eventos numéricos importantes dentro de una población: los nacimientos, las muertes y la edad de los individuos que están muriendo o reproduciéndose. Aunque los organismos pueden morir a cualquier edad y por una gran cantidad de causas, estadísticamente el riesgo de muerte de un individuo está relacionado con la edad del individuo. Las tablas de vida, por lo tanto, dividen a la población en categorías de edad, cada una de las cuales tiene un rango de muerte específico de su edad.

El estudio demográfico de una planta se inicia con la producción de semillas. Una vez dispersadas, estas caen al suelo donde germinan y posteriormente pasan por diferentes estadios: plantula, individuo juvenil, individuo reproductivo y finalmente, mueren. La categorización de los estadios que cubre una planta a lo largo de su ciclo de vida los refiere Rabotnov (1966), como: i) período de latencia primaria, ii) período virginal, iii) período generativo y iv) período senil. Dentro de los trabajos que más han llamado la atención sobre la importancia de la demografía en plantas, ocupa un lugar fundamental el trabajo seminal "A Darwinian approach to plant ecology" (Harper 1967), así como las revisiones del mismo autor en 1977 y la efectuada por Harper y White en 1974.

Como se ha mencionado, la elaboración de tablas de vida es una forma de cuantificar los cambios ocurridos en una población. En las tablas de vida, se cuantifica la sobrevivencia (l_x), la mortalidad (q_x) y la esperanza de vida (E_x), entre otros parámetros. El valor del logaritmo de (l_x) al ser graficado contra la edad de los individuos, nos muestra tres tipos de curvas de sobrevivencia, las

cuales han sido catalogadas por Deevey (1947) y Pearl (1927), como curvas tipo I, II y III (Fig.1). Estas curvas presentan características particulares que las hacen distinguibles una de otra con exactitud. En las del tipo I encontramos que los individuos tienen valores muy altos de sobrevivencia (l_x), durante casi todo el ciclo de vida y una mortalidad muy alta (q_x) casi al final de dicho ciclo. Es común este tipo de curvas en plantas, principalmente anuales y en poblaciones humanas. Las del tipo II presentan valores constantes de mortalidad y sobrevivencia. Este tipo de curva es representativo de poblaciones de aves. Las curvas del tipo III, tienen alta mortalidad durante las primeras fases del ciclo de vida y sobrevivencia constante después de esta fase. Esta curva es común para poblaciones de peces. La forma más adecuada de elaborar una tabla de vida para una planta anual, es el seguir a los individuos de una cohorte (todos los individuos que germinan en una misma fecha), desde su nacimiento hasta que el último individuo de dicha cohorte muere. Este procedimiento produce una tabla de vida dinámica. Otro método comúnmente utilizado en condiciones en que no es posible seguir a una cohorte a lo largo del tiempo (por ejemplo árboles de larga vida), es el estimar los riesgos de mortalidad específicos de la edad en un tiempo determinado. Este procedimiento da lugar a la elaboración de una tabla de vida estática. Con organismos de larga vida (como plantas perennes), la tabla de vida estática puede ser la única solución, pero su uso supone que las tasas de natalidad y mortalidad son constantes, y que la población no aumenta ni disminuye.

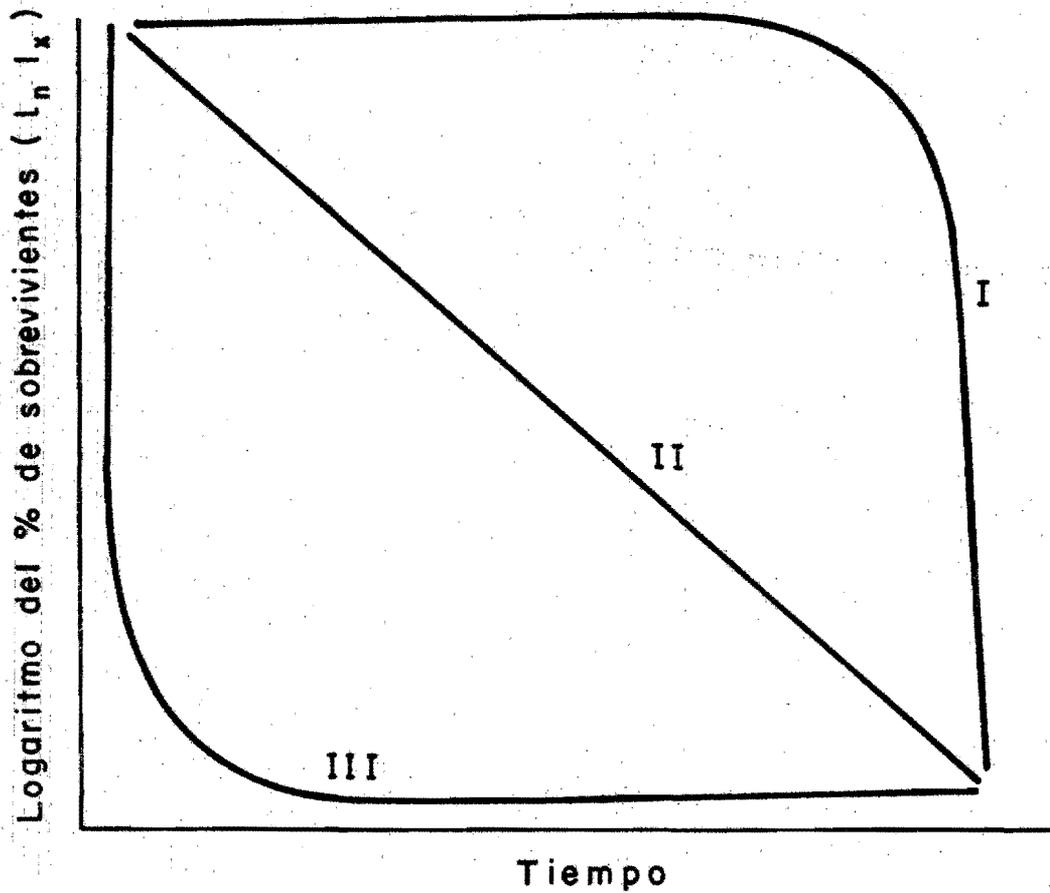


Fig. 1.- Modelos de curvas de sobrevivencia, tipos I, II y III. Según Pearl (1927) y Deevey (1947).

2.- DEMOGRAFIA E HISTORIA DE VIDA.

El concepto de historia de vida se refiere a todos los eventos por los que pasa un organismo desde su nacimiento hasta su muerte. Se pueden buscar patrones de historia de vida, para hacer comparaciones entre poblaciones o especies y por lo regular el interés, se centra en conocer el grado en que los individuos se acercan al patrón y las consecuencias de alejarse de dicho patrón. Este concepto es importante debido a que los organismos tienen una cierta cantidad de tiempo o energía disponible para invertir. Aunado a esto actúa la selección natural como la fuerza que opera en la asignación de este tiempo y energía, así como en la forma en que se maximice la contribución de un genotipo a las siguientes generaciones (Cody 1966). Dentro de la amplia literatura sobre historias de vida, se señala que una estrategia de historia de vida, es un conjunto de tácticas coadaptadas para resolver problemas ecológicos particulares (Stearns 1976). Asimismo, añado que las tácticas individuales de historia de vida, puedan tener también interacciones evolutivas con tácticas fisiológicas, más que con otras estrategias de historia de vida (Stearns 1980).

Con el conocimiento de la demografía de una especie desde un punto de vista ecológico -refiriéndose esto a conocer en que forma pueden variar los parámetros demográficos en diferentes ambientes-, podemos obtener información de la historia de vida de la misma. Existen dos tendencias en los estudios de historia de vida, la que da mayor realce al aspecto ecológico, (Cole 1954), aunque este

estudio ha recibido criticas por considerar siempre la sobrevivencia como 100%, hecho que es difícil de que ocurra puesto que por muy alta que sea la sobrevivencia, aunque sean pocos pero si existen eventos de mortalidad en las diferentes poblaciones. La otra tendencia es aquella que explora la historia de vida desde un punto de vista genético (Fisher 1958). La forma en la que se puede hallar un equilibrio al efectuar un estudio desde un punto de vista genético o ecológico, es que finalmente el parámetro más importante de ser medido, es el que se refiere a la reproducción (Istock 1982).

El ambiente desempeña un papel importante en la historia de vida de las plantas. A este respecto se menciona que los ambientes difieren ampliamente con respecto a los factores que están controlando las tasas de crecimiento, regeneración y mortalidad de las plantas. En consecuencia, la naturaleza de la lucha por la existencia, varía de un sitio a otro y con el paso del tiempo (Grime 1979).

Lo anterior sugiere que existe una fuerte interacción genotipo-ambiente y para demostrarlo, Antonovics y Primack (1982), efectuaron un experimento de trasplantes recíprocos, para conocer la importancia relativa del genotipo y del ambiente en la determinación de diferencias en las características de historia de vida (p.ej. mortalidad, crecimiento y fecundidad). El experimento se realizó entre poblaciones de Plantago lanceolata de seis diferentes sitios. En algunos casos las diferencias ambientales fueron más importantes que las genotípicas; los diferentes ambientes produjeron diferentes fenotipos. Con este experimento que nos muestra que

existe variación en las historias de vida, determinada por el ambiente, debemos añadir que estas variaciones se presentan como una respuesta fenotípica de la planta. Law et al (1977), han estudiado las características ecológicas que determinan la evolución de historia de vida. Dichos autores en sus trabajos con Poa annua (una gramínea que a pesar de su nombre es una planta perenne), han observado que existe variación en la sobrevivencia, tamaño y reproducción entre y dentro de diferentes habitats, para poblaciones y familias cultivadas en un jardín experimental. Este estudio demuestra la existencia de un alto grado de variabilidad genética intraespecífica.

Hemos mencionado que los individuos pueden tener un patrón general de historia de vida, pero que en ocasiones se alejan de ese patrón: este es el caso de poblaciones con historias de vida heterogéneas. A este respecto Hubell y Werner (1979), proponen que la forma en la que se pueden conocer las historias de vida heterogéneas, es obteniendo la información correspondiente a: los caminos que los individuos reproductivos puedan tener desde su nacimiento hasta su muerte; la contribución reproductiva neta de los individuos con historias de vida heterogéneas y comparar las contribuciones de cada historia de vida al crecimiento de la población. De esta forma se puede conocer cual historia de vida es más importante en la tasa instantánea de cambio del tamaño poblacional, por individuo, o sea que individuo aporta más a la siguiente generación y de esta manera poder hacer modelos sobre historias de vida óptimas.

Un aspecto demográfico de gran relevancia se refiere a la vida de las semillas en el suelo, este evento en la literatura de ecología vegetal se conoce como banco de semillas. Estas están presentes como propágulos latentes y son generalmente más numerosas que los individuos establecidos y en crecimiento activo, también existen excepciones, puesto que existen poblaciones de plantas -perennes principalmente- que no presentan esta característica. Esta situación es única de los vegetales. Las semillas en el suelo provienen principalmente de plantas de un sitio dado y parcialmente de semillas dispersadas de alguna forma a ese sitio. Las semillas normalmente llegan al suelo en condiciones de latencia y en este estadio pueden esperar a que se presenten las condiciones adecuadas para germinar. La dinámica de las semillas en el suelo, propuesta por Harper (1977) mediante un modelo gráfico se presenta en la Fig.2. Una vez producidas las semillas, pueden permanecer in situ, ser removidas por agentes que puedan efectuar una dispersión a larga distancia, ser enterradas, ser depredadas, germinar o bien morir bajo o sobre la superficie del suelo (Sagar y Mortimer 1976).

Se han realizado numerosos trabajos para estimar el número de semillas viables en el suelo, así como la profundidad a la cual se encuentran, también sobre el movimiento de las mismas en el suelo y las pérdidas por depredación, edad, ataques por hongos y germinación (ver Harper 1977). La importancia de estas investigaciones radica en el hecho de que la fracción de la población que no está en crecimiento activo, es importante para los futuros reclutamientos de

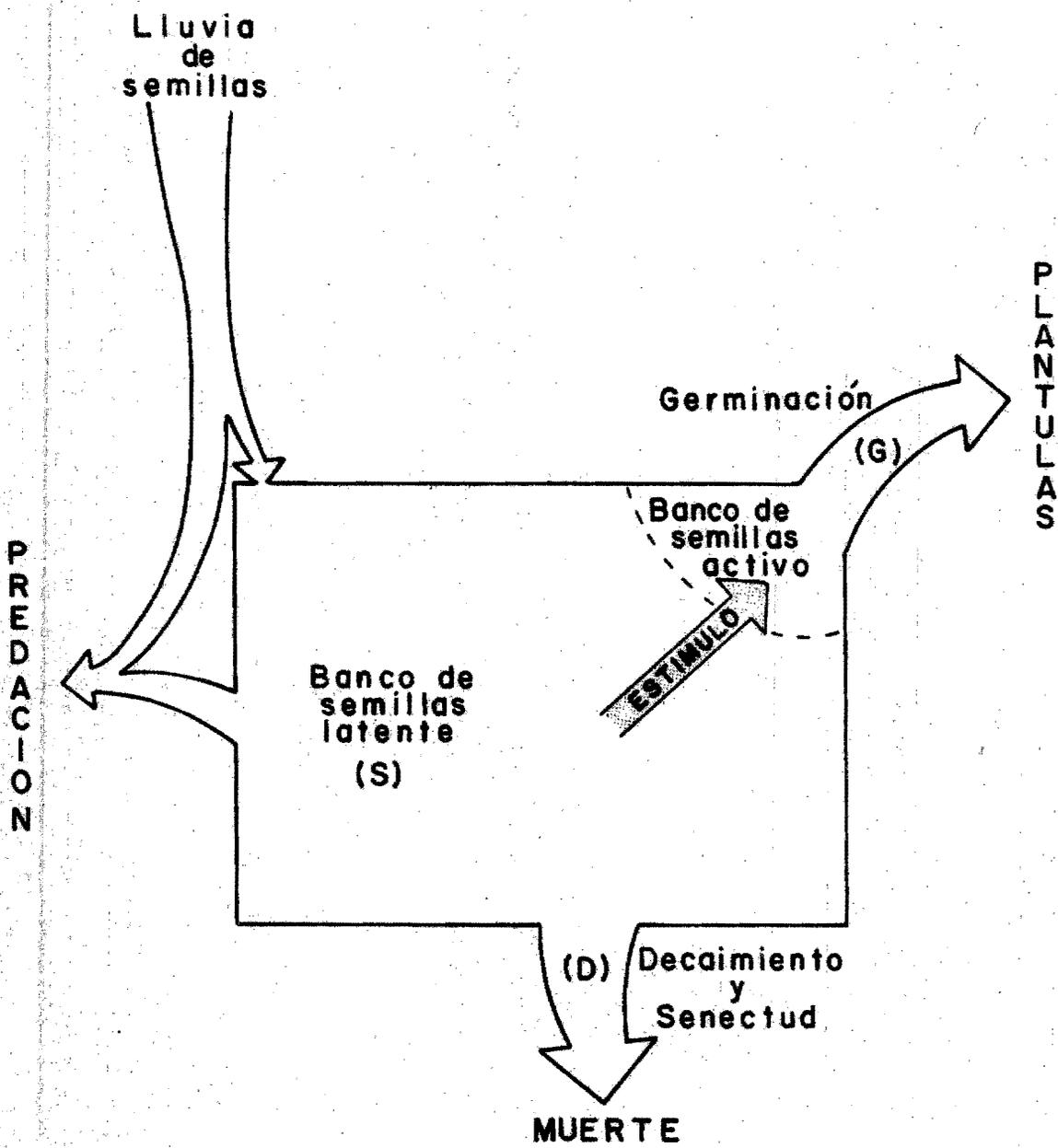


Fig. 2.- Diagrama de la dinámica de la población de las semillas en el suelo, según Cohen (1966). Tomado de Harper (1977).

la misma. Entonces es conveniente conocer que destino tienen las semillas después de ser dispersadas y depositadas en el suelo. También se han hecho descripciones de los diferentes comportamientos de las semillas en el suelo y de la variabilidad de la latencia de las semillas, existiendo especies que pueden permanecer latentes por siglos (Harrington 1972 en Cook 1980).

Asimismo se han efectuado comparaciones sobre que tipos de plantas producen una cantidad mayor de semillas, mencionándose que las plantas de tierras de cultivo son las que producen mayor número de semillas comparadas con las plantas de otros habitats, Cook (1980).

Como mencionamos anteriormente, existen cuatro estadios importantes en el ciclo de vida de las plantas y uno de éstos es el que se refiere a las plántulas. El establecimiento de una plántula está determinado por una serie de eventos dentro de un ambiente dado. La presencia de plántulas depende en gran medida de la semilla y de la frecuencia de ocurrencia de "sitios de seguridad" (sensu Harper 1977). Estos sitios de seguridad, son lugares donde la semilla puede encontrar por un lado el estímulo necesario para romper la latencia, y por otro las condiciones necesarias para efectuar el proceso de la germinación. Dadas estas condiciones es importante conocer el número de plántulas que se establezcan y sobrevivan, ya que de esto dependerá el número de plantas que lleguen a la época reproductiva y por lo tanto, la producción de prole que estará presente en la siguiente generación. Esto es más relevante si la curva de sobrevivencia es del tipo III, puesto que nos indica alta mortalidad en estadios jóvenes. Sin embargo, si la

curva es del tipo I, la población tendrá potencialmente un número muy alto de plántulas con probabilidad de llegar a estadios reproductivos. Es preciso mencionar que la mortalidad de las plántulas está sujeta a muchos factores como podrían ser el "stress hídrico" y la depredación, entre otros (ver Harper 1977).

La precipitación también influye de manera muy importante en la demografía de las especies de plantas, en particular en las de ciclo de vida anual. Las características demográficas en poblaciones de plantas anuales, son muy sensibles a diferencias en precipitación, posiblemente debido a efectos asociados a bajas en la sobrevivencia y la fecundidad durante épocas de sequías. Algunos autores mencionan que la precipitación es el recurso que más limita a las plantas en su crecimiento y en su reproducción (Schmidt 1982) en sitios de mucha perturbación y/o muy impredecibles. En una selva alta o en un bosque serán otros los factores que limiten el crecimiento (p.ej. competencia por luz). En plantas donde la cantidad de agua disponible es el factor limitante, gran parte de la variación de historia de vida, estará asociada a este efecto. Es importante recalcar que en plantas anuales podría ser difícil tratar de hacer cualquier predicción, debido a que la precipitación puede ser muy variable de un año a otro y afectar en forma muy seria la germinación. Por lo tanto, se podrían observar patrones demográficos muy diferentes en diferentes años.

Con base en lo anterior podemos considerar que las plantas que están en un ambiente dado, crecen en realidad bajo condiciones muy

específicas. En cada sitio presentan un genotipo que puede expresarse en forma muy diferente en diferentes poblaciones. A este respecto, se menciona que diferentes genotipos, debido a la especialización de sus respectivos micrositios pueden tener demografías similares. Asimismo pueden existir diferencias genéticas en plantas de sitios muy cercanos, existiendo de esta forma una variabilidad demográfica no causadas por el ambiente.

Podemos considerar la revisión de Harper y White (1974), como la más adecuada para describir el ciclo de vida de las plantas anuales. Mencionan que dentro de las poblaciones de las especies anuales puede existir una estructura determinada de edades, determinada por los tiempos de germinación. En caso de presentarse una precocidad de pocos días en la fecha de germinación de algunos individuos en poblaciones densas, esta puede tener gran efecto en el vigor y presumiblemente en la sobrevivencia y la reproducción. Los primeros en germinar son, sin embargo, los que están más expuestos a diferentes adversidades que aquellos que son reclutados posteriormente.

Probablemente el trabajo que ha resultado seminal en el estudio de la demografía de plantas anuales, es el efectuado por Leverich y Levin (1979) con Phlox drummondii, donde muestran detalladamente las tablas de vida y fecundidad, así como las curvas de sobrevivencia de esta especie. La curva de sobrevivencia muestra una mortalidad

constante de semillas en el suelo (Tipo II) y después de la germinación la mortalidad es baja, hasta el momento de la reproducción (Tipo I) -lo que indica una alta sobrevivencia de las etapas juveniles y prereproductivas. También calcularon el valor de la tasa de reemplazamiento (R_0) -para ese año- obteniendo valores más altos que la unidad. Los valores de R_0 nos indican que sucede con el tamaño poblacional. Si $R_0 > 1$ la población se incrementa geoméricamente sin límite. Si $R_0 < 1$ la población decrece hasta extinguirse. Cuando $R_0 = 1$ la población se encuentra en equilibrio.

Arnold (1981), efectuó un estudio con Chaenorrhinum minus, una planta anual, sobre la dinámica de la población y la dispersión de las semillas. Encontró una gran mortalidad de plántulas anterior a la floración, probablemente debido a la herbivoría, sin embargo los individuos que sobrevivieron produjeron semillas. Los individuos que florecieron temprano tuvieron una adecuación más alta (número promedio de estructuras reproductivas por planta), que aquellos que florecieron más tarde durante la temporada.

Dolan y Sharitz (1984), en un estudio con una planta anual semiacuática, Ludwigia leptocarpa, observaron una curva de sobrevivencia del Tipo II y aunadas otras características mencionan que es una especie de estrategia "r". Observaron diferentes cohortes y concluyen que las diferencias en el tiempo de germinación -temprana y tardía-, no son definitivas para el tamaño final alcanzado por la especie. También mencionan que la especie tiene un banco de semillas muy pequeño o inexistente entre años.

Venable y Levin (1985b), trabajaron con una especie anual,

Heterotheca latifolia, que presenta dimorfismo somático (aquenios tipo rayo y disco), y observaron diferencias demográficas entre los dos tipos de aquenios. Los primeros tienen una longevidad mayor mientras que los segundos tienen valores más altos de germinación. Señalan, finalmente, que existe una variación sustancial en cuanto a micrositio en la población experimental.

Algunos trabajos hacen especial referencia a las curvas de sobrevivencia, tal es el caso del estudio de Sharitz y McCormick (1975), quienes trabajaron con Sedum smalli y Minuartia uniflora. Estas especies presentan curvas del tipo III, con una mortalidad muy alta, en los primeros estadios del ciclo de vida.

3.- POLIMORFISMO SOMÁTICO.

La distribución de frecuencias más común para el tamaño y forma de las semillas, es una normal. Es sin embargo, característico de algunas especies el producir dos o más tipos definidos de semillas. Así, el polimorfismo incluye la producción de semillas de diferentes tamaños, formas, latencias y/o estructura interna. El polimorfismo somático es la producción en una misma planta de dos o más tipos de semillas y es común en algunas familias como Chenopodiaceae, Compositae, Gramineae y Cruciferae. Los diferentes morfos en semillas polimórficas, pueden presentar diferentes papeles ecológicos, diferentes latencias (así la germinación ocurre a diferentes tiempos), pesos diferentes y en ocasiones diferentes

mecanismos de dispersión. En el polimorfismo somático los morfos no difieren genéticamente, aunque muchas veces el polimorfismo está asociado con diferencias en sistemas reproductivos como la cleistogamia y la casmogamia, de tal forma que un tipo es genéticamente más autógeno que el otro; sus proporciones son una función del fenotipo parental. El polimorfismo somático permite un nivel muy fino de ajuste a la proporción de morfos producidos, como el control genético de la proporción de aquenios tipo rayo y disco en la familia Compositae (Harper, Lovell y Moore 1970).

Silvertown (1984), señala que existen cinco generalizaciones principales sobre el desarrollo del polimorfismo somático en semillas:

- 1.- Las diferencias en el comportamiento de la germinación, están frecuentemente asociadas con, y son el resultado de: diferencias en el tiempo de iniciación del desarrollo de las semillas, el paso al cual procede y el punto en el cual se interrumpe o termina.
- 2.- El polimorfismo en el tamaño de la semilla, está frecuentemente correlacionado con el polimorfismo en la germinación.
- 3.- El polimorfismo dentro de la descendencia puede ocurrir entre semillas dentro de un fruto y/o entre semillas en diferentes frutos.
- 4.- El tipo o tipos de semillas producidas puede variar con el tiempo y con la temporada. Como resultado, la proporción de semillas latentes y no latentes producidos en una descendencia, puede variar dependiendo de cuando inicia y cuando termina la producción de semillas.
- 5.- El grado de polimorfismo presente en la descendencia puede ser

heredable.

Aunque estas generalizaciones no siempre se cumplen, p.ej: estudios realizados con la germinación de Ambrosia trifida, una planta anual que coloniza ambientes perturbados (y no presenta polimorfismo somático), mostraron un polimorfismo en la germinación, existiendo un gradiente muy amplio en cuanto a la temperatura óptima de la germinación, oscilando esta entre 8-41 °C. (Abul-Fatih y Bazzaz 1979).

También debemos mencionar que Silvertown esta haciendo referencia a plantas de la familia Leguminosae y estas generalizaciones no son enteramente aplicables a todas las familias de plantas que presentan polimorfismo somático. Dado que en ocasiones el polimorfismo está referido a sólo una de las cinco categorizaciones que elabora Silvertown o a alguna que no esta incluida en estas generalizaciones. Algunos ejemplos serían la producción de progenie clonal y sexual, descendencia entre y auto cruzable y también individuos que presenten órganos sexuales femeninos y masculinos (Venable 1985). Muchos autores sugieren que el polimorfismo somático representa una apuesta segura a la variación temporal del ambiente (Stebbins 1974 y Harper 1977).

MATERIAL DE ESTUDIO.

Organismo experimental.

Heterosperma pinnatum Cav. (Compositae), es una especie anual cuyo ciclo de vida inicia en marzo-mayo, terminando en octubre-noviembre. Esta planta presenta polimorfismo somático en los aquenios y es autógena. (D.L.Venable com.pers.)

La estructura de los aquenios varía en cada capítulo (polimorfismo somático), desde aquenios periféricos cóncavos, dorsalmente comprimidos, planos, que poseen un ala delgada, hasta los aquenios centrales, largos y delgados, que poseen dos (a veces tres o una) aristas en forma retrorsa (ver Sherff y Alexander 1955 y Villaseñor 1981).

Para este estudio hemos caracterizado el gradiente de aquenios producidos, en tres tipos: tipo central (C), son definidos por ser aquenios muy delgados, alargados, que poseen un pico, con un pequeño remanente del ala; por lo general, son de cinco a quince veces más largos que anchos. Los del tipo periférico (P), son cortos, anchos, alados, son al menos la mitad de anchos que de largos y usualmente cóncavos. Los del tipo intermedio (I), representan un amplio rango de morfologías, incluyendo todos los que tengan características que no sean puramente periféricas o centrales (Fig. 4).

El rango de distribución de la especie, va desde el Suroeste de Texas a Arizona, hasta Guatemala y Honduras; cubriendo toda la república mexicana.

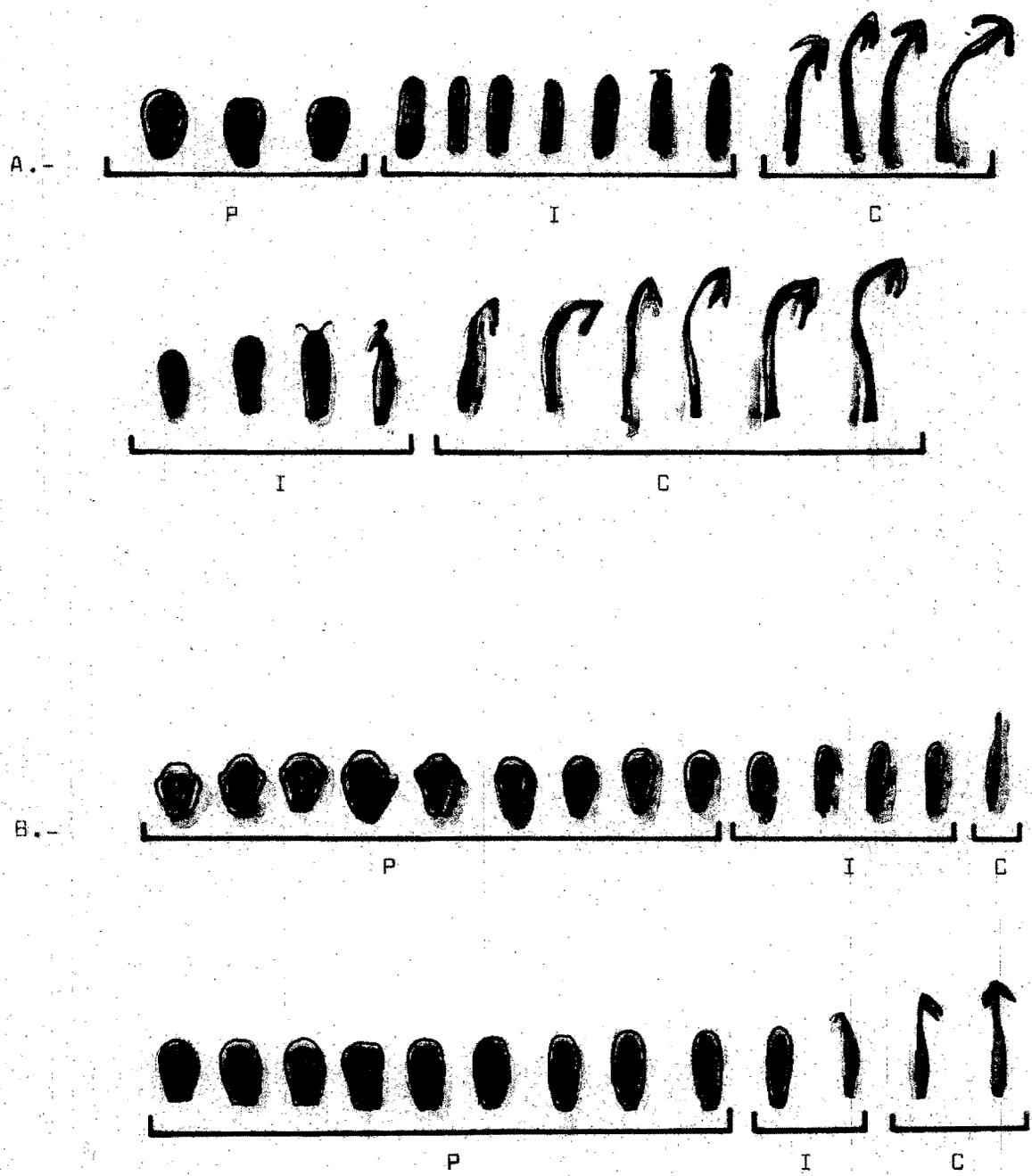


FIG.3.- Variación intraespecifica en el polimorfismo somático de *Heterosperma pinnatum*. (P)Achenes periféricos. (I) Achenes intermedios y (C) Achenes centrales. En dos poblaciones (A) Edo. de Morelos y (B) Edo. de Hidalgo.

METODOS.

El presente trabajo se llevo a cabo en seis sitios que difieren en parámetros ambientales como la precipitación y también difieren en el tipo de vegetación y la proporción de los diferentes tipos de aquenios producidos (Tabla 1). Estos sitios son lugares de alta perturbación principalmente por actividades humanas. Los sitios estan ubicados a lados de la carretera y son utilizados como paso a lugares de cultivo, también son sitios que sirven para actividades de pastoreo. Debido a esto son lugares que pueden presentar gran variación año con año. La elección de los sitios de estudio fue con base en la proporción de aquenios producidos en diferentes poblaciones naturales. Para esto se realizó una colecta en 40 poblaciones naturales, tomando 40 cabezuelas por población. Se eligieron aquellas poblaciones donde la proporción de aquenios tipo C o P fuera la mayor. También influyó la cercanía al D.F. para poder realizar visitas continuas. La idea fue contar con dos sitios con producción más sesgada hacia los morfos tipo P (Edo. de Hidalgo), dos con mayor sesgo hacia el tipo C (Edo. de Morelos) y dos sitios con el gradiente más continuo (Edo. de Mexico).

DISENO EXPERIMENTAL.

El trabajo de campo incluyó las siguientes fases:

Durante el mes de octubre de 1981 en la época de fructificación, se colectaron aquenios maduros provenientes de cabezuelas que estaban a punto de dispersar a los mismos. Estos aquenios se guardaron en bolsas de nylon en sus sitios de origen en

Tabla 1.- Características de la zona de estudio. Sitios, tipo de vegetación (segun Rzedowsky 1978), precipitación (segun Garcia 1973 y proporción de tipos de aquenios producidos (Venable et.al. en prensa)

Sitio	Tipo de Vegetación	pp Media anual (mm)	Proporción de aquenios	
			P	C
San Bartolo, Mex.	Sabana bajo cultivo	662.1	67.2	19.2
Tula, Hgo.	Sabana y acacia.	541.5	79.8	8.6
Golondrinas, Hgo.	Matorral xerófilo.	507.3	72.6	15.4
Teotihuacan, Mex.	Sabana bajo cultivo	559.6	60.0	16.0
Tlalnepantla, Mor.	Bosque de pino y roble.	1468.2	27.8	40.5
Tepoztlan, Mor.	Transición de bosque tropical y de pino.	1242.6	36.2	25.5

el campo. Estas se colocaron en forma superficial y bajo pequeños arbustos cercanos a donde fue realizado el experimento posteriormente. Esto último se hizo para conservar el mayor tiempo posible las condiciones naturales y no se llevaron al laboratorio -donde fueron separados por tipos-, sino hasta un mes antes de ser sembrados, cosa que ocurrió en el mes de diciembre del mismo año.

En cada sitio se sembraron 1200 aquenios (400 de cada uno de los tres tipos). La primera actividad consistió en remover la tierra a una profundidad de 5 cm. en líneas de 100 cm. de longitud. Posteriormente se llenaron los surcos con tierra del mismo que no tuviera semillas de H. pinnatum. En cada línea se sembraron aquenios de un sólo tipo, 50 por línea, para no confundir de que tipo provenia la plántula que emergiera. Se formaron bloques, cada uno constituido por tres líneas, correspondientes estas a cada tipo de semilla. Se formaron ocho bloques, obteniendo así un total de 24 líneas.

Dentro de un bloque, cada línea estaba separada entre si 10 cm. y los bloques lateralmente entre si, se encontraban separados 25 cm. Se dispusieron cuatro bloques de esta forma, los otros cuatro bloques estaban separados por un "pasillo" de 90 cm. y la disposición de bloques era la misma (Fig.4). Este diseño fue repetido en los seis sitios de estudio.

Las semillas se sembraron en el mes de diciembre, antes del inicio de la germinación que en ese año ocurrió en marzo. A partir de las primeras lluvias que disparan la germinación, se tomaron cada 10 días los censos de germinación, anotando la posición de cada

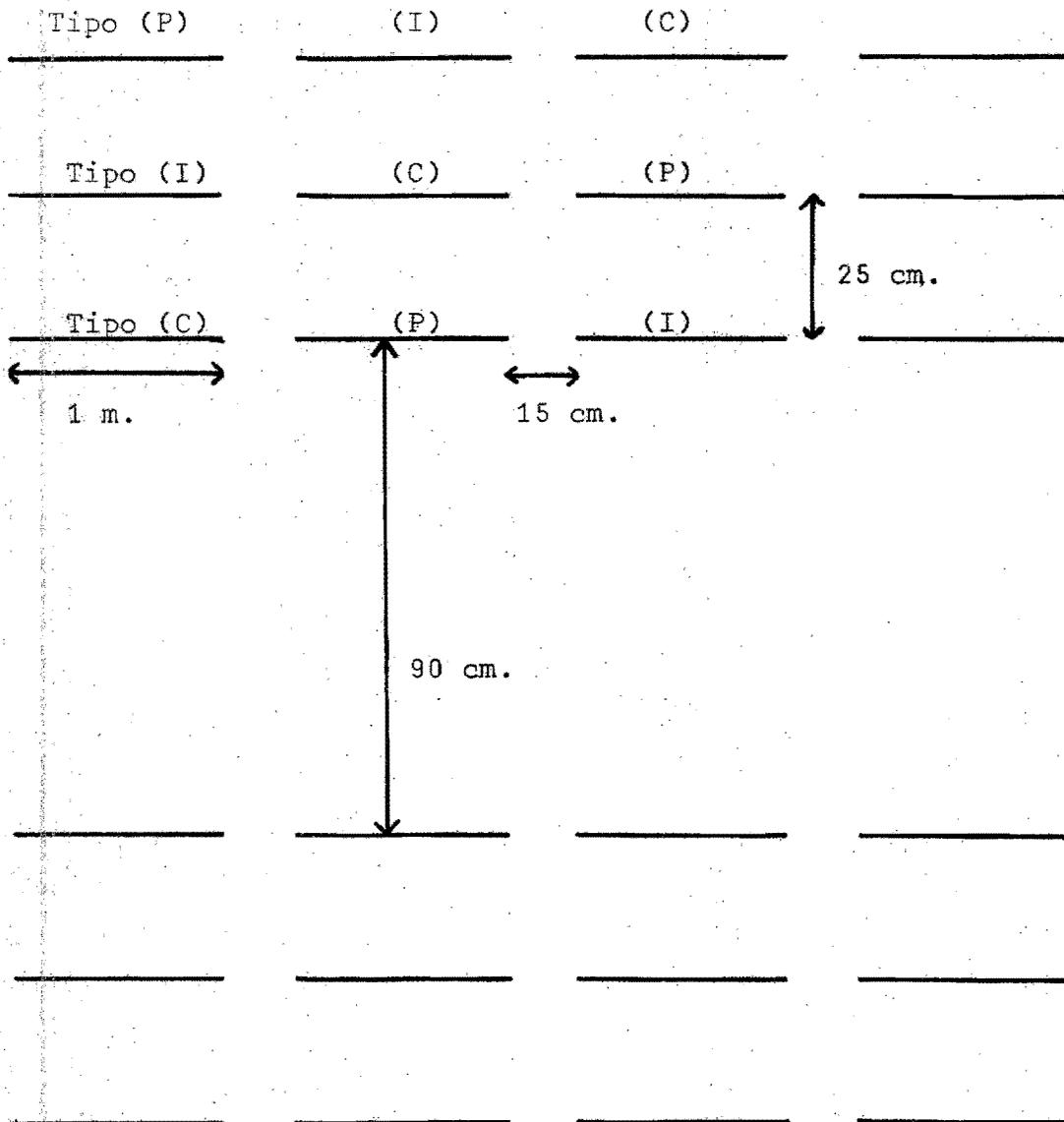


Fig. 4.- Diseño experimental para los sitios de estudio de la demografía de Heterosperma pinnatum.

plántula nueva en cada línea de 100 cm. También se anotaban las plántulas que morían entre cada censo; cuando las plántulas empezaron a producir hojas, se midió el tamaño -largo y ancho- de las mismas.

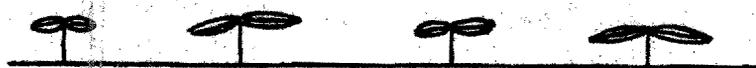
Cuando las plántulas dejaron de emerger, los censos se espaciaron a cada 20 días y a las medidas anteriores se añadió la de número de cabezuelas en floración y posteriormente en fructificación. Las cabezuelas maduras se contaron y desprendieron de la planta que las producía, para evitar que se contara dos veces la misma cabezuela. Sólo se consideraba el número de cabezuelas maduras y estos valores son los que se usaron para determinar la tasa de reproducción (R_0).

Para conocer la proporción de aquenios producidos de cada tipo, cuando se inició la fructificación de determinadas plantas en cada línea -elegidas estas en forma aleatoria-, se cosecharon sus cabezuelas y en el laboratorio se contó cuantos aquenios de tipo (P, I y C), se presentaban en cada cabezuela. También se midió la longitud de los aquenios tipo C y se anotó la frecuencia con que se presentaban aristas en los distintos tipos de aquenio.

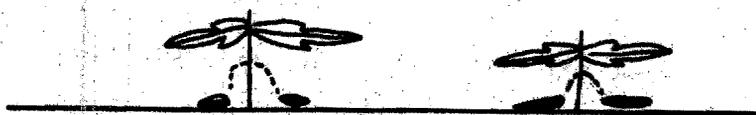
Los parámetros medidos, se reúnen en la Fig. 5.

Con los datos crudos de sobrevivencia se construyeron las tablas de vida para cada población, en caso de existir más de una cohorte se elaboraron tablas de vida para las diferentes cohortes.

También se calculó el porcentaje de germinación, probabilidad de establecimiento, probabilidad de sobrevivencia a adulto y reproducción total en cada línea. Dichos estadios fueron



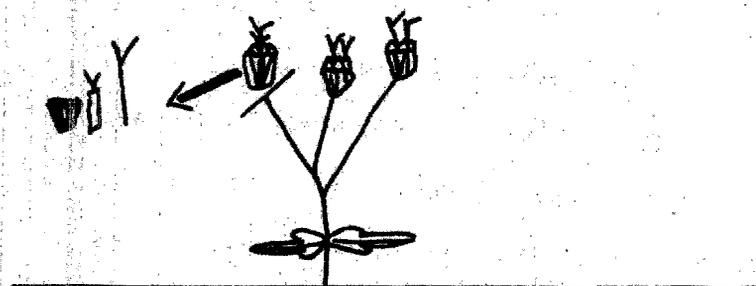
GERMINACION (número de plántulas que emergieron).



ESTABLECIMIENTO (cuando se desechan los cotiledones c.a.1 cm.)



SOBREVIVENCIA A ADULTO (cuando el individuo produce flores).



REPRODUCCION (número de achenios de c/tipo producidos por los individuos reproductivos).

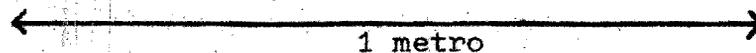


Fig. 5.- Parámetros obtenidos en el estudio demográfico de Heterosperma pinnatum.

aquenos germinados.

iii).- Sobrevivencia a adulto: número de plantas que se reproducen / número total de plantulas establecidas.

iv).- Reproducción total: número promedio de aquenos producidos por los individuos que sobreviven a adulto.

En este caso también cada estadio se consideró para cada tipo de aquenio por separado.

Por lo que respecta al banco de semillas, en cada sitio se guardaron 500 aquenos de la misma colecta de octubre, en 10 bolsas de nylon -50 semillas por bolsa- y se colocaron muy cerca de los bloques experimentales. En la época de fructificación (septiembre-octubre), se recogieron las bolsas y en el laboratorio se contó el número de semillas que permanecían vivas (desechando las vacías y conservando las otras); posteriormente se devolvieron a los sitios de origen dentro de las mismas bolsas y en marzo en la nueva época de germinación, se contaron cuantas permanecían vivas aun.

También se evaluó, fuera de los dos tipos de criterio, la fecha promedio de germinación, FPG, con el fin de conocer si para los diferentes tipos de aquenio en cada población, existen diferencias en el tiempo de germinación. El valor de FPG, se obtuvo através de un cociente. Primero se obtuvo el producto del número de aquenos germinados por el número del censo (a cada censo correspondía un número entero, empezando por 1, correspondiendo así el número 1 al primer censo, el 2 al segundo, etc.). Posteriormente se obtuvo la sumatoria de estos productos y se dividió entre los aquenos germinados en total para cada tipo. Desde luego el mínimo valor que

puede obtener este número es la unidad. La expresión para obtener este valor, es la siguiente:

$$FPG = \frac{\sum_{i=1}^n \text{número de plántulas emergidas en el censo } i \text{ (número de censo)}}{\text{número total de plántulas emergidas.}}$$

Cabe recordar que es la misma expresión para los tres tipos de morfos en las diferentes poblaciones.

Para evaluar las diferencias entre sitios y entre tipos, los datos se analizaron mediante un análisis de varianza con bloques aleatorios (Zar 1974); se efectuaron también pruebas de "G" (Sokal y Rohlf 1981), para conocer si existían diferencias en germinación y en establecimiento para los diferentes tipos en cada uno de los seis sitios de estudio.

RESULTADOS.

Banco de semillas.

En algunos sitios, las bolsas de las semillas eran sustraídas o arrancadas. En los sitios Tula, Hgo., Teotihuacan, Mex., Tepoztlan, Mor. y Golondrinas, Hgo. se conservaron todas las bolsas. En Tlalnepantla, Mor, se perdieron 5 bolsas (250 semillas) y en San Bartolo, Mex. 4 bolsas (200 semillas).

El número de semillas que permanecieron en el banco fue de 50 y 71 durante la primera fecha de registro, encontrándose un promedio de 7.4 semillas vivas aún, por bolsa por sitio, con relativamente poca variación (Tabla 2). Para la segunda fecha, los números que permanecen en el banco decrecen drásticamente (2-6) semillas, por sitio.

Germinación.

Sitio 1 (San Bartolo, Mex.) Se observó en la fecha de germinación de abril, que la germinación total es casi igual para los tres tipos de aquenio y el análisis de varianza no muestra diferencias significativas entre los tipos (Tabla 3). Se efectuó una prueba de "G", para conocer si por un tipo de semilla dado, existían diferencias significativas entre bloques y se obtuvo que para los tipo I y P, existen diferencias significativas ($p < 0.005$, Tabla 4).

Sitio 2 (Tula, Hgo.). Se presentaron dos fechas de germinación (mayo y julio). En la primera fecha los aquenios del tipo C, presentan valores significativamente mayores que los del tipo P

Tabla 2.- Banco de semillas de Heterosperma pinnatum en los seis sitios de estudio.

Sitio	número de semillas vivas (octubre 82)	número de semillas vivas (marzo 83)
San Bartolo, Mex.	62	4
Tula, Hgo.	71	6
Golondrinas, Hgo.	55	3
Teotihuacan, Mex.	50	6
Tlalnepantla, Mor.	50	3
Tepoztlan, Mor.	67	2

Tabla 3.- Análisis de variancia para los parámetros de ciclo de vida de Heterosperma pinnatum. (Criterio I, ver sección de métodos).

	SAN BARTOLO	TULA	GOLONDRINAS	TEOTIHUACAN	TLALNEPANTLA	TEPOZTLAN
GERMINACION (%)						
TIPO C	10.6	35.2	19.0	36.8	26.6	24.0
TIPO I	14.0	39.7	13.2	43.8	16.0	24.7
TIPO P	12.5	36.0	7.7	28.8	20.3	21.7
F (7,2)	0.62	0.79	9.06	5.76	1.99	0.31
p	n.s.	n.s.	0.002	0.01	n.s.	n.s.
ESTABLECIMIENTO(%)						
TIPO C	2.2	15.2	2.7	26.0	23.0	23.7
TIPO I	6.0	20.2	3.5	33.5	14.7	24.7
TIPO P	4.7	24.2	0.7	23.5	16.2	21.5
F (7,2)	1.34	1.47	1.49	4.97	3.41	0.31
p	n.s.	n.s.	n.s.	0.02	n.s.	n.s.
SOBREVIVENCIA A ADULTO (%)						
TIPO C	1.0	---	---	20.7	16.5	10.7
TIPO I	2.2	---	---	24.1	11.0	14.5
TIPO P	3.5	---	---	18.2	12.0	11.5
F (7,2)	1.85	---	---	1.56	5.48	0.92
p	n.s.	---	---	n.s.	0.01	n.s.
REPRODUCCION TOTAL (AQUENIOS PRODUCIDOS)						
TIPO C	90	---	---	1674	2188	1024
TIPO I	153	---	---	2160	1124	1304
TIPO P	306	---	---	1456	1815	1215
F (7,2)	2.41	---	---	2.34	3.69	0.50
p	n.s.	---	---	n.s.	0.05	n.s.

(prueba de t, pareada, g.l.=7, $p < .01$). En la segunda fecha los del tipo P presentaron valores más altos que los del tipo C (prueba de t pareada, g.l.=7 $p < .10$), Fig. 6.a.). En este sitio encontramos un patrón similar al reportado por Venable et.al. 1986), en el que se observa que los primeros en germinar son los que pierden más rápidamente la latencia (tipo C) y las que germinan en mayor número en la segunda fecha son las que permanecen mayor tiempo en el suelo conservando la latencia (tipo P). Aún con estas diferencias temporales en la germinación, no existen diferencias significativas entre tipos en el número total de aquenios germinados (Anova, N.S. Tabla 3). Para los tipos I, P, y C, existen diferencias significativas entre bloques, en el número total de aquenios germinados (prueba de "G", Tabla 4).

En el sitio 3 (Golondrinas, Hgo.), encontramos una fecha de germinación (mayo), donde el valor mayor corresponde a los aquenios del tipo C. En este sitio no existió una fecha de germinación tardía. El análisis de varianza nos indica que existen diferencias significativas entre tipos en el porcentaje de germinación (Tabla 3). Con la prueba de "G" encontramos que para los tipo C y para el tipo P existen diferencias significativas entre bloques (Tabla 4).

En el sitio 4 (Teotihuacan, Mex.), podemos distinguir diferentes fechas de germinación. Este sitio presenta un patrón similar al del sitio Tula, Hgo, en el que existe una mayor germinación en mayo de aquenios tipo C e I, que del tipo P (Fig. 6b). En la fecha tardía (julio), es ligeramente mayor la germinación del tipo P; (comparando los 3 tipos -temprano y tarde- $X^2 = 6.7$, g.l.=2, $p < .04$ y comparando

los tipos P y C -temprano y tarde- $X^2 = 4.2$, g.l.=1, $p < .04$). El análisis de varianza para el total de semillas germinadas, incluyendo todas las cohortes, muestra diferencias significativas para los grupos (Tabla 3). En total germinan mas de los tipo C e I, que del tipo P. Con la prueba de "G", tenemos que para los tipo P y C existe una diferencia significativa ($p < .025$), entre bloques para germinación total (Tabla 4).

En el sitio 5 (Tlalnepantla.Mor.), existen dos diferentes fechas de germinación (Fig. 6c). La primera, en mayo, donde los aquenios tipo C, muestran una mayor emergencia y durante la segunda fecha (julio), los tipos P y C, muestran igual número de semillas germinadas. En este sitio los aquenios tipo C, germinan en mayor cantidad en ambas cohortes. Pero existe un "pequeño patrón", en cada cohorte. En la primera cohorte existió al principio mayor germinación de los del tipo C (comparando los tres tipos $X^2 = 5.6$, g.l.=2, $p < .06$; comparando tipo P y C, $X^2 = 5.6$, g.l.=1, $p < .02$). En la segunda cohorte se repitió un patrón semejante, pero con menor numero de aquenios germinados y las diferencias obtenidas con una prueba de X^2 no fueron significativas. Comparando la germinación entre tipos sin considerar cohortes, no existen diferencias significativas (Tabla 3). Con la prueba de "G", para todos los tipos de aquenios encontramos diferencias significativas, en la germinación total, entre bloques ($p < .005$, Tabla 4).

Sitio 6 (Tepoztlan,Mor.), observamos solamente una fecha de germinacion (mayo), donde los tres tipos de aquenio presentan valores de germinacion muy similares. El analisis de varianza nos

Tabla 4.- Diferencias en la germinación entre tipos de aquenio, debidas al efecto de bloque para los seis sitios de estudio.

Sitio	Tipo de Aquenio	G	Significancia	g.l.
San Bartolo, Mex.	P	30.9	0.005	7
	I	22.9	0.005	7
	C	11.8	n.s.	6
Tula, Hgo.	P	33.0	0.005	7
	I	37.9	0.005	7
	C	18.9	0.010	7
Golondrinas, Hgo.	P	13.7	0.025	5
	I	4.5	n.s.	7
	C	22.0	0.005	7
Teotihuacan, Mex.	P	17.2	0.025	7
	I	10.1	n.s.	7
	C	16.5	0.025	7
Tlalnepantla, Mor.	P	47.5	0.005	7
	I	20.7	0.005	7
	C	50.2	0.005	7
Tepoztlan, Mor.	P	9.7	n.s.	7
	I	16.4	0.025	7
	C	18.5	0.025	7

TULA, HGO.

tipo P ●
tipo I ▲
tipo C ○

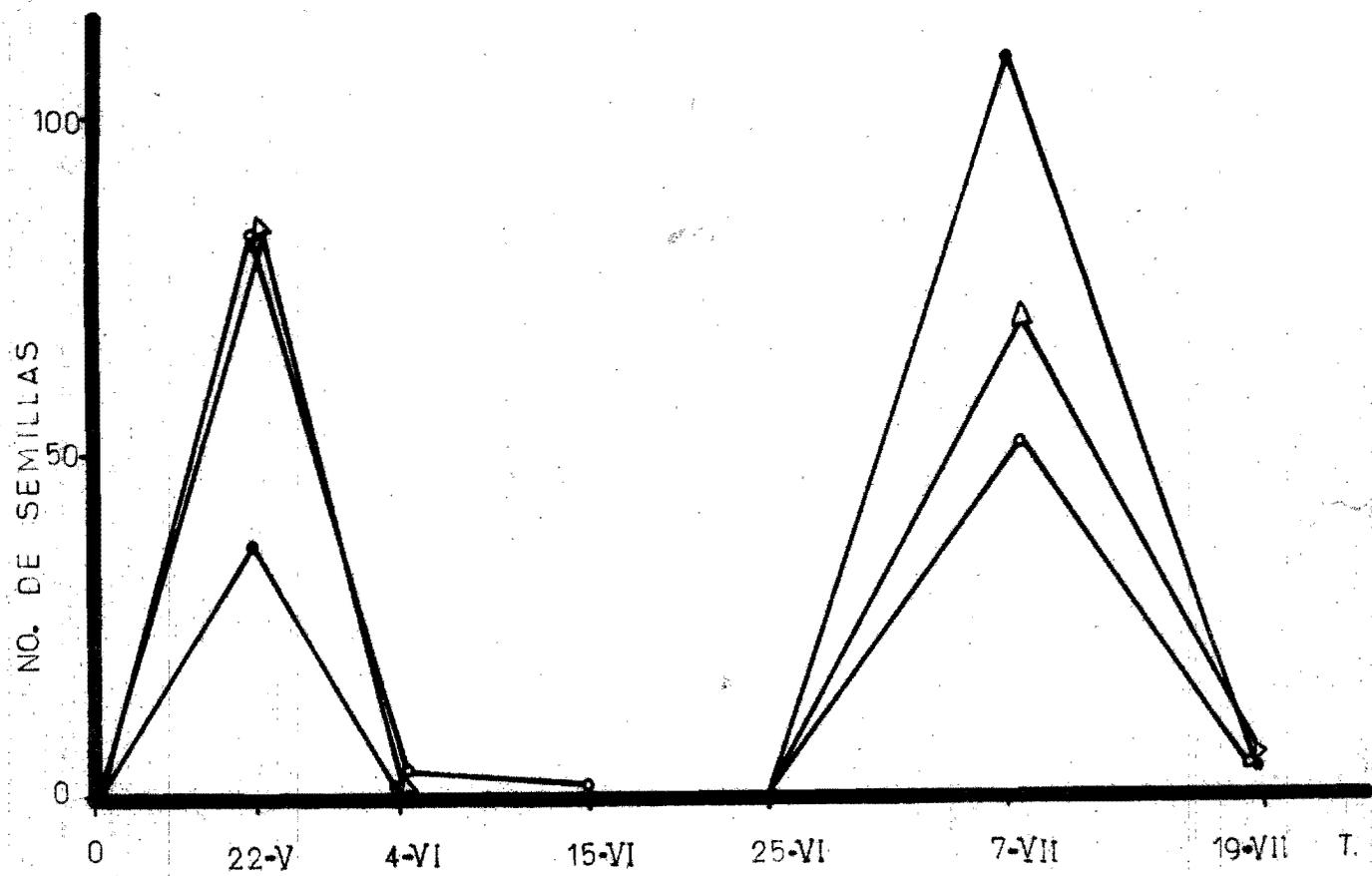


Fig. 6a.- Número de semillas germinadas de Heterosperma pinnatum, en diferentes fechas, para el sitio Tula, Hgo.

tipo P 
tipo I 
tipo C 

TEOTIHUACAN, MEX.

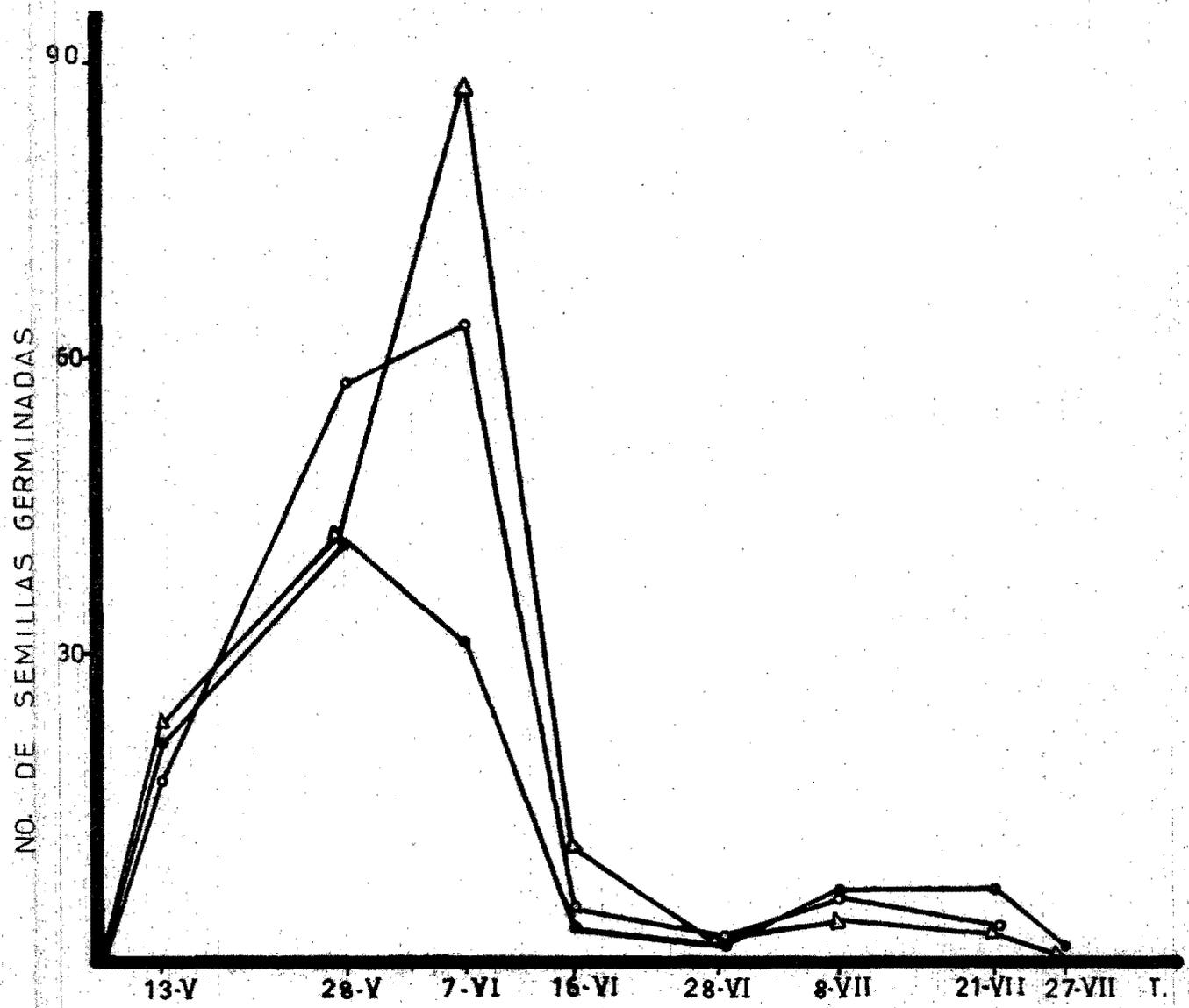


Fig. 6b.- Número de semillas germinadas de Heterosperma pinnatum, EN DIFERENTES fechas para el sitio Teotihuacan, Mex.

tipo P ●—●
tipo I ▲—▲
tipo C ○—○

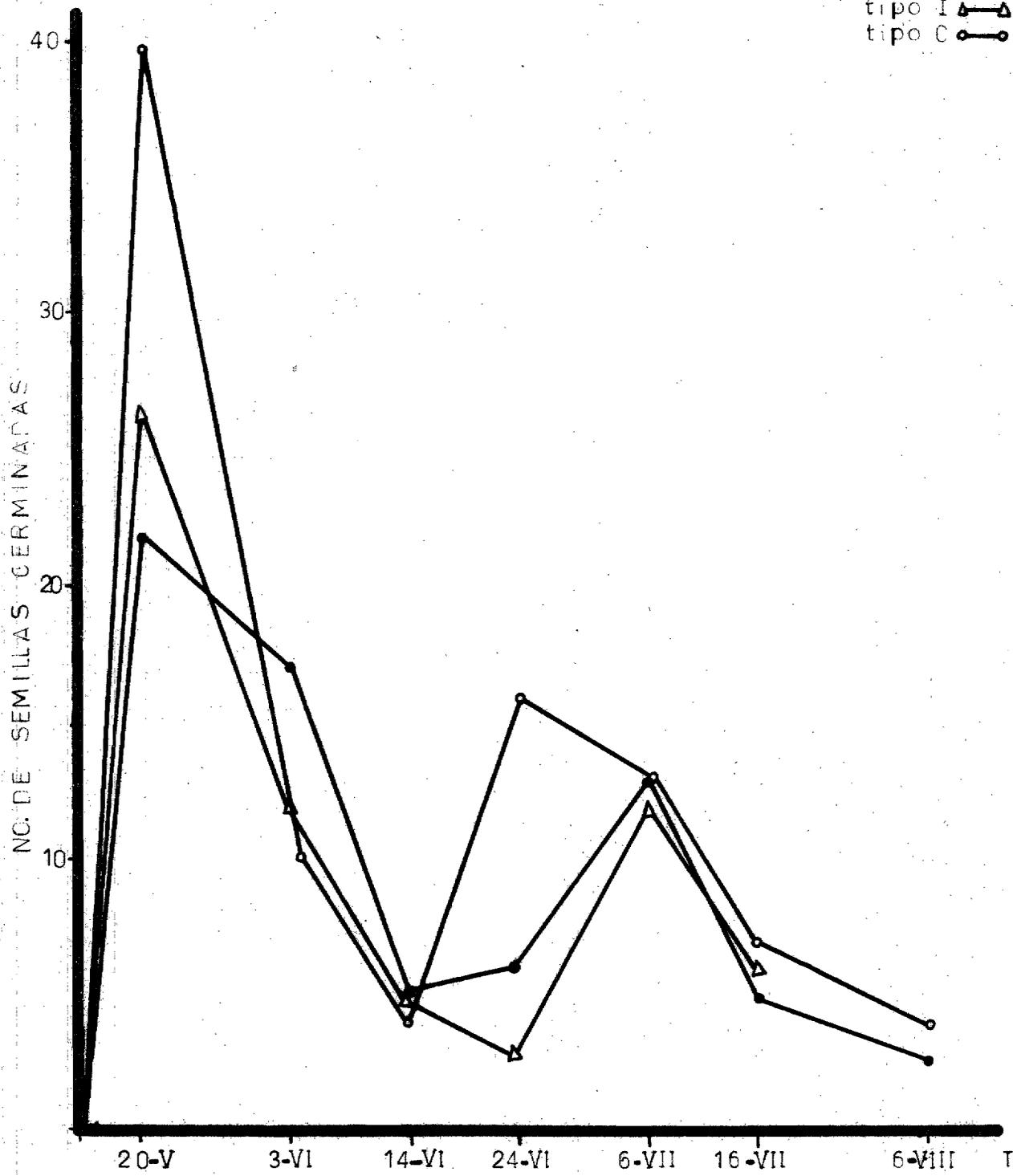


Fig. 6c.- Número de semillas germinadas de *Heterosperma pinnatum*, en diferentes fechas para el sitio Tlalnepantla, Mor.

Tabla 5.- Valores de la fecha promedio de germinación (FPG), para los tres diferentes tipos de aquenio de Heterosperma pinnatum en los seis sitios de estudio.

Sitio	Tipo	FPG
San Bartolo, Mex.	P	1.16
	I	1.23
	C	1.03
Tula, Hgo.*	P	4.07
	I	2.80
	C	2.60
Golondrinas, Hgo.	P	1.56
	I	1.15
	C	1.24
Teotihuacan, Mex.	P	2.60
	I	2.60
	C	2.20
Tlalnepantla, Mor.	P	2.30
	I	2.30
	C	2.30
Tepoztlan, Mor.	P	5.12
	I	5.34
	C	5.23

* Valores estadísticamente significativos para la prueba de F ($p < 0.05$).

indica que no hay diferencias significativas entre los tipos (Tabla 3). En la prueba de "G", observamos que los tipos I y C, tienen efectos de bloque significativo (Tabla 4).

Estos datos están referidos al criterio I únicamente, debido a que esta categorización no existe en el criterio II.

Los valores obtenidos para la fecha promedio de germinación, se presentan en la Tabla (5). Solamente para el sitio Tula, Hgo. existen diferencias significativas para el análisis de varianza, de las diferencias entre tipos ($p < .05$). En los sitios Teotihuacan, Mex., San Bartolo, Mex. y Golondrinas, Hgo. las FPG para el tipo P, son las más tardías; en Tepoztlan, Mor. lo son para el tipo I y finalmente en Tlalnepantla, Mor. la FPG es igual para los tres tipos.

Establecimiento.

El éxito en establecerse fue afectado por la fecha de germinación en las poblaciones con varias cohortes. En Tula, Hgo. las plántulas que provienen de aquenios tipo C, I y P, tuvieron, 16%, 35% y 23% de sobrevivencia respectivamente, para la cohorte de mayo. En la cohorte de junio la sobrevivencia para los tipos P, C e I, fue de 76%, 82% y 84% respectivamente. Se observa que las diferencias son muy grandes, existiendo una mortalidad muy alta en la primera cohorte. Se comparó la probabilidad de sobrevivencia entre las dos cohortes, por medio de una prueba de t pareada, las diferencias resultaron significativas ($t \text{ pareada} = -5.0 \text{ g.l.} = 7, p < .001$). Esto nos indica que el riesgo de germinación temprana es mayor que el de

germinar tarde.

En Teotihuacan, Mex., los riesgos de germinación temprana fueron menores que en Tula, Hgo. (el establecimiento promedio de los tres tipos fue de 75%), aunque en forma similar al sitio anterior, la probabilidad de sobrevivencia es mayor para la segunda cohorte (establecimiento promedio 89%). Estas diferencias se compararon también con la prueba de t pareada (t pareada = -1.8, g.l.=7, $p < .06$). En estos dos sitios germinaron más del tipo C en la primera cohorte y más del tipo P en la segunda. El éxito de establecerse fue muy afectado por la fecha de germinación en Tula y en Teotihuacan, aunque para el último sitio la diferencia fue menor.

En Tlalnepantla, Mor. no existió gran diferencia en el establecimiento entre los tipos comparando dos cohortes de germinación, pero se observa un "pequeño patrón" dentro de cada cohorte. Los aquenios que germinan en la primera cohorte (25-V), tuvieron mayor establecimiento (98%), que los que germinaron en las fechas 3-VI y 14-VI (86%). Se compararon estos valores con una prueba de χ^2 y los resultados obtenidos nos muestran que si existen diferencias significativas ($\chi^2 = 7.0$ g.l.=1, $p < .01$). Aparentemente los que germinan temprano tienen unas semanas con mayor precipitación, para establecerse antes de que el sitio estuviera seco. Por su parte los que germinan un poco después (3-VI y 14-VI), tuvieron una mayor mortalidad. Así, con el "pequeño patrón" de la cohorte temprana, observamos que las probabilidades de establecerse son mejores para las fechas tempranas, que las tardías; en contraste con los sitios Tula, Hgo. y Teotihuacan, Mex.

Con respecto al establecimiento de los tipos, sin considerar cohortes, se observa que en Tula, Hgo. fueron más exitosos los del tipo P, posteriormente los del tipo I y finalmente los del tipo C, aunque estas diferencias -totales-, no fueron significativas (Tabla 6). Utilizando el criterio I (% de semillas establecidas del total de sembradas), se observa que fueron más exitosos los del tipo P, posteriormente los del tipo I y finalmente los del tipo C, aunque tampoco existieron diferencias significativas.

En Teotihuacan, Mex., la probabilidad de establecerse, dada la germinación (Criterio II); también fue mayor para los del tipo P que para los del tipo I y el establecimiento de los del tipo C fue todavía menor. En esta población las diferencias en germinación total fueron tales que el porcentaje de las semillas sembradas que se establecieron fue mayor para el tipo I, que para los tipos C y P.

En Tlalnepantla, Mor. el establecimiento de los aquenios germinados (Criterio II) fue mayor para los tipo I (Tabla 6), pero por semilla sembrada (Criterio I), fue mayor para los del tipo C (Tabla 3).

Las demás poblaciones tuvieron una cohorte de germinación y en San Bartolo, Mex. fue mayor el establecimiento de los del tipo P. En Golondrinas, Hgo. para los tipos I y P; finalmente en Tepoztlan, Mor. el establecimiento es igual para los tres tipos (Tabla 6).

Se efectuó una prueba de "G", para conocer si existían diferencias entre bloques, para el establecimiento. En 7 de los 18 casos existen diferencias significativas entre bloques. En San Bartolo, Mex. sólo existen diferencias significativas entre bloques

Tabla 6.- Análisis de variancia para los parámetros de ciclo de vida de Heterosperma pinnatum. (Criterio II, ver sección de métodos).

	SAN BARTOLO	TULA	GOLONDRINAS	TEOTIHUACAN	TLALNEPANTLA	TEPOZTLAN
ESTABLECIMIENTO (%)						
TIPO C	22.0	43.0	14.0	66.0	86.0	99.0
TIPO I	43.0	50.0	21.0	76.0	93.0	100.0
TIPO P	38.0	62.0	20.0	82.0	80.0	100.0
F (7,2)	1.38	1.21	0.18	5.24	0.43	1.00
p	n.s.	n.s.	n.s.	0.01	n.s.	n.s.
SOBREVIVENCIA A ADULTO (%)						
TIPO C	29.0	---	---	79.0	65.0	46.0
TIPO I	33.0	---	---	81.0	65.0	54.0
TIPO P	70.0	---	---	79.0	69.0	50.0
F (7,2)	2.71	---	---	0.59	0.74	0.40
p	n.s.	---	---	n.s.	n.s.	n.s.
REPRODUCCION PROMEDIO						
TIPO C	45	---	---	40	66	48
TIPO I	35	---	---	45	51	45
TIPO P	44	---	---	40	76	53
F (7,2)	1.29	---	---	1.84	0.22	3.20
p	n.s.	---	---	n.s.	n.s.	n.s.

para el tipo I. En Tula,Hgo. existen diferencias para los tres tipos. En Golondrinas,Hgo. existen diferencias significativas para el tipo I y para el C. En Teotihuacan,Mex. existen diferencias significativas para el tipo P. Finalmente en Tlalnepantla y Tepoztlan,Mor. no existen diferencias significativas para ninguno de los tres tipos (Tabla 7).

Curvas de sobrevivencia y tablas de vida.

En los sitios San Bartolo,Mex., Golondrinas,Hgo. y Tepoztlan,Mor. sólo observamos una fecha de germinación y las curvas de sobrevivencia y las tablas de vida corresponden a una sola cohorte. En Tlalnepantla,Mor. existieron dos fechas de germinación, pero en la segunda cohorte la muestra es muy pequeña y sólo se presentan curvas de sobrevivencia y tablas de vida para una cohorte. En los sitios Tula,Hgo. y Teotihuacan,Mex. se hicieron las curvas de sobrevivencia y las tablas de vida para dos diferentes cohortes, en las cuales se muestra la germinación temprana y tardía. En estas dos poblaciones la sobrevivencia fue mayor para las cohortes tardías, reflejando el mismo patrón presentado en la sección de establecimiento.

En San Bartolo,Mex. (Fig.7a), Tlalnepantla,Mor. (Fig.7g), Tepoztlan,Mor. (Fig.7h), así como en las dos cohortes del sitio Teotihuacan,Mex. (Figs. 7e y 7f), encontramos curvas de sobrevivencia del tipo I de Deevey y Pearl. En Golondrinas,Hgo. la curva de sobrevivencia se acerca al tipo II (Fig.7d). El sitio Tula,Hgo. fue destruido, pero previo a esto, las curvas de

Tabla 7.- Diferencias en el establecimiento entre tipos de aquenio, debidas al efecto de bloque para los seis sitios de estudio.

Sitio	Tipo de Aquenio	G	Significancia	g.l.
San Bartolo, Mex.	P	4.9	n. s.	7
	I	13.2	0.025	7
	C	10.5	n. s.	6
Tula, Hgo.	P	19.6	0.005	7
	I	23.3	0.005	7
	C	33.6	0.001	7
Golondrinas, hgo.	P	8.5	n. s.	5
	I	21.4	0.005	7
	C	14.9	0.025	7
Teotihuacan, Mex.	P	5.9	n. s.	7
	I	0.0	n. s.	7
	C	16.2	0.025	7
Tlalnepantla, Mor.	P	6.4	n. s.	7
	I	13.3	n. s.	7
	C	2.7	n. s.	7
Tepoztlan, Mor.	P	0.0	n. s.	7
	I	0.0	n. s.	7
	C	0.0	n. s.	7

sobrevivencia para la germinación temprana eran del tipo III (Fig. 7b) y la cohorte de la germinación tardía muestra una curva del tipo I (Fig. 7c). Las tablas de vida correspondientes a cada una de estas curvas, se encuentran en el Apéndice 1.

Un parámetro importante de las tablas de vida es el valor de la esperanza de vida (E_x). Este número nos da información sobre cuantos intervalos de tiempo, puede sobrevivir un individuo vivo, en un intervalo de tiempo dado. En los sitios San Bartolo, Mex. y Tula, Hgo. se observan incrementos en los valores de E_x alrededor del tercer intervalo de tiempo. En la población Teotihuacan, Mex. solo los aquenios tipo C de la segunda cohorte, presentan incrementos en los valores de E_x del tercer al quinto intervalo de edad (Apéndice 1). En las ocasiones en que los valores de E_x aumentan, los valores de la sobrevivencia (l_x) se mantienen constantes, así como la mortalidad (q_x) adquiere valores muy bajos, por lo regular cercanos a cero.

Sobrevivencia a adulto.

En San Bartolo, Mex. las plantas provenientes de aquenios tipo P, tuvieron mayor sobrevivencia desde plántula establecida hasta planta reproductiva (Criterio II), aunque estas diferencias no fueron significativas (Tabla 6). El por ciento de aquenios sembrados que sobrevivieron hasta el estado adulto (Criterio I), fue mayor para los aquenios tipo P, posteriormente para los del tipo I y finalmente para los del tipo C; aunque en este caso tampoco se detectaron diferencias estadísticamente significativas (Tabla 3).

SAN BARTOLO , MEX.

tipo P ●—●
tipo I ▲—▲
tipo C ○—○

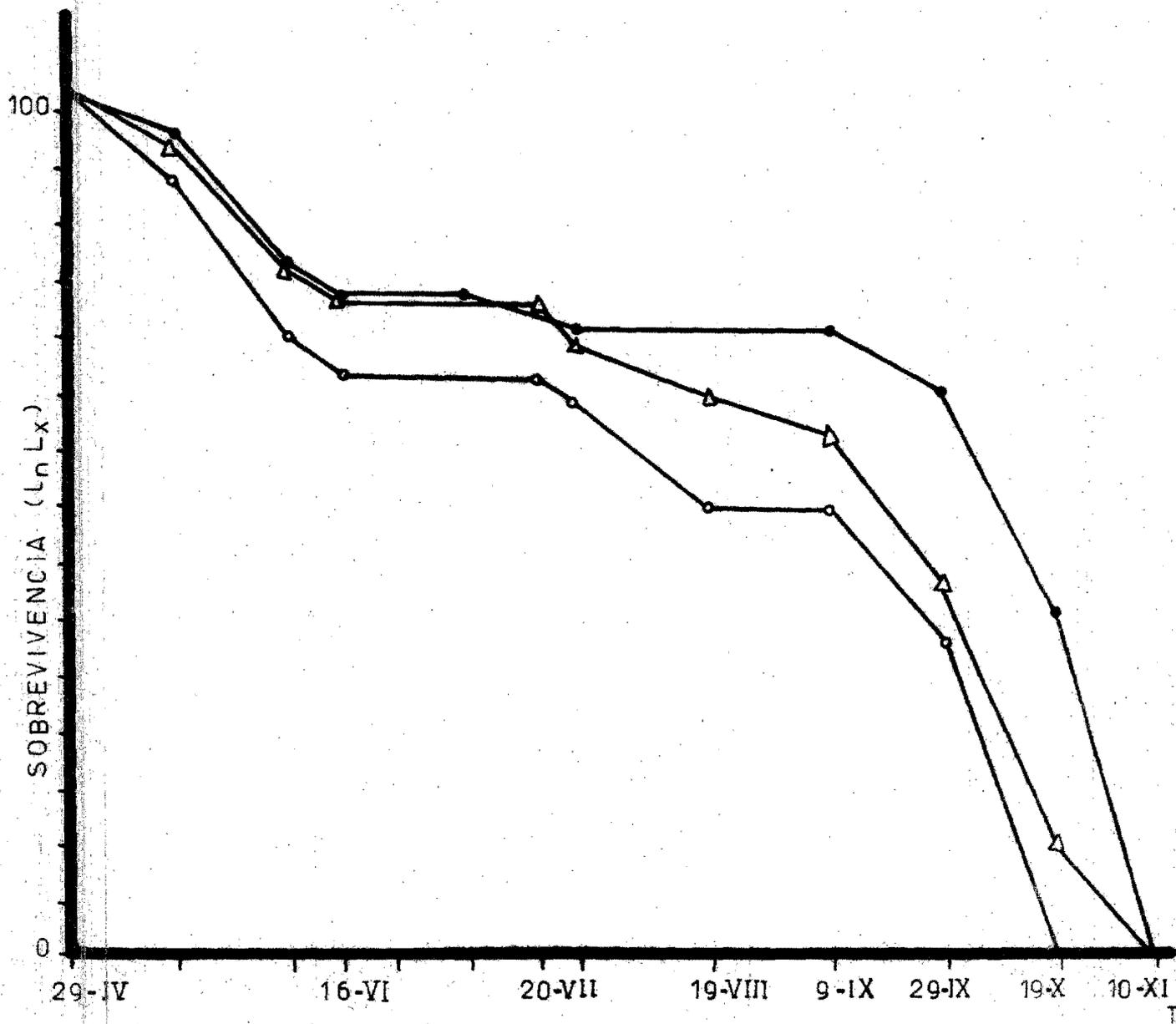


Fig. 7a.- Curva de sobrevivencia para el sitio San Bartolo, Mex.

TULA, HGO.

tipo P	●
tipo I	▲
tipo C	○

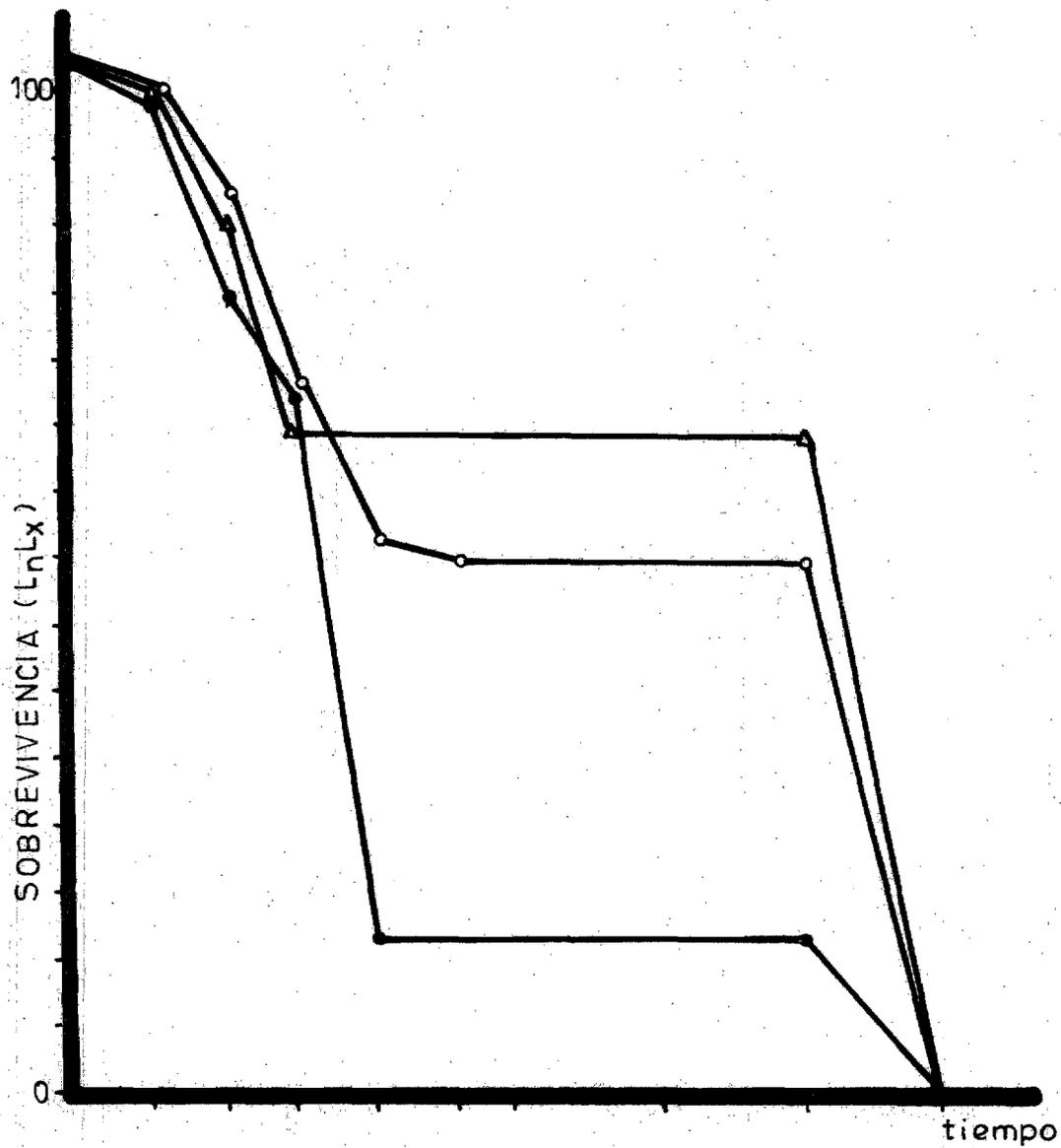


Fig. 7b.- Curva de sobrevivencia para los tres tipos de morfos de *Heterosperma pinnatum*, en el sitio Tula, Hgo. (cohorte temprana, 22-V-82).

TULA, HGO.

tipo P 
tipo I 
tipo C 

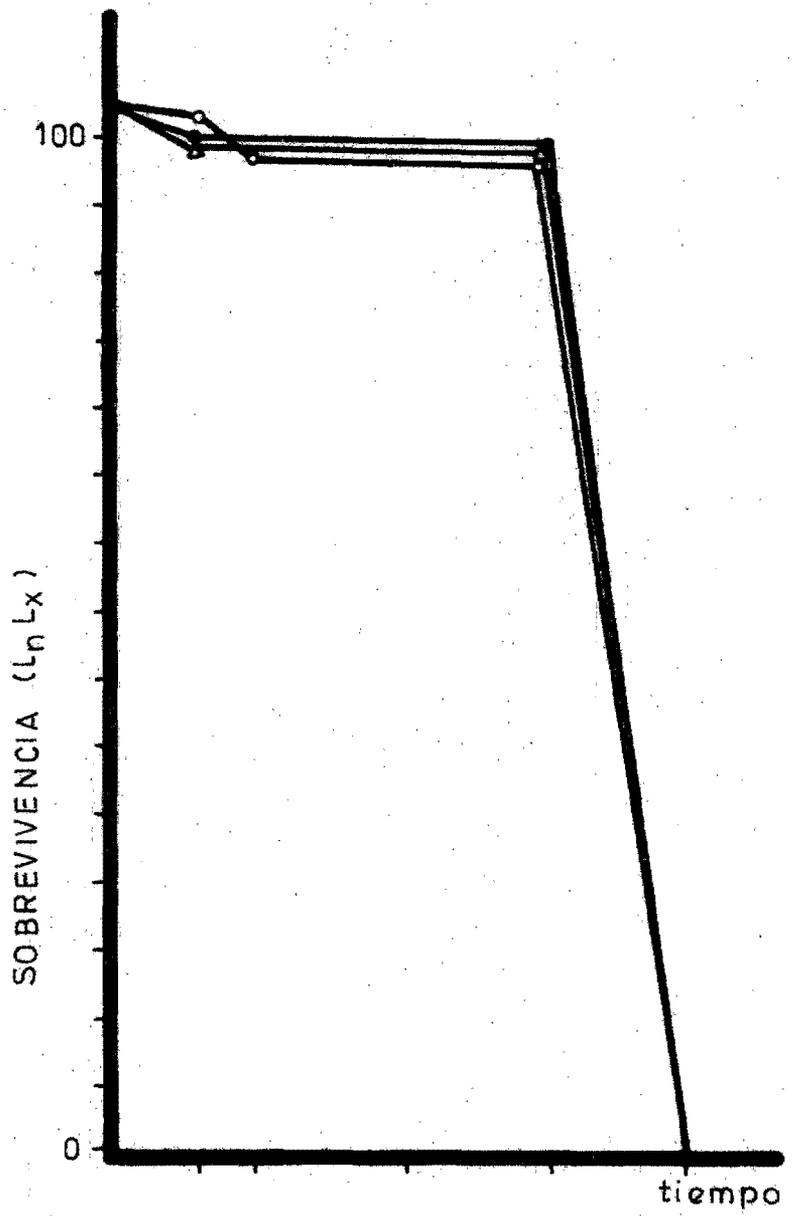


Fig. 7c.- Curva de sobrevivencia para los tres tipos de morfos de *Heterosperma pinnatum*, en el sitio Tula, Hgo. (cohorte tardía 7-VII-82).

GOLONDRINAS , HGO.

tipo P 
tipo I 
tipo C 

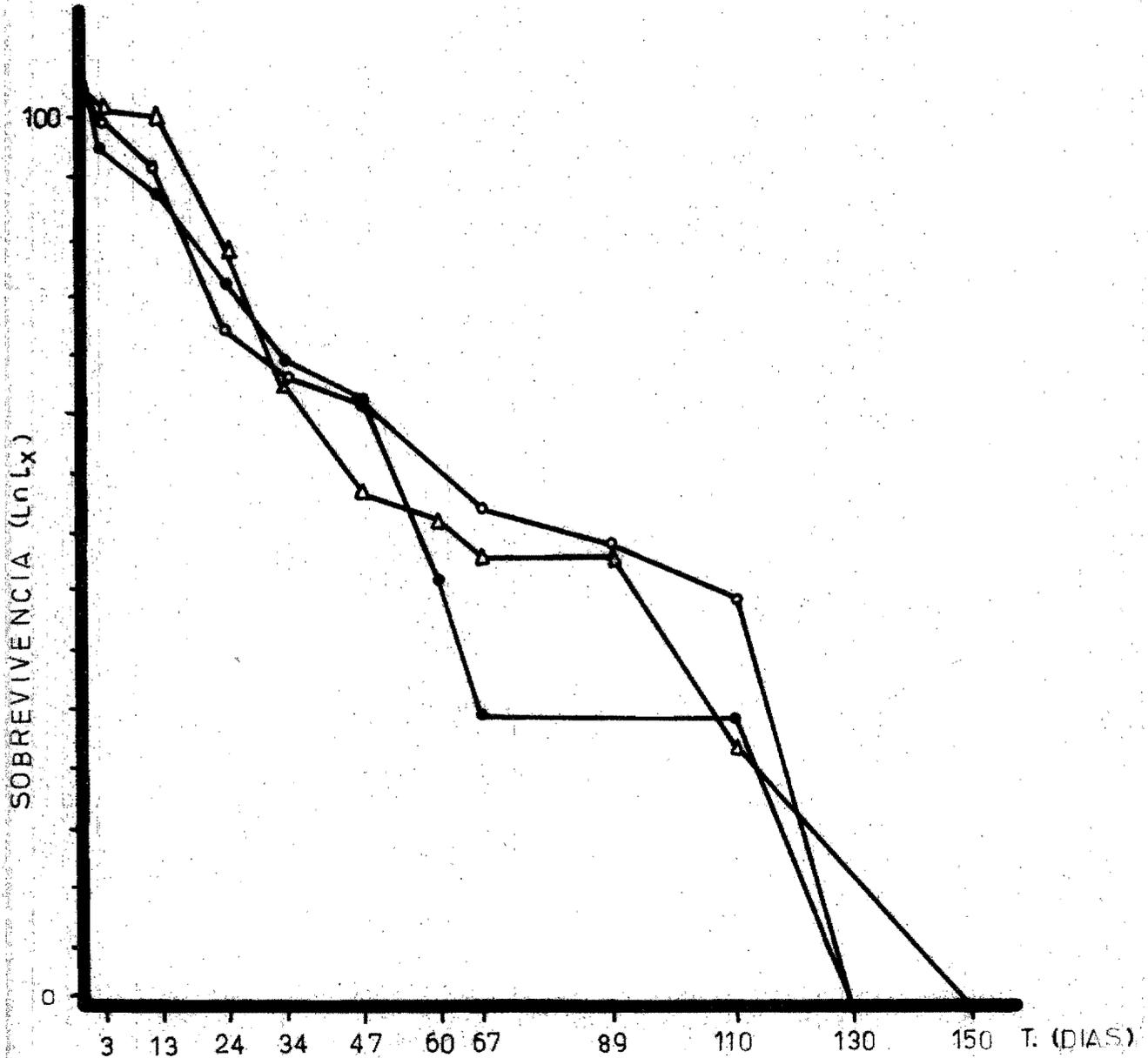


Fig. 7d.- Curva de sobrevivencia para los tres tipos de morfos de Heterosperma pinnatum en el sitio Golondrinas, Hgo.

TEOTIHUACAN, MEX.

tipo P ●—●
tipo I ▲—▲
tipo C ○—○

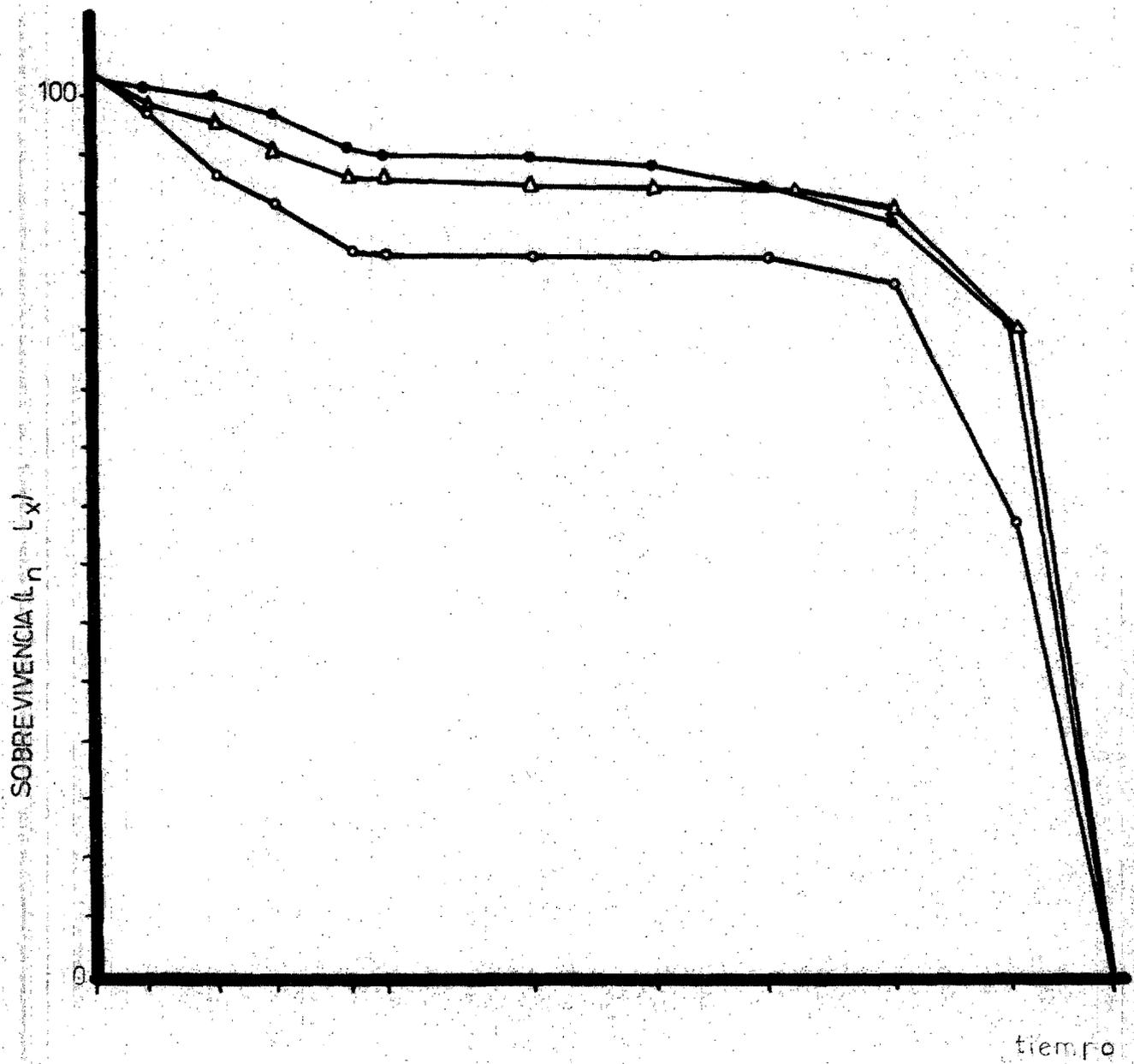


Fig. 7e.- Curva de sobrevivencia para los tres tipos de morfos de Heterosperma pinnatum, en el sitio Teotihuacan, Mex. (cohorte temprana 22-V-82).

TEOTIHUACAN, MEX.

50.

tipo P 
tipo L 
tipo C 

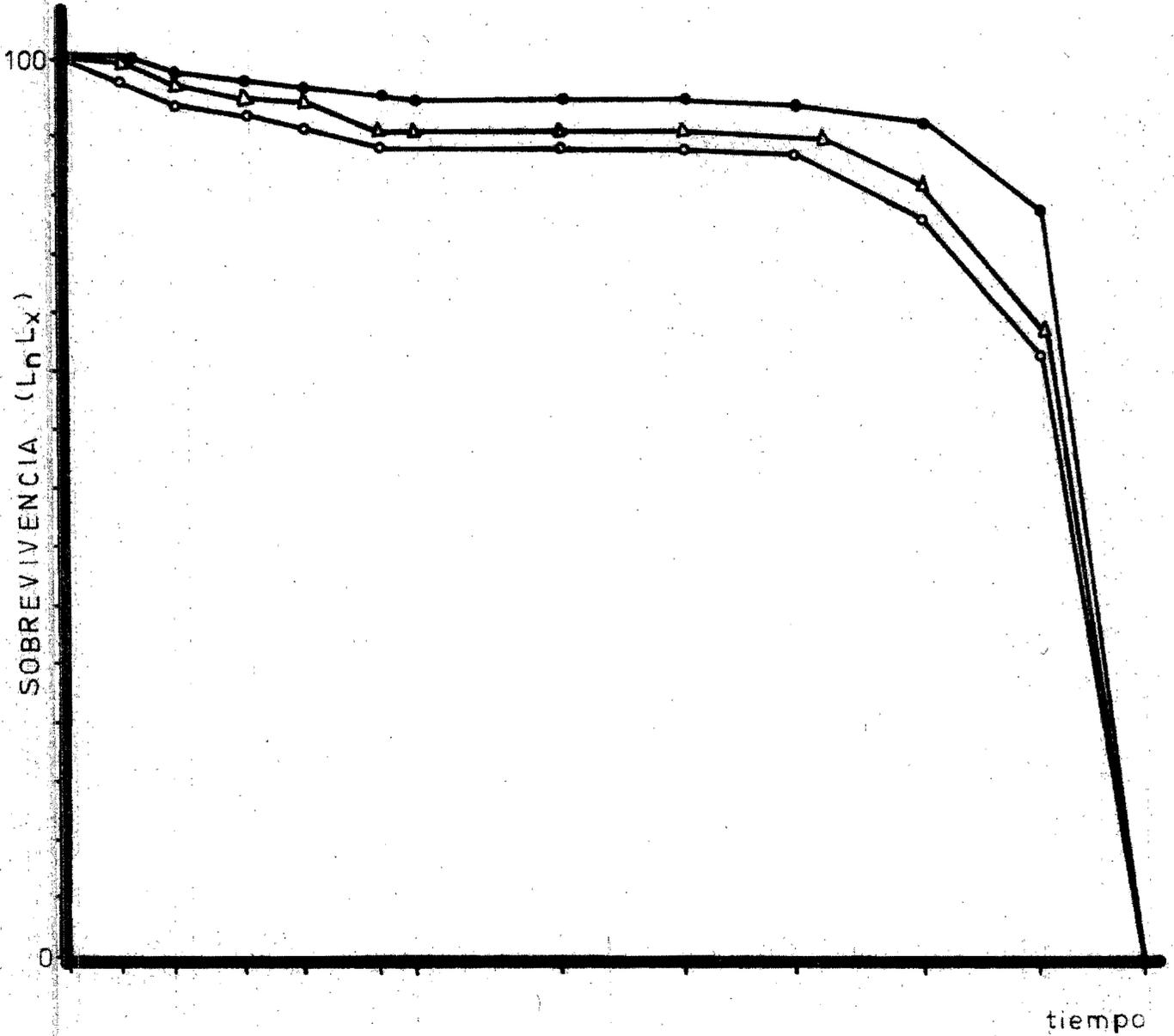


Fig. 7f.- Curva de sobrevivencia para los tres morfios de *Heterosperma pinnatum*, en el sitio Teotihuacan, Mex. (cohorte tardía 7-VII-82).

TLALNEPANTLA, MOR.

51.

tipo P —●—
tipo I —▲—
tipo C —○—

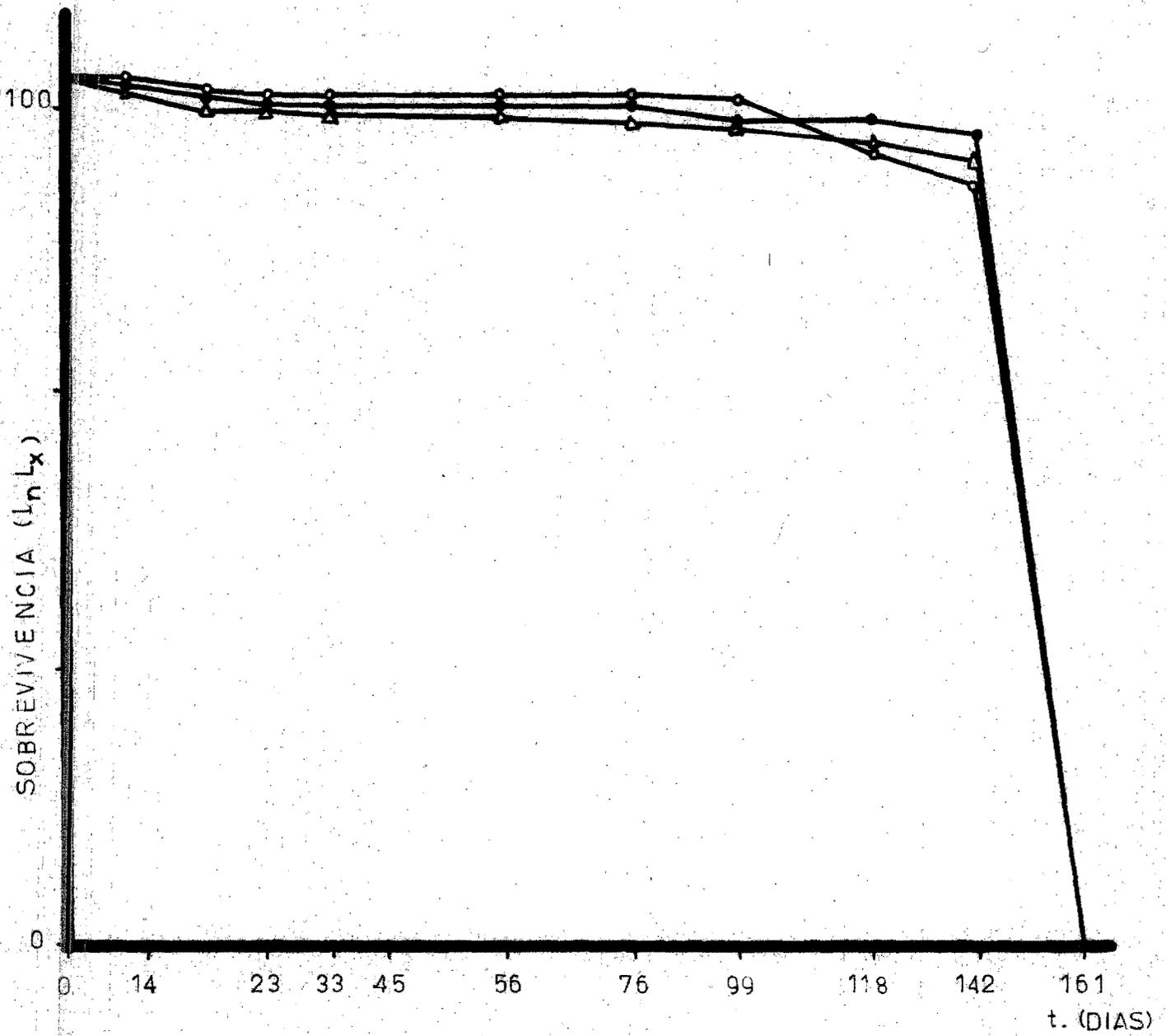


Fig. 7g.- Curva de sobrevivencia para los tres tipos de morfos de Heterosperma pinnatum, en el sitio Tlalnepantla, Mor.

TEPOZTLAN, MOR.

52.

tipo P ○—○
tipo I ▲—▲
tipo C ●—●

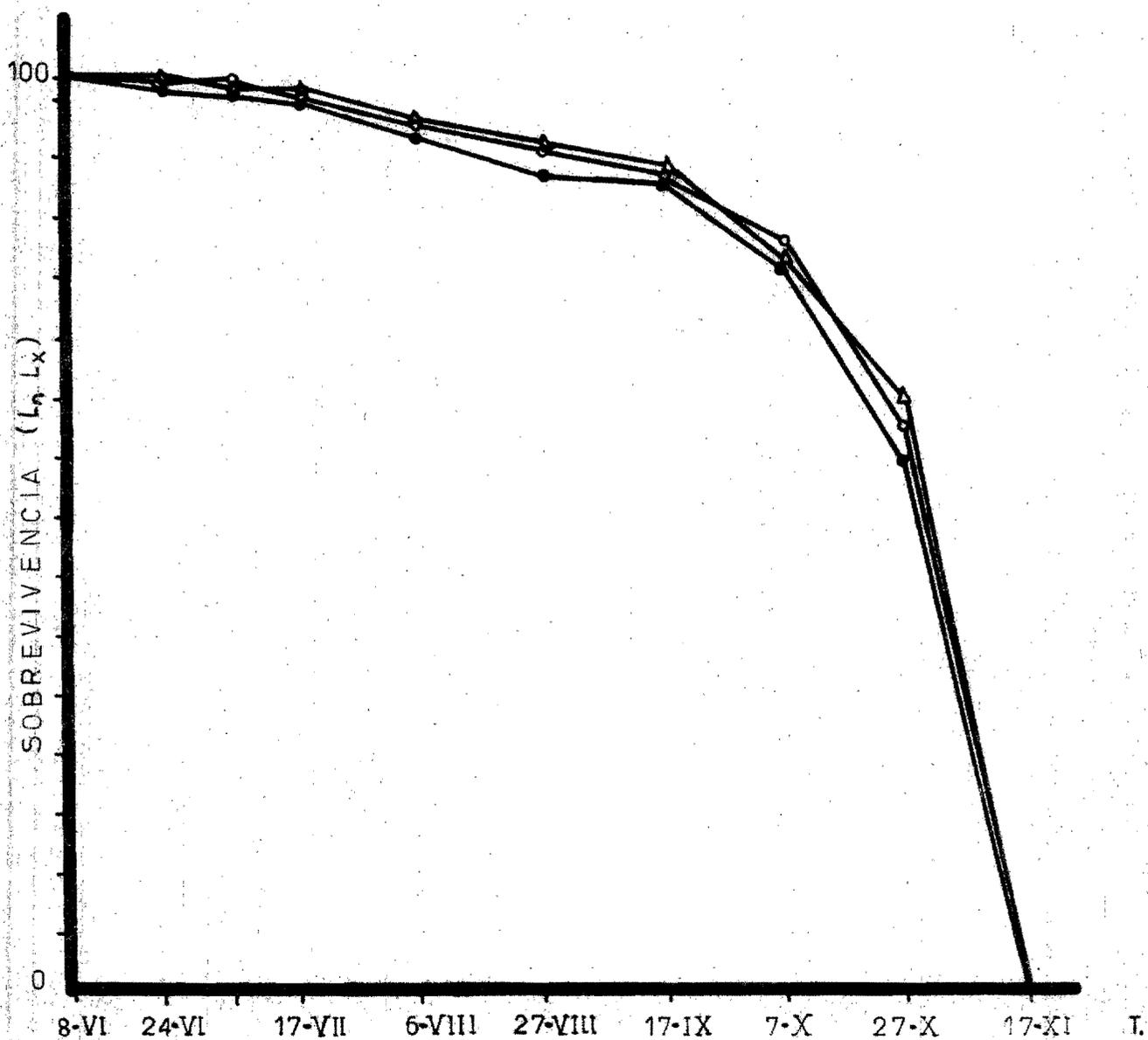


Fig. 7h.- Curva de sobrevivencia para los tres tipos de morfos de Heterosperma pinnatum, en el sitio Tepoztlan, Mor.

En el sitio Golondrinas, Hgo., existió una gran mortalidad de las plántulas posterior al establecimiento y debido a la baja sobrevivencia y al tamaño de muestra tan pequeño hemos eliminado este sitio de esta categoría (Tabla 3). También se eliminó el sitio Tula, Hgo., en la misma tabla, debido al hecho de que el sitio fue destruido antes de la reproducción.

En Teotihuacan, Mex. existieron dos cohortes, donde en la primera germinaron más del tipo C y más del tipo P en la segunda. El establecimiento fue ligeramente mayor en la segunda cohorte. La sobrevivencia de una plántula establecida hasta que esta alcanza la etapa adulta, es mayor para las plantas provenientes de la primera cohorte, los valores son de 80% contra 58%. Se intentaron evaluar estas diferencias con una prueba de t pareada ($t = 1.7$, g.l.=7, $p < .08$), la cual nos mostró que no existen diferencias significativas. Sin considerar las diferencias temporales, no existieron diferencias entre tipos, con respecto a la probabilidad de pasar de plántula establecida a adulto (Criterio II, Tabla 6), ni tampoco desde aquenio sembrado hasta adulto (Criterio I, Tabla 3).

En Tlalnepantla, Mor. la sobrevivencia de la primera cohorte fue de 68% contra 70% de la segunda, se efectuó una prueba de t pareada para observar si existían diferencias significativas y dicha prueba no resultó significativa ($t = 0.03$, N.S.). Dentro de la primera cohorte, la sobrevivencia de plántula a individuo adulto, fue mayor para los que germinaron primero, lo que nos presenta la misma situación que se observa para el establecimiento (74% contra 58%, prueba de t pareada $t = 1.75$, g.l.=3, N.S.; $X^2 = 3.57$, g.l.= 1,

p < .06). Considerando las cohortes juntas, no existen diferencias entre tipos en la sobrevivencia desde plántula hasta a adulto (Criterio II, Tabla 6). Tomando en cuenta la sobrevivencia desde aquenio sembrado hasta adulto (Criterio I, Tabla 3), los del tipo C fueron los que obtuvieron los valores más altos.

En Tepoztlan, Mor. no se observaron diferencias significativas en esta categoría para el Criterio I, ni tampoco para el Criterio II (Tablas 3 y 6).

Reproducción.

En San Bartolo, Mex. la reproducción promedio por adulto fue casi igual para los tres tipos (Criterio II, Tabla 6). La reproducción por aquenio sembrado (Criterio I), fue 2 veces mayor para los del tipo P, que para los del tipo I y 3 veces mayor para los del tipo P que para los del C; aunque estas últimas diferencias no fueron estadísticamente significativas (Tabla 3).

En Tula, Hgo. y Golondrinas, Hgo. no fueron analizados por las razones antes mencionadas.

En Teotihuacan, Mex. la reproducción total por adulto, fue muy similar para los tres tipos (Tabla 6). La reproducción por aquenio sembrado (Criterio I), fue mayor para los del tipo I, con los tipos P y C teniendo valores casi iguales (Tabla 3). No existen diferencias estadísticamente significativas según el análisis de varianza para este parámetro. Se pueden atribuir estas diferencias a que los aquenios tipo I germinan en mayor número y que casi todos lo hicieron en la primera cohorte. Se cuantificó la reproducción por

cohortes, obteniéndose que en la primera en promedio se produjeron 13.48 aqúenios por individuo, el tipo de aqúenio que produjo mayor cantidad de aqúenios en esta cohorte, fué el del tipo C, seguido de los del tipo I y finalmente los del tipo P. Para la segunda cohorte, se observa un incremento en la reproducción promedio por individuo, resultando que se produjeron 14.008 aqúenios por individuo reproductivo; en esta cohorte produjeron mayor cantidad de aqúenios los del tipo I, seguidos de los del tipo C Y los que produjeron menor número de aqúenios fueron los del tipo P.

En Tlalnepantla, Mor. se observaron diferencias significativas entre tipos, para reproducción promedio por aqúenio sembrado (Criterio I, Tabla 3), siendo los del tipo C los que tienen mayor reproducción, luego los del tipo P y finalmente los del tipo I. Cuando se hace un análisis global, juntando cohortes, se observa que no existen diferencias significativas entre tipos, en cuanto a reproducción por adulto (Criterio II, Tabla 6). En este sitio también se cuantificaron las diferencias entre cohortes, siendo mayor la reproducción promedio mayor para los individuos de la primera cohorte que para los de la segunda: 25.05 aqúenios por individuo v.s. 20.70 aqúenios por individuo. Globalmente el tipo de aqúenio que produjo mayor número de aqúenios en la primera cohorte fué el tipo C, seguido de los del tipo P y por último los del tipo I. Para la segunda cohorte también el tipo C es el que produce mayor cantidad de aqúenios, seguido de los del tipo I y finalmente los del tipo P. Viendo las características de historia de vida, se nota que las diferencias en reproducción total están influenciadas por las

diferencias en germinación.

En la población Tepoztlan, Mor., donde sólo existió una fecha de germinación, no se observaron diferencias estadísticamente significativas para la reproducción total (Criterio I, Tabla 3), ni tampoco para la reproducción promedio (Criterio II, Tabla 6). Viendo los valores obtenidos, tenemos que en reproducción total, los que obtuvieron valores más altos fueron los del tipo I, posteriormente los del tipo P y finalmente los del tipo C. En cuanto a la reproducción promedio, se observa que los valores más altos corresponden a los del tipo P, seguidos de los del tipo C y finalmente de los del tipo I.

Tamaño.

Aquí, se muestran los tamaños finales alcanzados por los individuos en promedio en las diferentes poblaciones de estudio. En los sitios más húmedos fue en donde se alcanzaron los mayores tamaños y en los sitios más secos los tamaños finales alcanzados son menores.

Se han evaluado estas diferencias entre todas las poblaciones, así como dentro de poblaciones, cuando existieron dos cohortes diferentes.

Los tamaños entre poblaciones se compararon con el coeficiente de correlación por rangos de Spearman y no se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas ($RHO = 0.9428$, N.S.). Los tamaños finales promedio (altura y ancho, en cm^2), se presentan para todas las poblaciones, no se excluye ningún individuo, todos aquellos que

germinaron independientemente del tamaño al cual hayan muerto, han sido considerados (Tabla 8).

En los sitios San Bartolo, Mex. y Teotihuacan, Mex. las plantas provenientes de aquenios tipo P alcanzaron los mayores tamaños, posteriormente los del tipo I y finalmente los del tipo C. en Tula, Hgo. y Golondrinas, Hgo. los aquenios tipo I produjeron las plantas de mayor tamaño, luego las del tipo P y finalmente las del tipo C. En Tlalnepantla, Mor. los aquenios que dieron origen a las plantas de mayor tamaño fueron los del tipo P, posteriormente los del tipo C y finalmente los del tipo I. Por último, en la población Tepoztlan, Mor. de los aquenios del tipo C provienen los individuos que presentaron mayor talla, después están los que se originaron de los del tipo I y finalmente, los que han surgido de los aquenios del tipo P.

Para aquellos sitios en los que hubieron dos cohortes, se obtuvo el tamaño promedio por cohorte y se compararon los valores por una prueba de t. En el sitio Teotihuacan, Mex. los individuos de la primera cohorte alcanzaron tamaños mayores que los de la segunda cohorte (7.77 cm. contra 6.44 cm.), la prueba de t pareada, no mostró diferencias estadísticamente significativas ($t = -1.72$, g.l.=3; N.S). En la primera cohorte, los del tipo P, alcanzaron los tamaños mayores, seguidos de los I y los C; para la segunda cohorte, los del tipo I tienen mayor tamaño, después los del tipo P y finalmente los del tipo C.

En el sitio Tula, Hgo. se observa que las plantas de las segunda cohorte, presentan tamaños mayores que los de la primera cohorte.

Tabla 8.- Tamaños finales promedio (altura X ancho en cm.) alcanzados por las plantas provenientes de los diferentes tipos de aqueño en los seis sitios de estudio.

Sitio	Tipo de aqueño (tamaño)
San Bartolo, Mex.	P (3.3 X 3.2)
	I (2.7 X 2.7)
	C (2.5 X 2.5)
Tula, Hgo.*	P (2.2 X 1.0)
	I (2.4 X 1.1)
	C (2.0 X 1.1)
Golondrinas, Hgo.	P (1.1 X 1.0)
	I (1.2 X 1.0)
	C (1.1 X 1.0)
Teotihuacan, Mex.	P (8.9 X 7.2)
	I (7.6 X 6.3)
	C (6.6 X 5.4)
Tlalnepantla, Mor.	P (12.5 X 10.0)
	I (9.8 X 8.8)
	C (12.1 X 10.4)
Tepoztlan, Mor.	P (10.0 X 9.1)
	I (10.2 X 9.3)
	C (10.7 X 9.2)

* Este sitio no representa los valores alcanzados hasta el final del ciclo de vida, debido a que fue destruido.

Los tamaños para la segunda cohorte fueron de 2.98 cm. por 1.38 cm. alcanzados por los individuos de la primera cohorte. Los tamaños finales son muy similares dentro de ambas cohortes, en la primera los aquenios del tipo C dieron origen a las plantas de mayor tamaño, después los del tipo I y finalmente los del tipo P. En la segunda cohorte, los aquenios del tipo I fueron los que produjeron plantas de mayor tamaño, seguidos de los del tipo C y por último los del tipo P.

Otro sitio en el que encontramos dos cohortes, es Tlalnepantla, Mor. y también se obtuvieron los tamaños promedio para las diferentes cohortes. En la primera, los individuos que provienen de los aquenios tipo C, alcanzaron mayores tamaños, seguidos de los del tipo P y por último por las plantas producidas por los aquenios tipo I. Para la segunda cohorte, los individuos que provienen de los aquenios tipo I son los que alcanzan tamaños mayores, posteriormente le siguen los del tipo C y por último los del tipo P.

Tasas de reemplazamiento.

Un valor importante para cuantificar la reproducción, es la tasa de reemplazamiento (R_0). Esta se define en base al producto del valor de la edad específica de sobrevivencia (l_x) y los valores de fecundidad (m_x), en todos los cuales ocurre reproducción (Pianka 1978). La fórmula, con la cual se obtiene, es la siguiente:

$$R_0 = \sum_{x=0}^n l_x(m_x)$$

Tabla 9.- Valores de la tasa de reemplazamiento, ($R_0 = \lambda$), para Heterosperma pinnatum, en los seis sitios de estudio.

Sitio	$R_0 = \lambda$ ($l_x(m_x)$).
San Bartolo, Mex.	0.56
Tula, Hgo.	DESTRUIDO
Golondrinas, Hgo.	0.05
Teotihuacan, Mex.	4.37
Tlalnepantla, Mor.	3.99
Tepoztlan, Mor.	2.95

* Las unidades son individuo X individuo X año . ** Los valores de m_x corresponden a los aquenios producidos por la población.

puede ser que aumenta la biomasa de plantas provenientes de otro tipo de aquenio y así aumenta su adecuación. Es importante tomar en cuenta que la adecuación como la estamos midiendo sólo toma en cuenta adecuación potencial debido a plantas germinadas; es decir que una semilla no germinada no cuenta como adecuación prospectiva.

Los resultados obtenidos indican que en la población San Bartolo (Fig. 8a), los aquenios tipo P, son los más exitosos al final del experimento, aunque en algunas fechas en particular (7-VI y 20-VII), los aquenios tipo I, presentan valores mayores de "éxito relativo". Los valores en establecimiento y sobrevivencia a adulto son mayores para los del tipo P, y probablemente a esto puedan atribuirse las diferencias finales. Aunque debemos hacer énfasis en que estas diferencias son atribuibles a diferencias en germinación, establecimiento y sobrevivencia a adulto. Las plantas provenientes de aquenios tipo C, tuvieron un comportamiento muy por abajo de las otras plantas, por la mortalidad tan alta que presentaron después de la germinación.

En Tula, Hgo. (Fig. 8b), podemos observar un comportamiento que está muy relacionado con el patrón de germinación temprana y tardía para esta población. Notamos que al principio los aquenios tipo C e I, tienen valores mayores en cuanto germinación, por lo tanto sus valores de biomasa total son considerablemente mayores que los del tipo P. Posteriormente se presentó en julio la germinación tardía y las curvas para los tipos C e I han disminuido y para el tipo P presenta un aumento considerable, esto es debido a la alta mortalidad de plántulas provenientes de los aquenios tipo C e I y a

la alta germinación del tipo P en la segunda cohorte. En el último censo, (8-IX), las plantas del tipo I, en promedio, tienen alturas mayores que las del tipo P, pero al tener estas últimas mayor cantidad de individuos, presentan una curva con valores mayores de "éxito relativo".

La población Golondrinas, Hgo. (Fig. 8c), nos muestra que las plantas provenientes de aquenios tipo C, tienen mayor "éxito relativo" casi en forma constante; sólomente en un censo (15-VI), se observa un decremento en la biomasa para este tipo y un aumento relativo para el tipo I. Podemos ver que la adecuación prospectiva tan alta de los aquenios tipo C, se debe a que no hubo germinación de los otros tipos de aquenios. En la última fecha el "éxito relativo" del tipo I aumentó notablemente debido a que del tipo P y del tipo C, habían muerto todos los individuos.

En Teotihuacan, Mex. (Fig. 8d), el "éxito relativo" no varía en gran escala. Al inicio del experimento son más exitosos los aquenios del tipo C y a partir del cuarto censo, (16-VI), los aquenios tipo I, incrementan su biomasa y presentan una curva con valores más altos que los del tipo C y P y permanecen constantes hasta el final del experimento.

En Tlalnepantla, Mor. (Fig. 8e), los aquenios del tipo C, son los que tienen valores mayores de biomasa durante todo el ciclo de vida. Los tipo P e I presentan valores muy por debajo del tipo C y tienen menor número de individuos.

Para el sitio de Tepoztlan, Mor. (Fig. 8f), el patrón es constante sin oscilaciones muy marcadas, donde los tipo I son los de

SAN BARTOLO, MEX.

tipo P ●—●
 tipo I ▲—▲
 tipo C ○—○

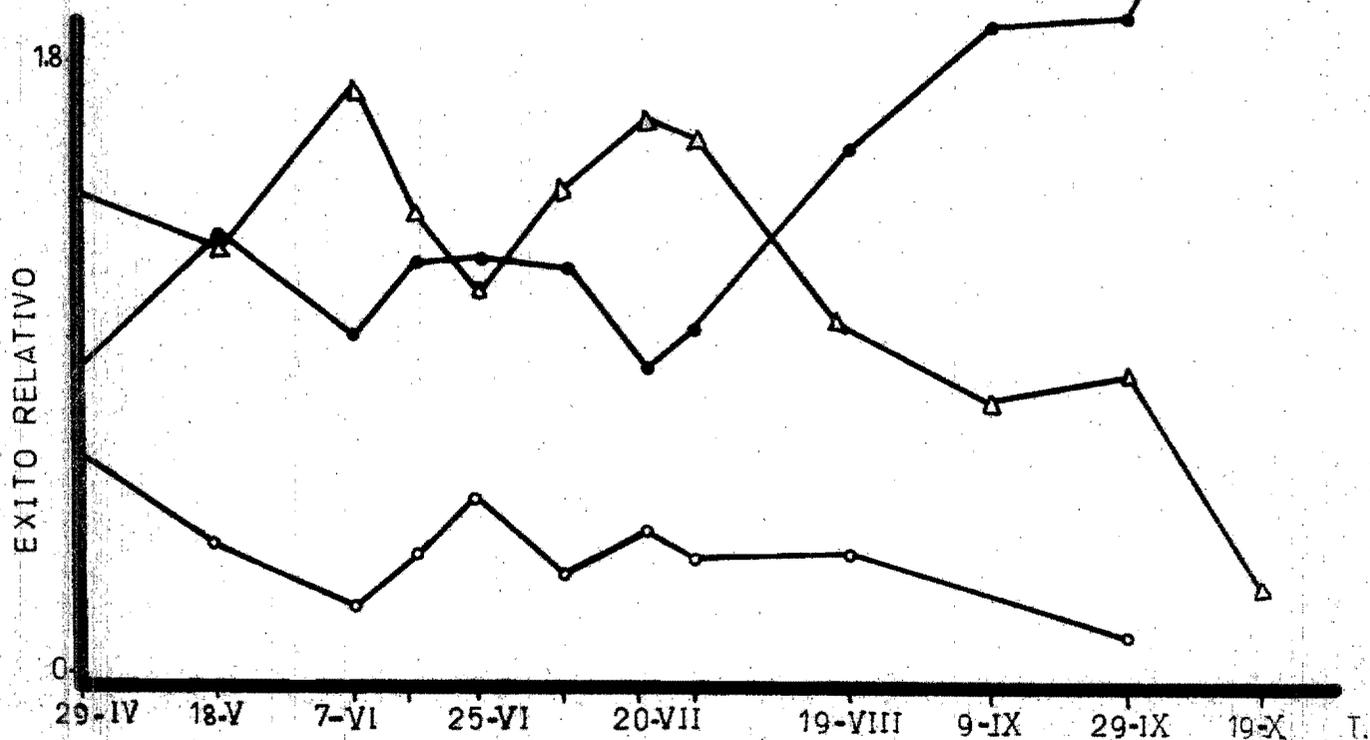


Fig. 8a.- Valores de EXITO RELATIVO (expresados como el producto biomasa \times sobrevivencia), para los tres diferentes tipos de morfos de Heterosperma pinnatum, en el sitio San Bartolo, Mex.

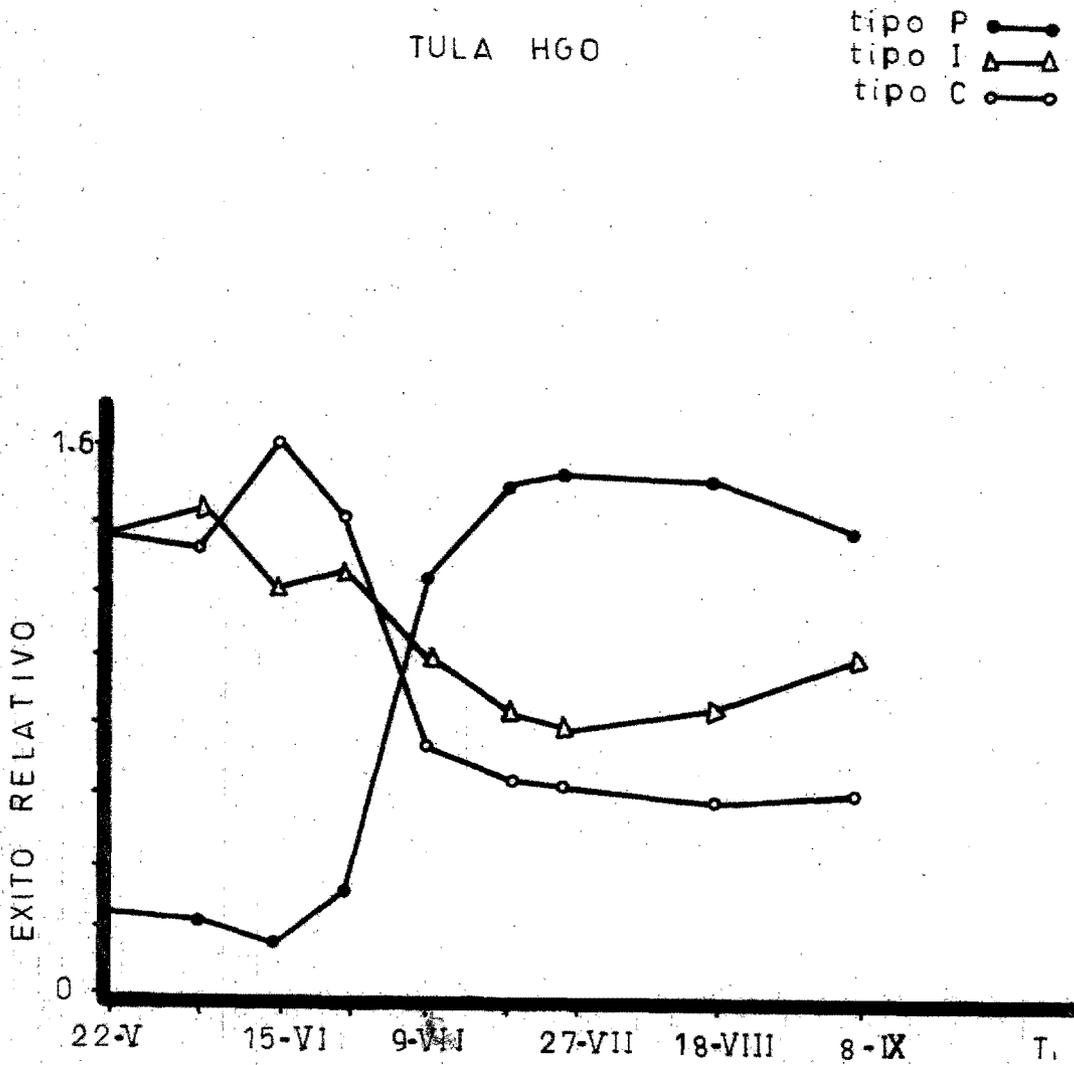


Fig. 8b.- Valores de EXITO RELATIVO (expresado como el producto, biomasa \times sobrevivencia), para los tres diferentes tipos de morfos de Heterosperma pinnatum, en el sitio Tula, Hgo.

GOLONDRINAS, HGO.

tipo P ●—●
 tipo I ▲—▲
 tipo C ○—○

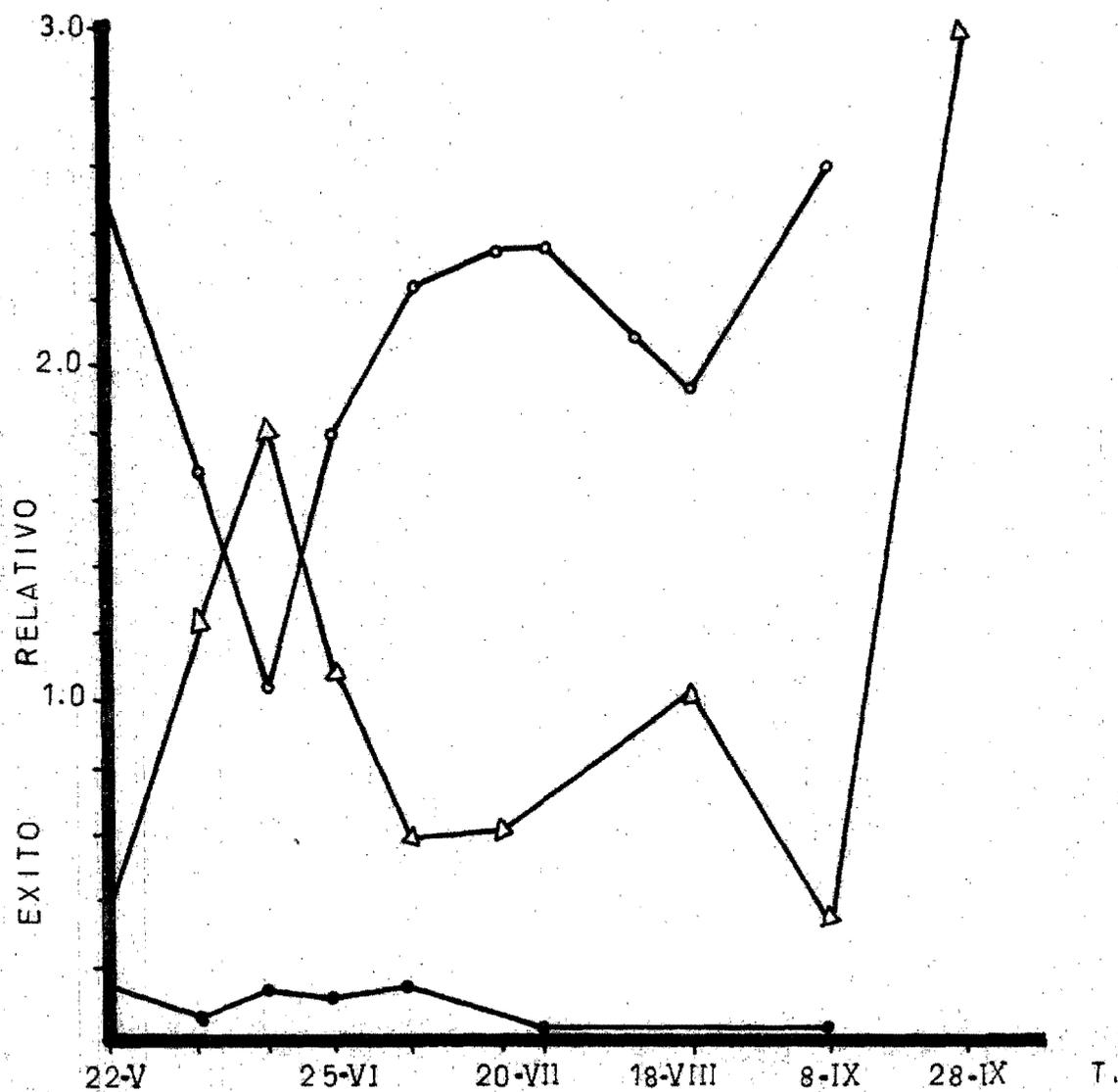


Fig. 8c.- Valores de EXITO RELATIVO (expresados por el producto biomasa \times sobrevivencia), para los tres diferentes tipos de morfos de *Heterosperma pinnatum*, en el sitio Golondrinas, Hgo.

TEOTIHUACAN, MEX.

tipo P ●—●
 tipo I ▲—▲
 tipo C ○—○

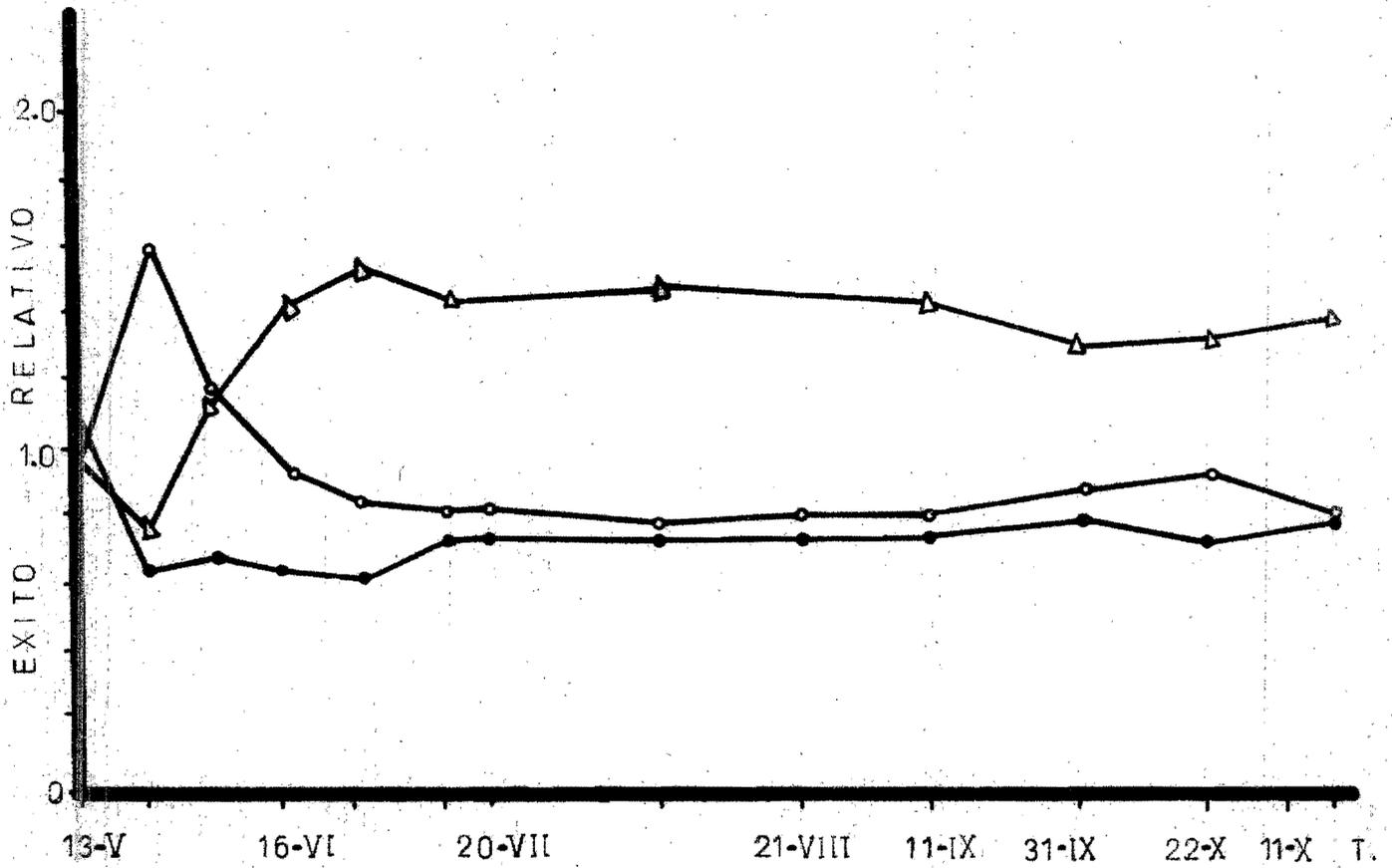


Fig. 8d.- Valores de EXITO RELATIVO (expresados como el producto biomasa x sobrevivencia), para los tres diferentes tipos de morfoa de Heterosperma pinnatum, en el sitio Teotihuacan, Mex.

tipo P 
 tipo I 
 tipo C 

TLALNEPANTLA, MOR.

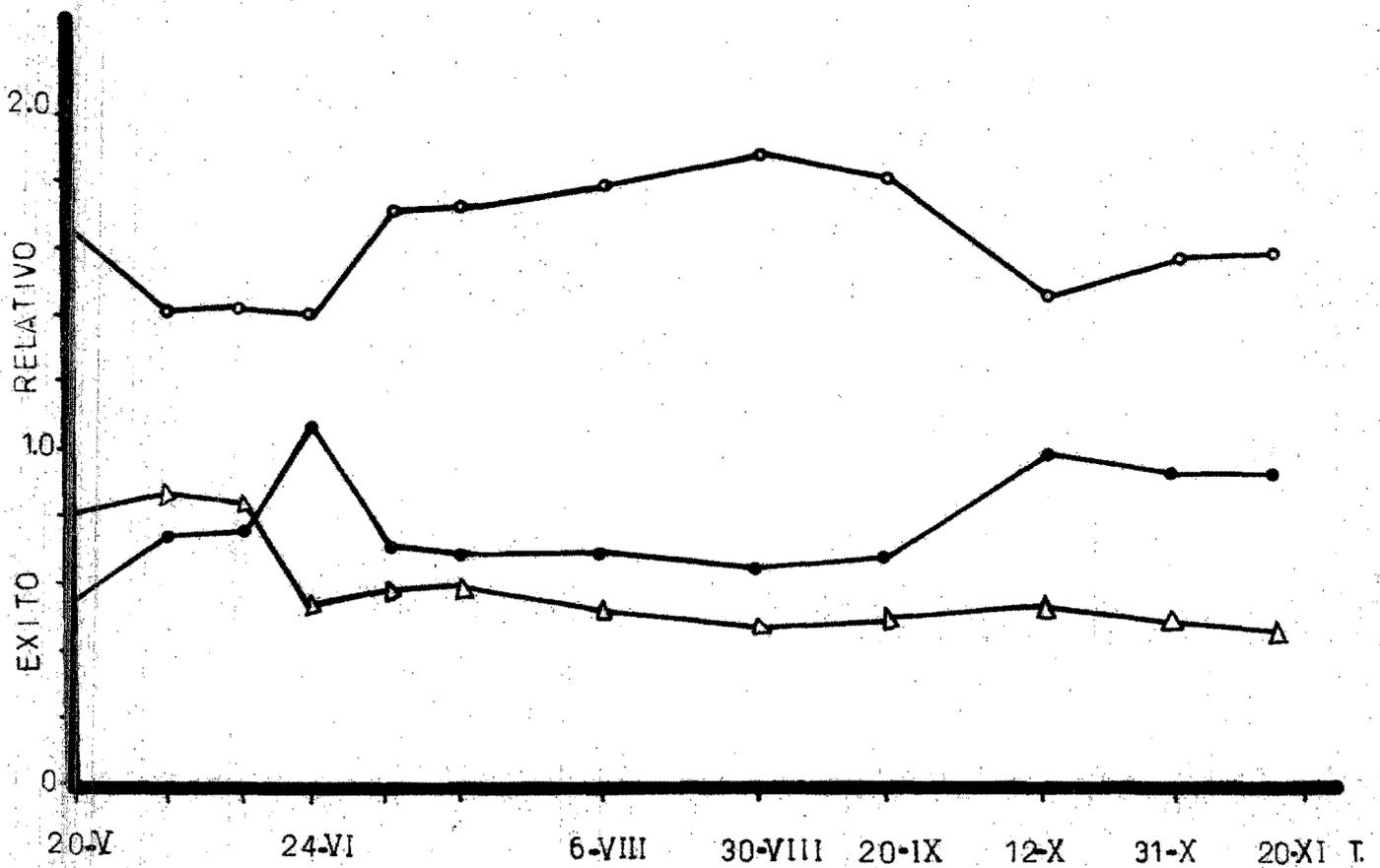


Fig. 8a.- Valores de EXITO RELATIVO (expresado como el producto $\text{biomasa} \times \text{sobrevivencia}$), para los tres diferentes tipos de morfos de Heterosperma pinnatum, en el sitio Tlalnepantla, Mor.

TEPOZTLAN, MOR.

tipo P ●—●
 tipo I ▲—▲
 tipo C ○—○

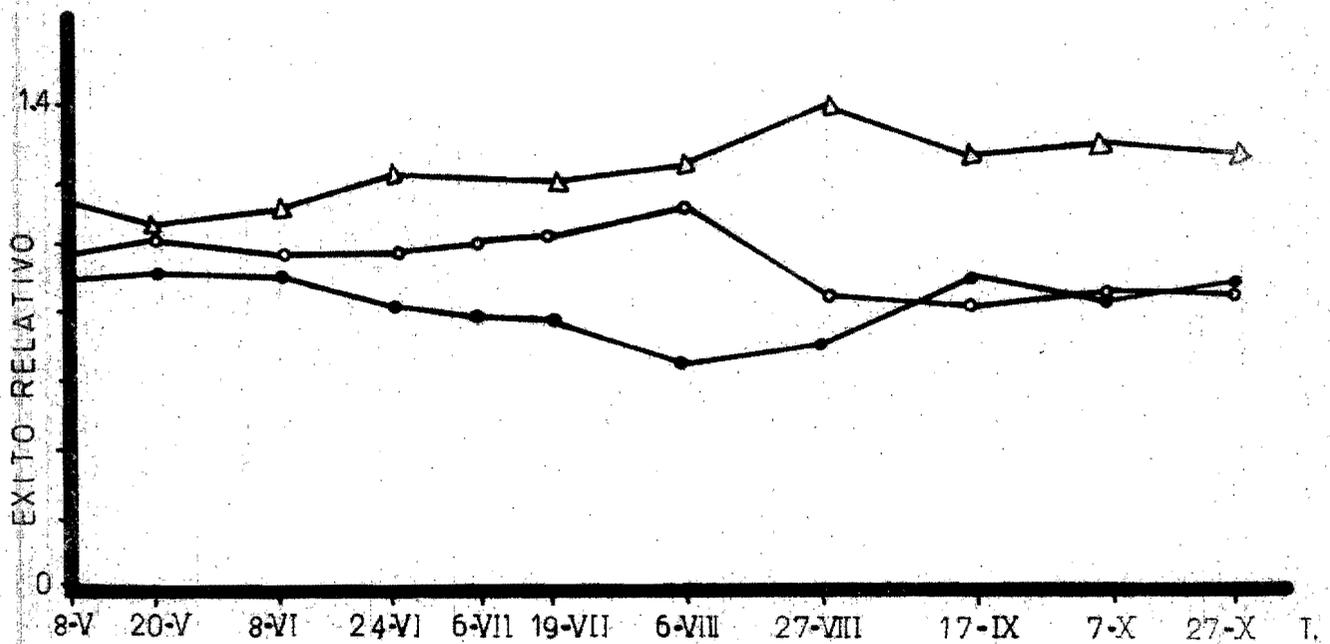


Fig. 6f.- Valores de EXITO RELATIVO (expresados como el producto biomasa X sobrevivencia), para los tres diferentes tipos de morfos de Heterosperma pinnatum, en el sitio Tepoztlan, Mor.

valores más altos durante los diferentes censos y hacia la etapa final del trabajo de campo, los tipo P y C, presentan valores muy similares de biomasa.

También se han efectuado relaciones entre el "éxito relativo" y las proporciones de achenios tipos P y C producidos, también con la precipitación y la sobrevivencia a adulto. En cuanto a la proporción de achenios producidos, se observa que las proporciones obtenidas en los sitios de estudio, son muy similares a las que se presentan en las poblaciones naturales. Sobre las relaciones entre "éxito relativo" y diferentes características de las poblaciones y el ambiente, se obtuvieron los siguientes resultados. Se observa que existe un patrón entre el "éxito relativo" de los achenios tipo P y los sitios donde más se produce este tipo de achenios (Fig. 9a). Asimismo esta relación se manifiesta para los sitios donde se producen mayor proporción de achenios del tipo C; siendo estos los que tienen valores mayores de "éxito relativo" (Fig. 9b). En lo que respecta a la relación existente entre la precipitación y los éxitos de los achenios tipo P y C, se observó lo siguiente. En los sitios más áridos, es donde la producción de achenios tipo P es más importante y es en estos sitios donde los achenios tipo P presentan valores mayores de "éxito relativo" y estos mismos decrecen en cuanto se incrementa la precipitación (Fig. 9c). Por lo que respecta a los achenios del tipo C, estos presentan valores mayores de "éxito relativo", en los sitios de mayor precipitación, siendo el patrón inverso al presentado por los achenios del tipo P (Fig. 9d). Finalmente se exploró si existía una relación entre la sobrevivencia

a adulto y el mismo Éxito relativo, lo que se obtuvo fue que en los sitios de mayor sobrevivencia, el "éxito relativo" mayor correspondía a los aquenios tipo C y en sitios de poca sobrevivencia eran más exitosos los aquenios del tipo P (Fig. 9d).

Adecuación y selección.

Se calcularon los valores de adecuación (W), para las diferentes poblaciones de estudio, asimismo para las cohortes tempranas y tardías de las poblaciones en las que existió más de una cohorte de germinación. Los valores obtenidos se muestran en las tablas 10 y 11. La forma en la cual se calcularon los valores de adecuación, fue por el producto $(l_x)m_x$. Formalmente este valor se obtiene conociendo el número de individuos que presentan un genotipo en una generación y que tantos de ellos llevan dicho genotipo a la siguiente generación. El sinónimo que estamos utilizando para la adecuación, es el que se utiliza de manera más constante en los estudios de ecología vegetal. También se han calculado los coeficientes de selección (S), estos sí, de la ecuación original, la cual es $S = 1 - w$; los resultados obtenidos se muestran en la Tabla 11.

A continuación se muestran los valores obtenidos -(se enumera sólo el tipo de aquenio con valor mayor de adecuación). En San Bartolo, Mex. tipo P, en Teotihuacan, Mex. y Tepoztlan, Mor. los del tipo I y finalmente en Tlalnepantla, Mor. los del tipo C. Para los sitios donde existieron dos cohortes, los valores obtenidos fueron los siguientes: Teotihuacan, Mex. primera cohorte tipo C y segunda cohorte tipo I. Tula, Hgo. en ambas cohortes los valores mayores de

EXITO RELATIVO.

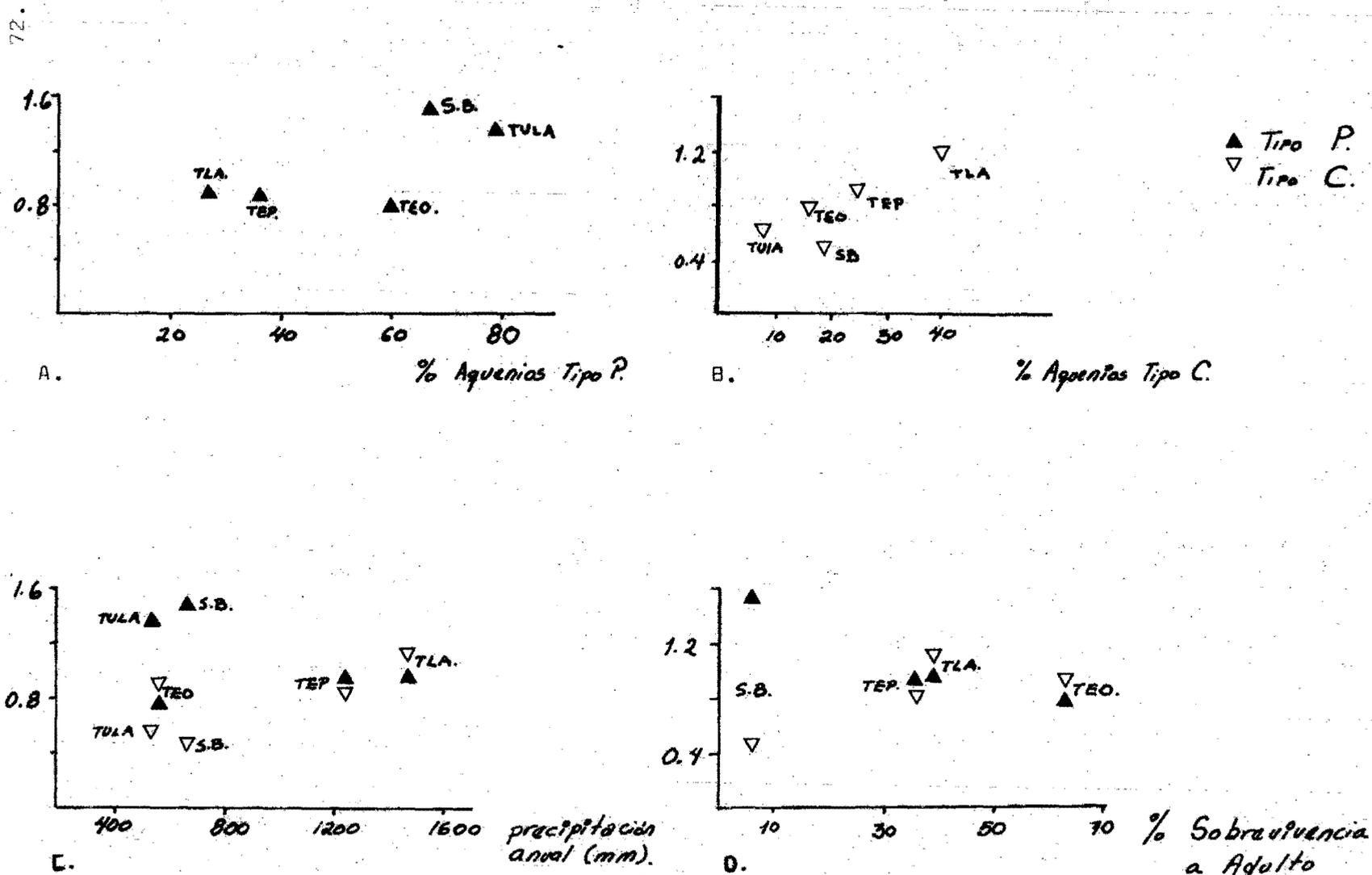


Fig. 9.- Relaciones del EXITO RELATIVO con: A.) % de aqueñias tipo-P producidos. B.) % de aqueñias tipo C producidos. C.) precipitación anual (mm). y D.) % de supervivencia al estado adulto.

adecuación corresponden a los aquenios tipo I. Finalmente para Tlalnepantla, Mor. en la primera cohorte presentan mayor adecuación los del tipo P y en la segunda los del tipo I.

Los valores de selección son contra los tipos de aquenio que se producen en menor proporción y corresponden muy bien a los valores de "éxito relativo" obtenidos. Los tipos que tienen valores más altos de éxito relativo, para cada sitio, presentan valores de selección a favor.

Tabla 10.- Valores de adecuación (W)* y de selección (S)** , para los diferentes tipos de akenio en los sitios de estudio.***

Sitio	Tipo	(W)	(S)
San Bartolo, Mex.	P	1.00	0.00
	I	0.49	0.51
	C	0.29	0.71
Teotihuacan, Mex.	P	0.64	0.36
	I	1.00	0.00
	C	0.76	0.24
Tlalnepantla, Mor.	P	0.83	0.17
	I	0.55	0.45
	C	1.00	0.00
Tepoztlan, Mor.	P	0.75	0.25
	I	1.00	0.00
	C	0.76	0.24

* El valor de (W), fué calculado como el producto $(1-x)mx$. ** (S) fué calculado como $(1-W)$. *** sólo hemos incluido los cuatro sitios que presentan valores de λ .

Tabla 11.- Valores de adecuación (W), comparativos para cohortes tempranas y tardias, de Heterosperma pinnatum.*

Sitio	Tipo	W (cohorte temprana)	W (cohorte tardia)	Cohorte con valor mayor de W.
Tula, Hgo.	C	0.45	1.00	Tardia
	I	0.10	1.00	
	P	0.30	1.00	
Teotihuacan, Mex.	C	1.00	0.80	Temprana para C y P Tardia para I
	I	0.49	1.00	
	P	1.00	0.58	
Tlalnepantla, Mor.	C	1.00	0.15	Temprana
	I	1.00	0.60	
	P	1.00	0.09	

* Sólo se consideraron los sitios de estudio en los cuales se observó más de una cohorte.

DISCUSION.

Se puede considerar la vida de las plantas como compuesta de dos estadios; el estadio activo (crecimiento, reproducción) y el estado latente (banco de semillas). Este último estadio es muy importante a la dinámica poblacional, porque de dicho banco emergeran las plantulas que se reclutaran para formar la población en las siguientes generaciones. En plantas anuales este banco esta compuesto por un gran número de semillas, pero estas se encuentran sujetas a un gran número de presiones como podría ser la depredación y el ataque por hongos -entre otros. Se ha propuesto que las semillas para no morir bajo el suelo y poder germinar, obtienen refugio en los llamados "sitios de seguridad", donde es posible que se encuentren condiciones adecuadas para germinar (Harper 1977). Dado que el experimento del banco de semillas indica que menos del 1% de los achenios sobreviven entre años, se puede afirmar que en H. pinnatum, el banco de semillas es anual como lo es el estado activo. Una especie que presenta este mismo comportamiento, es una planta anual semiacuática Ludwigia leptocarpa (Dolan y Sharitz 1984).

Silvertown (1982), hace mención a que las respuestas de las semillas en el laboratorio no son suficientes para predecir si la semilla es capaz de germinar en el campo o no, debido a que las condiciones experimentales son bastante diferentes a las del campo; aun cuando sean bastante controladas. Venable et al (1986), han encontrado para H. pinnatum un patrón similar al encontrado en el campo. Este patrón consiste en germinación temprana de los achenios

del tipo C y germinación tardía de los del tipo P, o sea que permite la germinación en condiciones ambientales diferentes, como puede ser la precipitación diferencial, lluvias muy temprano o muy retrasadas en el año. Esta variación en el comportamiento de los aquenios, asegura, que aún sin un banco de semillas entre años, una población se reemplazara en la siguiente generación. El ambiente al variar en forma drástica, puede no afectar grandemente a especies que presentan polimorfismo en cuanto a germinación y latencia.

Los patrones de germinación fueron diferentes en algunos de los sitios de estudio, puesto que hubo sitios con dos épocas de germinación y otros en los que se presentó sólo una. Cuando se presentaron dos épocas de germinación, existía una tendencia a que germinaran primero los aquenios tipo C y posteriormente los del tipo P, el ejemplo más claro es el sitio Tula, Hgo. En el sitio Tlalnepantla, Mor., no observamos este patrón entre primera y segunda cohorte, pero existe un "mini-patrón" dentro de cada cohorte. La primera cohorte nos muestra mayor germinación de los aquenios del tipo C y posteriormente mayor germinación de los del tipo P. En la segunda cohorte se repite un patrón semejante. En el sitio Golondrinas, se observa que en la fecha de germinación temprana existió una emergencia muy alta para los aquenios tipo C; esto nos sugeriría que podría presentarse un patrón similar al sitio Tula, Hgo. pero no existió lo que podríamos llamar una fecha de germinación tardía. Existe evidencia en algunos trabajos sobre diferentes tiempos de germinación -referidos todos a plantas anuales-, en donde se diferencia claramente la germinación temprana

y tardía; (Klebesadel 1969, Marks y Prince 1981, Frick 1984 y Stanton 1985). La fecha promedio de germinación (FPG), es mas tardía para los aquenios del tipo P, en H. pinnatum, aunque existen excepciones en los sitios de estudio, -en promedio germinan más tarde durante el ciclo de vida-, esto repercutirá en diferencias en cuanto a la sobrevivencia y la adecuación.

La mayor latencia de los aquenios del tipo P, en teoría, puede asegurar la presencia de individuos, aun con eventos catastróficos o desastres. Viendo estas características de Heterosperma pinnatum se puede decir que esta estrategia de germinación temprana y tardía; puede catalogarse dentro del modelo de "bet-hedging", que se aplica a los diferentes tipos de estrategia en ambientes variables. Venable (1985), hace referencia a que aunque el polimorfismo en forma o comportamiento es una buena estrategia para enfrentar las variaciones del ambiente, también se sugiere que el polimorfismo en semillas ocurre debido a que las diferencias en el ambiente son tan extremas que las adaptaciones intermedias tienen baja adecuación. Asimismo, Silvertown (1985) menciona que existe una gran tendencia a que las especies que presentan semillas con estrategias mixtas de germinación o/y dispersión, son generalmente de habitat anual, también asevera que una estrategia mixta de respuesta esta favorecida por la selección natural.

Otro resultado importante es el de la sobrevivencia diferencial que emerge del patrón de germinación temprana y tardía, puesto que las cohortes de emergencia temprana presentan mayor sobrevivencia (Weaver y Cavers 1979 y Frick 1984), aunque también interviene de

manera importante el ambiente, puesto que en los sitios áridos donde la precipitación es casi nula entre la emergencia de cohortes tempranas y tardías, existe un riesgo de mortalidad mayor; debido precisamente a que estas condiciones pueden resultar adversas para el crecimiento.

Asimismo es importante para el establecimiento el efecto de micrositio. Venable y Levin (1985b), mencionan que es importante el micrositio en la germinación, asimismo, que esto traerá consecuencias posteriores en el comportamiento demográfico, por ejemplo en la adecuación. Para el caso de H. pinnatum se observa claramente esta diferencia debida al micrositio, puesto que existen diferencias estadísticamente significativas para la germinación, debidas al efecto de bloque. Esto sugiere una gran heterogeneidad en los sitios de siembra y por lo tanto un efecto de micrositio muy marcado. Eventualmente se podría mencionar que esto se debe a que se explota diferencialmente un micrositio en particular y de ahí surgen las diferencias; también se puede pensar en que los sitios elegidos para la siembra no eran los adecuados. Los sitios de siembra fueron elegidos donde la densidad de H. pinnatum no fuera muy alta, probablemente la densidad era precisamente baja ahí debido a que no era un sitio adecuado para el crecimiento de H. pinnatum. En estos sitios donde puede quedar obscuro si la germinación fue baja por tratarse de un año no muy bueno o por que el sitio experimental no fue el adecuado, sería conveniente realizar estudios sobre el tipo de suelo, en diferentes micrositos donde crece la población.

Los patrones de sobrevivencia son similares para los tipos de

aquenos, cuando germinan en un mismo tiempo en un sitio. Un sitio que presenta una excepción en este caso, es la población Tula, Hgo. donde la curva de sobrevivencia para los aquenos del tipo P es diferente a la de los del tipo C e I. Las diferencias entre cohortes las podemos explicar debido a la escasa precipitación posterior a la germinación temprana. Lo anterior da por resultado una sobrevivencia del 19% para la primera cohorte contra una del 79% para la segunda. Con esta mortalidad tan alta los aquenos de la cohorte temprana se ven menos favorecidos ante la estrategia conservadora de los aquenos del tipo P. En este sitio se observa que la mortalidad entre cohortes es muy alta, pero es mayor para los aquenos del tipo P. En esta población se observan los mismos resultados de Marks y Prince (1981), para la lechuga silvestre, en donde se observa que los primeros en germinar son los principales productores de semillas, mientras que los que germinan tarde tienen más probabilidad de sobrevivir a la madurez pero producen menos semillas.

También es importante hacer mención al valor de la esperanza de vida (Ex), como indicador a futuro de la sobrevivencia potencial. Frick (1984), con Lappula squarrosa, muestra que el valor de Ex , en el momento de emergencia es mayor para la primera cohorte 10.3 semanas, por 3.5 semanas para la segunda cohorte. Para H. pinnatum en el sitio Tula, Hgo. la cohorte tardía tiene valores más altos de Ex al momento de la emergencia: 3.98 semanas contra 2.45 semanas de la primera cohorte; teniendo en la primera valores más altos de Ex los aquenos del tipo C y los del tipo P en la segunda. Caso

contrario ocurre en el sitio Teotihuacan, Mex., donde la primera cohorte tiene la Ex mayor, 8.35 semanas contra 6.13 semanas de la segunda cohorte y en ambos casos los valores mayores de esperanza de vida corresponden a los aquenios del tipo P. Aunque para este sitio los aquenios del tipo P presentan menor número de aquenios germinados que los de los otros tipos en las dos cohortes.

Algunas de las curvas de sobrevivencia del tipo I que han sido reportadas para plantas anuales son: Leavenworthya stylosa (Baskin y Baskin 1972), Alyssum alysoides (Baskin y Baskin 1974), Vulpia fasciculata (Watkinson y Harper 1978), Phlox drummondii (Leverich y Levin 1979), Salicornia europea (Jeffries, et al 1981.) y Lupinus texensis (Schall 1984). Algunas curvas del tipo III son: Sedum smalli y Minuartia uniflora (Sharitz y Mc.Cormick 1975), Ludwigia leptocarpa (Dolan y Sharitz (1984), y Lactuca serriola (Marks y Prince 1981). Existe un caso interesante y es el de Lappula squarrosa (Frick 1984), donde las cohortes tempranas de primavera presentan curvas del tipo I y las cohortes de mitad del verano, curvas del tipo II.

En lo que respecta al crecimiento, observamos que pueden existir grandes diferencias en cuanto a los tamaños alcanzados, siendo los sitios más áridos los que presentan un tamaño menor. Cuando se hacen distinciones para los tamaños alcanzados por los individuos en diferentes cohortes, se observa que en los sitios Tlanepantla, Mor. y teotihuacan, Mex. los individuos de las cohortes tempranas alcanzan los tamaños mayores; mientras que en Tula, Hgo. los individuos de la segunda cohorte fueron los de mayor tamaño. Lo

anterior muestra de manera clara que en los sitios de mayor precipitación (p.ej. Tlalnepantla, Mor.), se ven favorecidos los individuos que germinan temprano y que presentan una estrategia más conservadora; aquellos que presentan una estrategia de más alto riesgo como es germinar tarde, serán los más exitosos en sitios de baja precipitación. Dolan y Sharitz (1984), para Ludwigia leptocarpa, encontraron que no existen evidencias atribuibles a la fecha de germinación para los diferentes tamaños alcanzados por las plantas, aun cuando las diferencias entre la primera y la última cohorte sean de 35 días. Se propone que las plantas que emergen en cohortes tempranas pueden eventualmente tener mayor tiempo para alcanzar tamaños mayores, pero para el caso del sitio Tula, Hgo. es muy importante la mortalidad entre la emergencia de cohortes, esto implica que otros factores además del tiempo de germinación influyen en el tamaño de la planta.

En lo que respecta a los valores de la tasa de reemplazamiento, observamos que los valores son muy desiguales, existiendo incluso diferencias de dos órdenes de magnitud, el rango va desde 0.05 ind/ind/año, hasta 4.37 ind/ind/año. En Phlox drummondii se han realizado diferentes estudios en los que se ha medido el R_0 . Leverich y Levin (1979) en un estudio demográfico reportaron valores de $R_0=2.42$; estos autores mencionan que P. drummondii, tiene un potencial reproductivo relativamente bajo, con una producción máxima de tres semillas por fruto. Mientras que Levin y Clay (1984) en un estudio de transplantes con la misma especie, reportan valores de R_0 desde 0.0 hasta 33.0 en diferentes poblaciones. Venable y Levin

(1985 b), obtuvieron los valores de R_0 para los diferentes tipos de aquenios (rayos y discos) que produce Heterotheca latifolia, reportando para los aquenios rayo un $R_0=286.9$ y para los aquenios disco, $R_0=569.0$. Schall (1984), muestra para diferentes grupos de Lupinus texensis, valores de R_0 desde 1.36 a 2.84 ind/ind/año. El R_0 para los diferentes morfos de H. pinnatum, es también reflejo de que tipo de aquenio esta siendo más exitoso. En el sitio Tlalnepantla, Mor. los valores mayores de R_0 corresponden al tipo C, En Teotihuacan, Mex. para el tipo I y en San Bartolo, Mex. para los aquenios del tipo P. El hecho de presentar diferentes valores para la tasa de reemplazamiento, nos indica que esto es el resultado de diferentes estrategias en cuanto a la germinación -nuevamente- y a la capacidad de sobrevivir en un ambiente dado. Este resultado puede ubicarse dentro de lo que Lloyd (1983) llama las estrategias múltiples de crecimiento que desarrollan las plantas ya sea tanto en forma simultánea o sucesiva.

El "éxito relativo" nos da información sobre el comportamiento de los aquenios a lo largo del ciclo de vida. Si tenemos aquenios que estan incrementando su tamaño y tienen una sobrevivencia dada, aunque estos no lleguen a reproducirse, podemos conocer su potencial reproductivo. Puesto que el mejor estimador de su reproducción a futuro es la biomasa (p.ej. Manfreda brachystachya, Eguiarte 1984).

Para H. pinnatum esto es útil para los sitios en los cuales los valores de reproducción fueron muy bajos (San Bartolo, Mex.) o casi inexistentes (Tula y Golondrinas, Hgo.). Puesto que de esta manera podemos darnos una idea de que tipo de aquenio estaba contribuyendo

más al incremento de la población en biomasa. También es bastante aproximado a los valores de R_0 , en las poblaciones que no fueron destruidas; ya que los achenios que tuvieron valores mayores de R_0 , son aquellos que al finalizar el ciclo de vida, tuvieron valores más altos de éxito relativo.

Por lo general el valor de éxito relativo no es muy variable para los sitios Teotihuacan, Mex., Tlalnepantla, Mor. y Tepoztlan, Mor. donde los comportamientos de los achenios son muy constantes durante el ciclo de vida; esto puede estar asociado al patrón de precipitación, puesto que en estos sitios se permitió el establecimiento de los primeros achenios germinados. Es conveniente recordar que en los dos sitios del Edo. de Morelos, existió solamente una fecha de germinación, lo cual indica que el éxito relativo, en los diferentes sitios está fuertemente influido por el patrón de germinación.

En el sitio Tula, Hgo., la germinación temprana de los achenios tipo C, refleja un éxito relativo mayor para estos al principio. Posteriormente existe una emergencia mayor de los achenios del tipo P y una mortalidad muy alta de plántulas provenientes de los achenios del tipo C. De esto resulta un incremento del éxito relativo para el tipo P y un decremento para los del tipo C. Esto apoya la estrategia mixta que menciona Silvertown (1985), en la cual la estrategia adoptada por los achenios del tipo C es oportunista, donde se arriesga todo con la germinación temprana. La estrategia P siendo conservadora, está asociada a condiciones más benignas del ambiente y eventualmente se podría favorecer el establecimiento. A

este respecto Búrquez (1984), menciona que en los años en que el ambiente físico se comporte de manera benigna (lluvias constantes sin sequias), los fenotipos del tipo C dejaran más descendencia que los del tipo P. Cuando las condiciones resulten heterogéneas, quienes contribuirán más a la siguiente generación serán los aquenios del tipo P.

Se observa una relación muy marcada entre que tipo de aquenio se produce en mayor proporción en un sitio y que tipo de aquenio tiene los valores más altos de éxito relativo. Definitivamente esto nos da una idea de que tipo esta siendo más exitoso en un ambiente dado. Aunque no se pueden hacer generalizaciones debido a la heterogeneidad del ambiente, en un momento dado un buen estimador de que aquenio esta siendo más exitoso en un año en particular, es conociendo la reproducción diferencial de las plantas provenientes de diferentes tipos de morfos en una población dada. Es relevante conocer el hecho de que se estan produciendo en mayor proporción los aquenios que son más exitosos. Esto puede parecer una respuesta lógica, pero el hecho de que se produzca un gradiente de proporciones de aquenios, nos hace pensar que el éxito relativo no es constante en el tiempo. Se puede inferir que para cada sitio a evolucionado una característica fenotipica en particular, aunque eventualmente este fenotipo pueda ser desplazado por otro, ya que en ambientes perturbados pueden ocurrir grandes cambios en poco tiempo. El fenotipo presente en un sitio determinado es el resultado del proceso de selección natural y no debemos pensar que para ese sitio en particular dicho fenotipo quedará establecido por un tiempo

infinito, sino que eventualmente variara en el sentido que el ambiente cambie.

Tambien se muestra un patrón muy estrecho entre el éxito relativo de los distintos tipos de aquenio y la precipitación. Para aquellos sitios en los que la precipitación es alta los aquenios del tipo C son los más exitosos y los del tipo P, presentan valores más altos de éxito relativo bajo condiciones de menor humedad. Esto está mostrando que en condiciones en las que el ambiente es menos drástico son favorecidos los aquenios de la estrategia de alto riesgo y aquellos mas conservadores son favorecidos cuando el ambiente es por lo regular "más duro". En lo que respecta a la sobrevivencia a adulto, cuando la probabilidad de sobrevivir a adulto es alta, el éxito relativo es mayor para los aquenios del tipo C. Esto va unido al aspecto anterior, puesto que si tenemos una sobrevivencia muy alta esto es indicativo de que las condiciones del ambiente -entre otras-, han sido favorables para la población y una población con estas características es generalmente productora en mayor proporción de aquenios del tipo C. Lo contrario ocurre en sitios de escasa precipitación donde la sobrevivencia a adulto es baja. En dichas poblaciones las plantas provenientes de aquenios del tipo P, son los más exitosos y nuevamente se observa la misma característica: dadas ciertas características del sitio, se produce un tipo de aquenio en mayor proporción (en este caso el tipo P), y este es el que tiene valores más altos de éxito relativo en dicha población.

Un aspecto importante y que no debe dejarse a un lado, es el

que se refiere a si las diferencias demográficas, pueden ser la base selectiva para la evolución de la producción de diferentes proporciones de aqenios en diferentes sitios. Evidentemente los parámetros demográficos derivados de este estudio son el reflejo de la variación genética de los diferentes tipos de aqenios así como de la influencia del ambiente para un sitio particular. Por lo tanto el comparar la producción de aqenios en un año particular con aquellos que tienen mayor adecuación para ese año es probablemente un buen indicador de que tipo de aqenio es seleccionado a favor. Esto debido a que en este estudio no se midió formalmente respuestas a la selección natural ni artificial. Por lo tanto las medidas de selección y adecuación aquí reportados son obtenidas de los parámetros demográficos y de los elementos de la tabla de vida.

Existe evidencia de que hay un componente genético importante en cuanto al hecho de presentar aqenios polimórficos para H. pinnatum Burquez (1984). Por lo tanto gran parte de la variación fenotípica es debida a la variación genética y eventualmente otra pequeña fracción de la variación es debida a la varianza ambiental.

Para poder hacer estimaciones sobre la forma en la que esta operando la selección en un ambiente dado, es necesario conocer los valores de adecuación. Los parámetros utilizados para este valor son los valores de l_x y m_x que se obtienen de la tabla de vida. Dawkins (1982), define cinco formas en las cuales se puede aplicar el termino adecuación, el cual en muchas ocasiones es utilizado de manera no correcta. Destaca que una de las definiciones es la que se considera la adecuación "clásica", la cual es expresada como el

producto de la sobrevivencia y la fecundidad. Esta medida es la que se emplea de forma más común en los estudios de ecología vegetal; este valor nos muestra cuando un fenotipo es más exitoso que otro en determinada población. Para el caso de especies anuales se han realizado diferentes estudios en los que se cuantifica el valor de la adecuación. Silvertown (1985), elabora una tabla en la cual muestra adecuaciones de ocho especies (entre anuales y bianuales); pero lo importante aquí es que compara adecuaciones relativas entre cohortes tempranas y tardías, en los resultados se incluyen tanto poblaciones naturales como experimentales. Resulta interesante observar el hecho de que algunas poblaciones tengan mayor adecuación en cohortes tardías. A esto, Schaal y Leverich (1981), argumentan que la progenie producida en la fase tardía del ciclo de vida, representa una contribución mayor a las generaciones subsecuentes y bajo estas circunstancias se incrementa la adecuación (por reproducción tardía). Las semillas producidas en fases tempranas del ciclo de vida, tienen probabilidades más bajas que el promedio de germinar y un menor R_0 esperado. Contrario a esto las semillas que inician su ciclo de vida después, tienen valores más altos para los parámetros anteriores. Aquí lo importante es que se están considerando los riesgos del banco de semillas y que es más importante la reproducción tardía para abatir estos riesgos. Estos riesgos serían los equivalentes a la mortalidad de plántulas entre cohortes tempranas y tardías, aunque también sería interesante cuantificar si la reproducción tardía es lo suficientemente alta para obtener valores de R_0 tales que la población este

reemplazandose.

Para este estudio se han detectado diferencias en la adecuación para cohortes tempranas y tardias, lo que demuestra nuevamente la influencia del patrón de germinación. Para la población Tula, Hgo. se observa que la cohorte tardia tiene valores más altos de adecuación, caso inverso sucede en Tlalnepantla, Mor. donde la primera cohorte tiene los valores más altos de adecuación. Esto puede ser explicado en primera instancia por el patrón de germinación que ocurre en cada uno de los sitios, siendo el sitio "más benigno" el que permite adecuaciones mayores a los individuos de la primera cohorte. En contraste el sitio Teotihuacan, Mex. tiene morfos (tipos C y P) que presentan adecuación mayor en la primera cohorte y los del tipo I tienen valores mayores de adecuación en la segunda cohorte. Estos dos diferentes comportamientos nos muestran que aunque existe un patrón general de germinación que influye fuertemente en los parámetros demográficos, las estrategias que los diferentes morfos desarrollan bajo ambientes contrastantes; permiten -eventualmente- a Heterosperma pinnatum producir diferentes proporciones de morfos para desarrollar determinada estrategia de historia de vida, bajo un ambiente que puede ser variable en el tiempo.

Después de realizar las medidas de adecuación, los valores de selección son obtenidos por la fórmula $S=1-W$. Esta medida se elabora de una forma global debido a que nos interesa conocer que tanto se esta seleccionando un morfo a lo largo del ciclo de vida. La forma en la cual opera la selección es por la reproducción diferencial y como un punto importante en la medida de adecuación que se ha

empleado, estan las tasas de R_0 , por lo tanto es posible hacer inferencias sobre la fuerza con que opera la selección sobre los diferentes morfos. Para el caso de Heterosperma pinnatum, los valores de selección, son similares a los de éxito relativo y a los de proporción de tipos de aquenios producidos. Esto es, que en una población dada y bajo ciertas condiciones ambientales, un tipo de aquenio que sea producido en mayor proporción, tiene una probabilidad alta de ser seleccionado a favor. Evidentemente elaborar una medida de selección a partir de mediciones fenotípicas, puede a priori, parecer un parametro inexacto, más se hace la salvedad de que dicho valor solo se esta considerando como una aproximación. Resulta interesante también el observar que en la población San Bartolo, Mex. los aquenios del tipo C presentan un coeficiente de selección en contra de 0.71. Esto nos estaria indicando que este morfo para esta población en particular eventualmente podria extinguirse y dar origen a una población en la cual los morfos producidos fueran solamente de los tipos P e I. Mas esto no sucede, por lo tanto, en un año en particular en que el ambiente favorece la producción de un morfo dado, debido a que al menos en parte está genéticamente determinado el producir el gradiente de morfos; para la siguiente generación existe la probabilidad de que este representado el gradiente de morfos en su totalidad, debido a que todos los tipos producen todo el gradiente de morfos.

Surge también la pregunta sobre porque no existe la opción a que una población se especialice en la producción de un solo morfo.

Esto puede responderse por el hecho de que las variaciones ambientales en los sitios donde existe esta especie, pueden ser muy extremas. Por lo tanto la estrategia de tener polimorfismo somático y diferentes respuestas de germinación, es una buena respuesta a este tipo de ambientes. Entonces se produce de manera constante el continuo de morfos que permite a la especie permanecer en un rango muy amplio de distribución, independientemente de los éxitos relativos de los diferentes tipos de morfos en ambientes particulares.

CONCLUSIONES

1.- Se ha observado que existe variación intraespecífica en algunos parámetros demográficos como la mortalidad, la fecundidad y la sobrevivencia entre sitios.

2.- El patrón de germinación observado, muestra que debido a las diferentes fechas de emergencia de los tipos de akenio; existieran diferencias en cuanto a sobrevivencia para cohortes y tipos.

3.- La anualidad del banco de semillas, nos muestra que la especie tiene que producir akenios año tras año. La producción de akenios polimórficos es una forma de asegurar los reclutamientos posteriores, aunque el ambiente sea muy variable.

4.- Hay una relación entre el tipo de ambiente ante el cual se enfrenta una población de H. pinnatum y el éxito relativo de los diferentes tipos de akenio; siendo más exitosos los del tipo C en zonas húmedas y los del tipo P en zonas áridas.

5.- Se produce en una población dada, una mayor proporción de aquel tipo de akenio que tiene valores mayores de éxito relativo para ese sitio.

BIBLIOGRAFIA

- Abul-Fatih, H.A. y F.A. Bazzaz. (1979). The biology of Ambrosia trifida L. II. Germination, emergence, growth and survival. New Phytologist. 83: 817-827.
- Antonovics, J. y R.B. Primack. (1982). Experimental ecological genetics in Plantago: VI. The demography of seedling transplants of P. lanceolata. Journal of Ecology. 70:55-75.
- Arnold, R.M. (1981). Population dynamics and seed dispersal of Chaenorrhinum minus on railroad cinder ballast. American Midland Naturalist. 106(1):80-91.
- Baskin, J.M. y C.C. Baskin. (1972). Influence of germination date on survival and seed production in a natural population of Leavenworthia stylosa. American Midland Naturalist. 88:318-323.
- Baskin, J.M. y C.C. Baskin. (1974). Germination and survival in a population of the winter annual Alyssum alyssoides. Canadian Journal of Botany 52:2439-2445.
- Burquez, M.J.A. (1984). Herencia de características de historia de vida en Heterosperma pinnatum, Cav. (Compositae). Tesis de maestría. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Cody, M.L. (1966). A general theory of clutch size. Evolution. 20:174-184.
- Cole, L.C. (1954). The population consequences of life history phenomena. The Quarterly Review of Biology. 29:103-137.
- Cook, R.E. (1980). The biology of seeds in the soil. En: Demography and Evolution in Plant Populations. O.T. Solbrig (editor). pp:107-129. Botanical Monographs. Volume 15. Blackwell Scientific Publications.

- Dawkins, R. (1982). The extended phenotype. Oxford: W.H. Freeman and Co. xii+307.
- Deevey, E.S. (1947). Life tables of natural populations of animals. The Quarterly Review of Biology. 22:283-314.
- Dolan, R.W. y R.R. Sharitz. (1984). Population dynamics of Ludwigia leptocarpa (Onagraceae) and some factors affecting size hierarchies in a natural population. Journal of Ecology. 72(3):1031-1041.
- Eguiarte, F.L.E. (1983). Biología floral de Manfreda brachystachya (Cav.) Rose en el pedregal de San Angel Mexico, D.F. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 72pp.
- Fisher, R.A. (1958). The genetical theory of natural selection. New York. Dover.
- Fowler, N.L. y J. Antonovics. (1981). Small scale variability in the demography of transplants of two herbaceous species. Ecology. 62(6): 1450-1457.
- Frick, B. (1984). The biology of canadian weeds. 62. Lappula squarrosa (Retz.) Dumort. Canadian Journal of plant Science. 62:375-386.
- García, E. (1973). Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen. (para adaptarlo a las condiciones de la república mexicana). UNAM.
- Grime, J.P. (1979). Competition and the struggle for existence. En: Population Dynamics. R.M. Anderson, B.D. Turner y L.R. Taylor (editores) pp:123-139. Blackwell Scientific Publications.
- Grime, J.P. (1982). Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación. Ed. Limusa. Mexico.
- Harper, J.L. (1967). A Darwinian approach to plant ecology. Journal of Ecology. 55:242-270.

- Harper, J.L. (1977). The population Biology of plants. Academic Press. New York.
- Harper, J.L. y J. White. (1974). The demography of plants. Annual Review of Ecology and Systematics. 5:419-463.
- Harper, J.L., P.H.Lovell y K.G.Moore (1970). The shape and size of seeds. Annual Review of Ecology and Systematics. 1:327-356.
- Hubell, P.S. y P.A.Werner. (1979). On measuring the intrinsic rate of increase of populations with heterogeneous life histories. American Naturalist. 113:277-293.
- Istock, C.A. (1982). Some theoretical considerations concerning life history. evolution. En: Evolution and Genetics of life histories. Dingle, H. y J.P. Hegmann (editores). pp:9-19. Springer Verlag. New York.
- Jeffries, R.L., A.J.Davy y T.Rudmik. (1981). Population biology of the salt marsh annual Salicornia europea agg. Journal of Ecology 69: 17-31.
- Klebesadel, L.J. (1969). Life cycles of field pennycress in the subarctic as influenced by time of seed germination. Weed science. 17:563-566.
- Law, R., A.D.Bradshaw y P.D.Putwain. (1977). Life history variation in Poa annua. Evolution. 31:233-246.
- Leverich, W.J. y D.A.Levin. (1979). Age specific survivorship and reproduction in Phlox drummondii. American Naturalist. 113:881-903.
- Levin, D.A. y K.Clay. (1984). Dynamics of synthetic Phlox drummondii populations at the species margin. American Journal of Botany. 71(8): 1040-1050.

- Lloyd, D.G. (1984). Variation strategies in heterogeneous environments. *Biological Journal of the Linnean Society*. 21:357-385.
- Marks, M. y Prince, S. (1981). Influence of germination date on survival and fecundity in wild lettuce. *Lactuca serriola*. *Oikos*. 36:326-330.
- Pearl, R. (1927). The growth of populations. *The Quarterly Review of Biology* 2:532-548.
- Pianka, E.R. (1978). Evolutionary Ecology. 2nd. Edition. Harper and Row. New York.
- Rabotnov, T.A. (1969). On coenopopulations of perennial herbaceous plants in natural coenoses. *Vegetatio*. 19:87-95.
- Rzedowsky, J. (1978). La vegetacion de Mexico. 432pp. Limusa. Mexico.
- Sagar, G.R. y A.M. Mortimer. (1976). An approach to the study of the population dynamics of plants with special reference to weeds. *Applied Biology*. 1:1-43.
- Scheal, B. (1984). Life-history variation, natural selection, and maternal effects in plant populations. en: Perspectives on plant population biology. R. Dirzo y J. Sarukhan (editores). Sunderland Massachusetts "Sinauer Associates. USA.
- Schall, B. y Leverich, W.J. (1981). The demographic consequences of two-stage life cycles" survivorship and the time of reproduction." *American Naturalist*. 118(1):135-138.
- Schmidt, K.P. (1982). The comparative demography of reciprocally sown populations of *Phlox drummondii*. Ph.D. dissertation. The University of Texas.
- Sharitz, R.R. y J.F. McCormick. (1975). Population dynamics of two competing annual plant species. *Ecology*. 57:723-740.

- Sherff, E.E. y E.J. Alexander. (1955). *Compositae-Heliantheae-Coreopsidinae*.
En: North American Flora. Series II. Part 2. pp:62-65.
- Silvertown, J.W. (1982). Introduction to plant population ecology. Longman
Limited Group. London.
- Silvertown, W.J. (1984). Phenotypic variety in seed germination behaviour:
The ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seeds. *American
Naturalist*. 124:1-16.
- Silvertown, J.W. (1985). When plants play the field. en: Evolution.
Essays in honour of John Maynard Smith. P.J. Greenwood, P.H. Harvey
y M. Slatkin (editores). Cambridge University Press. UK.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. (1981). Biometry. 2nd. Edition. W.H. Freeman and
Company. San Francisco.
- Stanton, M.L. (1985). Seed size and emergence time within a stand of wild
radish (Raphanus raphanistrum L.): the establishment of a fitness
hierarchy. *Oecologia*. 67:524-531.
- Stearns, S.C. (1976). Life-history tactics: a review of the ideas. *The
Quarterly Review of Biology*. 51(1):3-47.
- Stearns, S.C. (1980). A new view of life-history evolution. *Oikos*. 35:266-
281.
- Stebbins, G.L. (1974). Flowering plants: evolution above the species
level. Belknap, Cambridge Massachussets. USA.
- Venable, D.L. (1984). Using intraspecific variation to study the ecological
significance and evolution of plant life histories. En: Dirzo, R. y J.
Sarukhan (editores). Perspectives on plant population biology. Sinauer,
Sunderland. Massachussets.
- Venable, D.L. (1985). The evolutionary ecology of seed heteromorphism.

American Naturalist 126(5):577-595.

Venable, D.L. y D. Levin. (1985b). Evolutionary ecology of achene dimorphism in Heterotheca latifolia: II. Demographic Variation within populations. Journal of Ecology. 73:743-755.

Venable, D.L., Burquez, A., Corral, G., Morales, E. y Espinoza, F. (en prensa) The ecology of seed heteromorphism in Heterosperma pinnatum in central Mexico. Ecology.

Villasenor, R.J.L. (1981). Las Compositae del Valle de Tehuacan-Cuicatlan. Flora Generica. Tesis profesional. Fac. de Ciencias. UNAM. 174pp.

Watkinson, A. y Harper, J. (1978). The demography of a sand dune annual "Vulpia fasciculata". Journal of Ecology. 66:483-498.

Zar, J.H. (1974). Biostatistical Analysis. Prentice Hall. New York.

APENDICE 1

Tablas de vida para las seis poblaciones de estudio de Heterosperma
pinnatum.

SITIO 1.- SAN BARTOLO, MEX.

AQUENIOS TIPO (C).

X (DIAS)	D_x	N_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	P_x
0- 19	19	37	1.00	14	0.37	30.0	101.5	2.74	
19- 39	20	23	0.62	13	0.56	16.5	71.5	3.10	0.6216
39- 48	9	10	0.27	1	0.10	9.5	55.0	5.50	0.4347
48- 57	9	9	0.24	1	0.11	8.5	45.5	5.05	0.9000
57- 70	13	8	0.21	0	0.00	8.0	37.0	4.62	0.8888
70- 82	12	8	0.21	0	0.00	8.0	29.0	3.62	1.0000
82- 89	7	8	0.21	1	0.12	7.5	21.0	2.62	1.0000
89-112	23	7	0.18	3	0.42	5.5	13.5	1.92	0.8750
112-133	21	4	0.10	0	0.00	4.0	8.0	2.00	0.5714
133-153	20	4	0.10	2	0.50	3.0	4.0	1.00	1.0000
153-173	20	2	0.05	2	1.00	1.0	1.0	0.50	0.5000

AQUENIOS TIPO (I).

X (DIAS)	D_x	N_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	P_x
0- 19	19	56	1.00	14	0.25	49.0	203.5	3.63	
19- 39	20	42	0.75	20	0.47	32.0	154.5	3.67	0.7500
39- 48	9	22	0.39	4	0.18	20.0	122.5	5.56	0.5238
48- 57	9	18	0.32	0	0.00	18.0	102.5	5.69	0.8181
57- 70	13	18	0.32	0	0.00	18.0	84.5	4.69	1.0000
70- 82	12	18	0.32	0	0.00	18.0	66.5	3.69	1.0000
82- 89	7	18	0.32	3	0.16	16.5	48.5	2.69	1.0000
89-112	23	15	0.26	4	0.26	13.0	32.0	2.13	0.8333
112-133	21	11	0.19	2	0.18	10.0	19.0	1.72	0.7333
133-153	20	9	0.16	5	0.55	6.5	9.0	1.00	0.8181
153-173	20	4	0.07	3	0.75	2.0	2.5	0.62	0.4444
173-195	22	1	0.17	1	1.00	0.5	0.5	0.50	0.2500

AQUENIOS TIPO (P).

X (DIAS)	D_x	N_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	P_x
0- 19	19	50	1.00	9	0.18	45.5	207.5	4.15	
19- 39	20	41	0.82	21	0.51	30.5	162.0	3.95	0.8200
39- 48	9	20	0.40	3	0.15	18.5	131.5	6.57	0.4878
48- 57	9	17	0.34	0	0.00	17.0	113.0	6.64	0.8500
57- 70	13	17	0.34	0	0.00	17.0	96.0	5.64	1.0000
70- 82	12	17	0.34	2	0.11	16.0	79.0	4.64	1.0000
82- 89	7	15	0.30	1	0.06	15.0	63.0	4.20	0.8863
89-112	23	14	0.28	0	0.00	14.0	48.0	3.42	0.9333
112-133	21	14	0.28	0	0.00	14.0	34.0	2.42	1.0000
133-153	20	14	0.28	4	0.28	12.0	20.0	1.42	1.0000
153-173	20	10	0.20	7	0.70	6.5	8.0	0.80	0.7142
173-195	22	3	1.00	3	1.00	1.5	1.5	0.50	0.3333

SITIO 2.- TULA, HGO.

AQUENIOS TIPO C. COHORTE TEMPRANA (22-mayo-82).

X (DIAS)	D_x	N_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	P_x
0- 13	13	87	1.00	12	0.13	81	240.5	2.76	
13- 24	11	75	0.86	25	0.33	62.5	159.5	2.12	0.8620
24- 34	10	50	0.57	29	0.58	35.5	97.0	1.94	0.6666
34- 46	12	21	0.24	10	0.47	16.0	61.5	2.92	0.4200
46- 58	12	11	0.12	0	0.09	10.5	45.5	4.13	0.5238
58- 66	8	10	0.11	0	0.00	10.0	35.0	3.50	0.9090
66- 88	22	10	0.11	0	0.00	10.0	25.0	2.50	1.0000
88-107	21	10	0.11	0	0.00	10.0	15.0	1.50	1.0000
107-127	20	10	0.11	10	1.00	5.0	5.0	0.50	1.0000

AQUENIOS TIPO I. COHORTE TEMPRANA (22-mayo-82).

X (DIAS)	D_x	N_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	P_x
0-13	13	87	1.00	8	0.09	83.0	216.5	2.48	
13- 24	11	79	0.90	37	0.46	60.5	133.5	1.68	0.9080
24- 34	10	42	0.48	25	0.59	29.5	73.0	1.73	0.5316
34- 46	12	17	0.19	10	0.58	12.0	43.5	2.55	0.4047
46- 58	12	7	0.08	0	0.00	7.0	31.5	4.50	0.4117
58- 66	8	7	0.08	0	0.00	7.0	24.5	3.50	1.0000
66- 88	22	7	0.08	0	0.00	7.0	17.5	2.50	1.0000
88-107	21	7	0.08	0	0.00	7.0	10.5	1.50	1.0000
107-127	20	7	0.08	7	1.00	3.50	3.5	0.50	1.0000

AQUENIOS TIPO P. COHORTE TEMPRANA (22-mayo-82).

X (DIAS)	D_x	N_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	P_x
0- 13	13	38	1.00	6	0.15	35.0	80.0	2.10	
13- 24	11	32	0.84	18	0.56	23.0	45.0	1.40	0.8421
24- 34	10	14	0.36	5	0.35	12.5	22.0	1.57	0.4375
34- 46	12	9	0.23	8	0.88	5.0	9.5	1.05	0.6428
46- 58	12	1	0.02	0	0.00	1.0	4.5	4.5	0.1111
58- 66	8	1	0.02	0	0.00	1.0	3.5	3.5	1.0000
66- 88	22	1	0.02	0	0.00	1.0	2.5	2.5	1.0000
88-107	21	1	0.02	0	0.00	1.0	1.5	1.5	1.0000
107-127	20	1	0.02	1	1.00	0.5	0.5	0.5	1.0000

SITIO 2-(continuación).

AQUENIOS TIPO I. COHORTE TARDIA (7-julio-82).

X	D_x	N_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	P_x
(DIAS)									
0-12	12	71	1.00	8	0.11	67.0	283.5	3.99	
12- 20	8	63	0.88	1	0.01	62.5	216.5	3.43	0.8873
20- 42	22	62	0.87	0	0.00	62.0	154.0	2.48	0.9841
42- 63	21	62	0.87	1	0.01	61.5	92.0	1.48	1.0000
63- 83	20	61	0.85	61	1.00	30.5	30.5	0.50	0.9838

AQUENIOS TIPO C. COHORTE TARDIA (7-julio-82).

X	D_x	N_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	P_x
(DIAS)									
0- 12	12	60	1.00	2	0.03	59.0	232.0	3.86	
12- 20	8	58	0.96	9	0.15	53.5	173.0	2.98	0.9666
20- 42	22	49	0.81	1	0.02	48.5	119.5	2.43	0.8448
42- 63	21	48	0.80	1	0.02	47.5	71.0	1.47	0.9795
63- 83	20	47	0.78	47	1.00	23.5	23.5	0.50	0.9791

AQUENIOS TIPO P. COHORTE TARDIA (7-julio-82).

X	D_x	N_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	P_x
(DIAS)									
0- 12	12	107	1.00	10	0.09	102.0	438.5	4.09	
12- 20	8	97	0.90	1	0.01	96.5	336.5	3.46	0.9065
20- 42	22	96	0.89	0	0.00	96.0	240.0	2.5	0.9896
42- 63	21	96	0.89	0	0.00	96.0	144.0	1.5	1.0000
63- 83	20	96	0.89	96	1.00	48.0	48.0	0.5	1.0000

AQUENIOS TIPO C.

X (DIAS)	D _x	N _x	l _x	d _x	q _x	L _x	T _x	e _x	P _x
0- 13	13	85	1.00	9	0.10	80.5	286.5	3.37	
13- 24	9	76	0.89	15	0.19	68.5	206.0	2.71	0.8941
24- 34	10	61	0.70	34	0.55	44.0	137.5	2.25	0.8026
34- 47	13	27	0.31	6	0.22	24.0	93.5	3.46	0.4426
47- 60	13	21	0.24	2	0.09	20.0	68.5	3.30	0.7777
60- 67	7	19	0.21	6	0.31	16.0	49.5	2.60	0.9047
67- 89	21	13	0.14	2	0.15	12.0	33.5	2.57	0.6842
89-110	21	11	0.12	2	0.18	10.0	21.5	1.95	0.8461
110-130	20	9	0.10	2	0.22	8.0	11.5	1.27	0.8181
130-150	20	7	0.08	7	1.00	3.5	3.5	0.50	0.7777

AQUENIOS TIPO I.

X (DIAS)	D _x	N _x	l _x	d _x	q _x	L _x	T _x	e _x	P _x
0-13	13	53	1.00	2	0.03	52.0	185.5	3.50	
13-24	9	51	0.96	5	0.09	48.5	133.5	2.61	0.9622
24-34	10	46	0.90	22	0.47	35.0	85.0	1.87	0.9019
34-47	13	24	0.47	12	0.50	18.0	50.0	2.08	0.5217
47-60	13	12	0.23	5	0.41	9.5	32.0	2.66	0.5000
60-67	7	7	0.13	1	0.14	6.5	22.5	3.21	0.5833
67-89	21	6	0.11	1	0.16	5.5	16.0	2.66	0.8571
89-110	21	5	0.09	0	0.00	5.0	10.5	2.10	0.8333
110-130	20	5	0.09	3	0.60	3.5	5.5	1.10	1.0000
130-150	20	2	0.03	1	0.50	1.5	2.0	1.00	0.4000
150-170	20	1	0.01	1	1.00	0.5	0.5	0.5	0.5000

AQUENIOS TIPO P.

X (DIAS)	D _x	N _x	l _x	d _x	q _x	L _x	T _x	e _x	P _x
0- 13	13	23	1.00	5	0.21	20.0	68.5	2.97	
13- 24	9	18	0.78	4	0.22	16.0	48.0	2.66	0.7826
24- 34	10	14	0.60	5	0.35	11.5	32.0	2.28	0.7777
34- 47	13	9	0.39	3	0.33	7.5	20.5	2.27	0.6428
47- 60	13	6	0.26	1	0.16	5.5	13.0	2.16	0.6666
60- 67	7	5	0.21	3	0.60	3.5	7.5	1.50	0.8333
67- 89	21	2	0.08	1	0.50	1.5	4.0	2.00	0.4000
89-110	21	1	0.04	0	0.00	1.0	2.5	2.50	0.5000
110-130	20	1	0.04	0	0.00	1.0	1.0	1.00	1.0000
130-150	20	1	0.04	1	1.00	0.5	0.5	0.50	1.0000

SITIO 4.- TEOTIHUACAN, MEX.

AQUENIOS TIPO (C). COHORTE TEMPRANA (28-mayo-82).

x (DIAS)	D _x	N _x	l _x	d _x	q _x	L _x	T _x	e _x	P _x
0- 10	10	58	1.00	6	0.10	55.0	434.0	7.48	
10- 19	9	52	0.89	6	0.12	49	379.0	7.29	0.8965
19- 31	12	46	0.79	3	0.07	44.5	330.0	7.17	0.8846
31- 41	10	43	0.74	2	0.05	42.0	285.5	6.64	0.9347
41- 54	13	41	0.70	*	0.10	39.0	243.5	5.94	0.9534
54- 60	6	37	0.63	0	0.00	37.0	204.5	5.53	0.9024
60- 85	25	37	0.63	0	0.00	37.0	167.5	4.53	1.0000
85-106	21	37	0.63	0	0.00	37.0	130.5	3.53	1.0000
106-125	19	37	0.63	1	0.03	36.5	93.5	2.53	0.9729
125-147	22	36	0.62	10	0.28	31.0	57.0	1.58	0.7222
147-167	20	26	0.44	13	0.50	19.5	26.0	1.00	0.5000
167-185	18	13	0.22	13	1.00	6.5	6.5	0.50	---

AQUENIOS TIPO (I). COHORTE TEMPRANA (28-mayo-82).

X (DIAS)	D _x	N _x	l _x	d _x	q _x	L _x	T _x	e _x	P _x
0- 10	10	42	1.00	1	0.02	41.5	345.0	8.21	
10- 19	9	41	0.97	5	0.12	38.5	303.5	7.40	0.9761
19- 31	12	36	0.85	2	0.06	35.0	265.0	7.36	0.8780
31- 41	10	34	0.80	2	0.06	33.0	230.0	6.76	0.9444
41- 54	13	32	0.76	2	0.06	31.0	197.0	6.16	0.9411
54- 60	6	30	0.71	0	0.00	30.0	166.0	5.53	0.9375
60- 85	25	30	0.71	0	0.00	30.0	136.0	4.53	1.0000
85-106	21	30	0.71	0	0.00	30.0	106.0	3.53	1.0000
106-125	19	30	0.71	2	0.07	29.0	76.0	2.53	1.0000
125-147	22	28	0.66	6	0.21	25.0	47.0	1.66	0.9333
147-167	20	22	0.52	11	0.50	16.5	22.0	1.00	0.7857
167-185	18	11	0.26	11	1.00	5.5	5.5	0.50	0.5000

AQUENIOS TIPO (P). COHORTE TEMPRANA (28-mayo-82).

X (DIAS)	D _x	N _x	l _x	d _x	q _x	L _x	T _x	e _x	P _x
0- 10	10	42	1.00	1	0.02	41.5	393.0	9.35	
10- 19	9	41	0.98	2	0.04	40.0	351.5	8.57	0.9761
19- 31	12	39	0.93	2	0.05	38.0	311.5	7.98	0.9512
31- 41	10	37	0.88	1	0.02	36.5	273.5	7.39	0.9487
41- 54	13	36	0.86	1	0.02	35.5	237.0	6.58	0.9729
54- 60	6	35	0.83	1	0.02	34.5	201.5	5.75	0.9722
60- 85	25	34	0.81	0	0.00	34.0	167.0	4.91	0.9714
85-106	21	34	0.81	0	0.00	34.0	133.0	3.91	1.0000
106-125	19	34	0.81	1	0.02	33.5	99.0	2.91	1.0000
125-147	22	33	0.79	3	0.09	31.5	65.5	1.98	0.9705
147-167	20	30	0.71	11	0.36	24.5	34.0	1.13	0.9090
167-185	18	19	0.45	19	1.00	9.5	9.5	0.50	0.6333

AQUENIOS TIPO (C). COHORTE TARDIA (7-junio-82).

X (DIAS)	D _x	N _x	l _x	d _x	q _x	L _x	T _x	e _x	P _x
0- 9	9	64	1.00	12	0.19	58.0	313.0	4.89	
9- 21	12	52	0.81	11	0.21	46.5	255.0	4.90	0.8125
21- 31	10	41	0.64	8	0.20	37.0	208.5	5.09	0.7884
31- 44	13	33	0.51	7	0.21	29.5	171.5	5.20	0.8048
44- 50	6	26	0.40	1	0.04	25.5	142.0	5.46	0.7878
50- 75	25	25	0.39	0	0.00	25.0	116.5	4.66	0.9615
75- 96	21	25	0.39	0	0.00	25.0	91.5	3.66	1.0000
96-115	19	25	0.39	0	0.00	25.0	66.5	2.66	1.0000
115-137	22	25	0.39	3	0.12	23.5	41.5	1.66	1.0000
137-157	20	22	0.34	15	0.68	14.5	18.0	0.82	0.8800
157-175	18	7	0.10	7	1.00	3.5	3.5	0.50	0.3181

AQUENIOS TIPO (I). COHORTE TARDIA (7-junio-82).

X (DIAS)	D _x	N _x	l _x	d _x	q _x	L _x	T _x	e _x	P _x
0- 9	9	89	1.00	15	0.16	81.5	574.5	6.45	
9- 21	12	74	0.83	3	0.04	72.5	493.0	6.66	0.8314
21- 31	10	71	0.79	10	0.14	66.0	420.5	5.92	0.9594
31- 44	13	61	0.68	8	0.13	57.0	354.5	5.81	0.8591
44- 50	6	53	0.59	1	0.01	52.5	297.5	5.61	0.8688
50- 75	25	52	0.58	1	0.01	51.5	245.0	4.71	0.9811
75- 96	21	51	0.57	0	0.00	51.0	193.5	3.79	0.9807
96-115	19	51	0.57	2	0.03	50.0	142.5	2.79	1.0000
115-137	22	49	0.55	5	0.10	46.5	92.5	1.88	0.9607
137-157	20	44	0.49	20	0.45	34.0	46.0	1.04	0.8979
157-175	18	24	0.26	24	1.00	12.0	12.0	0.50	0.5454

AQUENIOS TIPO (P). COHORTE TARDIA (7-junio-82).

X (DIAS)	D _x	N _x	l _x	d _x	q _x	L _x	T _x	e _x	P _x
0- 9	9	32	1.00	2	0.06	31.0	226.0	7.06	
9- 21	12	30	0.94	2	0.06	29.0	195.0	6.50	0.9375
21- 31	10	28	0.88	2	0.07	27.0	166.0	5.92	0.9333
31- 44	13	26	0.81	4	0.15	24.0	139.0	5.34	0.9285
44- 50	6	22	0.69	1	0.04	21.5	115.0	5.22	0.8461
50- 75	25	21	0.66	0	0.00	21.0	93.5	4.45	0.9545
75- 96	21	21	0.66	1	0.04	20.5	72.5	3.45	1.0000
96-115	19	20	0.63	2	0.10	19.0	52.0	2.60	0.9523
115-137	22	18	0.56	3	0.16	16.5	33.0	1.83	0.9000
137-157	20	15	0.47	6	0.40	12.0	16.5	1.10	0.8333
157-175	18	9	0.28	9	1.00	4.5	4.5	0.50	0.6000

AQUENIOS TIPO (C).

X (DIAS)	D _x	N _x	l _x	d _x	q _x	L _x	T _x	e _x	P _x
0- 14	14	40	1.00	0	0.00	40.0	378.0	9.45	
14- 25	11	40	1.00	1	0.02	39.5	339.0	8.45	1.0000
25- 35	10	39	0.98	1	0.02	38.5	298.5	7.65	0.9750
35- 47	12	38	0.95	0	0.00	38.0	260.0	6.84	0.9743
47- 57	10	38	0.95	0	0.00	38.0	222.0	5.84	1.0000
57- 78	21	38	0.95	0	0.00	38.0	184.0	4.84	1.0000
78-101	23	38	0.95	0	0.00	38.0	146.0	3.84	1.0000
101-120	19	38	0.95	1	0.02	37.5	108.0	2.84	1.0000
120-144	24	37	0.93	9	0.24	32.5	70.5	1.90	0.9736
144-163	19	28	0.70	4	0.14	26.0	38.0	1.35	0.7567
163-183	20	24	0.60	24	1.00	12.0	12.0	0.50	0.8571

AQUENIOS TIPO (I).

X (DIAS)	D _x	N _x	l _x	d _x	q _x	L _x	T _x	e _x	P _x
0- 14	14	27	1.00	0	0.00	27.0	239.5	8.87	
14- 25	11	27	1.00	3	0.11	25.5	212.5	7.87	1.0000
25- 35	10	24	0.89	0	0.00	24.0	187.0	7.79	0.8888
35- 47	12	24	0.89	1	0.04	23.5	163.0	6.79	1.0000
47- 57	10	23	0.85	0	0.00	23.0	139.5	6.06	0.9583
57- 78	21	23	0.85	0	0.00	23.0	116.5	5.06	1.0000
78-101	23	23	0.85	1	0.04	22.5	93.5	4.06	1.0000
101-120	19	22	0.81	0	0.00	22.0	71.0	3.22	0.9565
120-144	24	22	0.81	2	0.09	21.0	49.0	2.22	1.0000
144-163	19	20	0.74	2	0.10	19.0	28.0	1.40	0.9090
163-183	20	18	0.67	18	1.00	9.0	9.0	0.50	0.9000

AQUENIOS TIPO (P).

X (DIAS)	D _x	N _x	l _x	d _x	q _x	L _x	T _x	e _x	P _x
0- 14	14	22	1.00	0	0.00	22.0	207.0	9.40	
14- 25	11	22	1.00	1	0.47	21.5	185.0	8.40	1.0000
25- 35	10	21	0.95	1	0.47	20.5	163.5	7.78	0.9545
35- 47	12	20	0.91	0	0.00	20.0	143.0	7.15	0.9523
47- 57	10	20	0.91	0	0.00	20.0	123.0	6.15	1.0000
57- 78	21	20	0.91	0	0.00	20.0	103.0	5.15	1.0000
78-101	23	20	0.91	0	0.00	20.0	83.0	4.15	1.0000
101-120	19	20	0.91	2	0.10	19.0	63.0	3.15	1.0000
120-144	24	18	0.82	0	0.00	18.0	44.0	2.44	0.9000
144-163	19	18	0.82	1	0.05	17.5	26.0	1.44	1.0000
163-183	20	17	0.77	17	1.00	8.5	8.5	0.50	0.9444

AQUEMIOS TIPO (C).

X (DIAS)	D_x	N_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	P_x
0- 16	16	95	1.00	1	0.01	94.5	569.5	5.99	
16- 28	12	94	0.98	3	0.03	92.5	475.0	5.05	0.9894
28- 39	11	91	0.95	6	0.06	88.0	382.5	4.20	0.9680
39- 59	20	85	0.89	11	0.12	79.5	294.5	3.40	0.9340
59- 80	21	74	0.77	8	0.10	70.0	215.0	2.90	0.8705
80-101	21	66	0.69	11	0.16	60.5	145.0	2.19	0.8918
101-121	20	55	0.57	14	0.25	48.0	84.5	1.53	0.8333
121-141	20	41	0.43	25	0.60	28.5	36.5	0.89	0.7454
141-162	21	16	0.16	16	1.00	8.0	8.0	0.50	0.3902

AQUEMIOS TIPO (I).

X (DIAS)	D_x	N_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	P_x
0- 16	16	97	1.00	1	0.01	96.5	589.5	6.07	
16- 28	12	96	0.98	4	0.04	94.0	493.0	5.13	0.9896
28- 39	11	92	0.94	12	0.13	91.0	399.0	4.33	0.9583
39- 59	20	90	0.92	13	0.14	83.5	308.0	3.42	0.9782
59- 80	21	77	0.79	8	0.10	73.0	224.5	3.17	0.8555
80-101	21	69	0.71	8	0.11	65.0	151.5	2.19	0.8961
101-121	20	61	0.62	24	0.39	49.0	86.5	1.41	0.8840
121-141	20	37	0.38	18	0.48	28.0	37.5	1.01	0.6065
141-162	21	19	0.19	19	1.00	9.5	9.5	0.50	0.5135

AQUEMIOS TIPO (P).

X (DIAS)	D_x	N_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x	P_x
0- 16	16	89	1.00	3	0.03	87.5	522.5	5.87	
16- 28	12	86	0.96	2	0.02	85.0	435.0	5.05	0.9663
28- 39	11	84	0.94	4	0.04	82.0	350.0	4.16	0.9767
39- 59	20	80	0.89	15	0.18	72.5	268.0	3.35	0.9523
59- 80	21	65	0.73	11	0.16	59.5	195.5	3.00	0.8125
80-101	21	54	0.60	1	0.01	53.5	136.0	2.51	0.8307
101-121	20	53	0.59	19	0.35	52.5	82.5	1.55	0.9818
121-141	20	34	0.38	21	0.61	23.5	30.0	0.88	0.6415
141-162	21	13	0.14	13	1.00	6.5	6.5	0.50	0.3823

APENDICE 2

Valores de la tasa de reemplazamiento (Ro), para los sitios San Bartolo, Mex., Teotihuacan, Mex. y Tlalnepantla, Mor.

SITIO 1: SAN BARTOLO.

TOTAL

x	l_x	m_x	$\frac{l_x m_x}{x}$
0	0.0241	4.0344	0.0972
1	0.0225	8.6666	0.1949
2	0.0133	10.6800	0.1420
3	0.0033	6.7500	0.0222

$R_o = 0.4563$

TIPO (C)

x	l_x	m_x	$\frac{l_x m_x}{x}$
0	0.0100	4.5000	0.0450
1	0.0100	9.0000	0.0900
2	0.0050	18.0000	0.0900

$R_o = 0.2250$

TIPO (I)

x	l_x	m_x	$\frac{l_x m_x}{x}$
0	0.0275	3.2727	0.0899
1	0.0225	8.0000	0.1800
2	0.0100	11.2500	0.1125

$R_o = 0.3824$

TIPO (P)

x	l_x	m_x	$\frac{l_x m_x}{x}$
0	0.0350	4.5000	0.1575
1	0.0350	9.0000	0.3150
2	0.0250	9.0000	0.2250
3	0.0075	9.0000	0.0675

$R_o = 0.7650$

SITIO 4: TEOTIHUACAN

TOTAL

x	$\frac{1}{x}$	$\frac{m}{x}$	$\frac{1}{x} \frac{m}{x}$
0	0.2466	2.3614	0.5823
1	0.2441	5.6245	1.3729
2	0.2241	6.9702	1.5620
3	0.1908	3.9956	0.7863
4	0.1075	0.8139	0.0875
			$R_o = 4.3670$

TIPO (C)

x	$\frac{1}{x}$	$\frac{m}{x}$	$\frac{1}{x} \frac{m}{x}$
0	0.2250	1.3000	0.2925
1	0.2250	5.6000	1.2600
2	0.2150	8.0581	1.7324
3	0.1825	4.3150	0.7874
4	0.0925	0.7297	0.0674
			$R_o = 4.1397$

TIPO (I)

x	$\frac{1}{x}$	$\frac{m}{x}$	$\frac{1}{x} \frac{m}{x}$
0	0.3000	2.8500	0.8550
1	0.2925	6.1538	1.8000
2	0.2550	6.8823	1.7550
3	0.2225	4.0449	0.9000
4	0.1275	1.0588	0.1350
			$R_o = 5.4450$

TIPO (P)

x	$\frac{1}{x}$	$\frac{m}{x}$	$\frac{1}{x} \frac{m}{x}$
0	0.2150	2.7906	0.6000
1	0.2150	4.9302	1.0600
2	0.2025	5.9259	1.2000
3	0.1675	3.5820	0.6000
4	0.1025	0.5853	0.0600
			$R_o = 3.5200$

SITIO 5: TLALNEPANTLA

TOTAL

x	l_x	m_x	$l_x m_x$
0	0.1617	0.2423	0.0392
1	0.1525	1.1584	0.1767
2	0.1342	12.2360	1.6421
3	0.1250	17.0763	2.1345
			$R_o = 3.9925$

TIPO (C)

x	l_x	m_x	$l_x m_x$
0	0.2475	0.1616	0.0399
1	0.2325	1.2365	0.2874
2	0.1975	11.1772	2.2074
3	0.1625	12.7076	2.0649
			$R_o = 4.5996$

TIPO (I)

x	l_x	m_x	$l_x m_x$
0	0.1225	0.4285	0.0524
1	0.1150	0.6304	0.0724
2	0.1050	8.7619	0.9199
3	0.0825	18.3333	1.5124
			$R_o = 2.5571$

TIPO (P)

x	l_x	m_x	$l_x m_x$
0	0.1400	0.1785	0.0249
1	0.1350	1.2592	0.1699
2	0.1125	14.3800	1.6177
3	0.1075	18.7441	2.0149
			$R_o = 3.8274$