

00376  
10



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

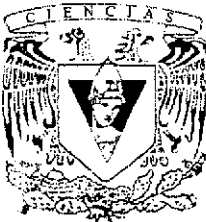
FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

SOBREVIVENCIA Y CRECIMIENTO DE LOS  
ESTADIOS INICIALES DE *Buddleia cordata* (TEPOZÁN)  
EN AMBIENTES CONTRASTANTES DEL  
AJUSCO MEDIO, D.F. MÉXICO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS  
(ECOLOGÍA Y CIENCIAS AMBIENTALES)  
P R E S E N T A  
PEDRO ELOY MENDOZA HERNÁNDEZ

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



MÉXICO, D.F.

ENERO 2002

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

## *Dedicatoria*

### *]] Mamá ]]*

*La semilla de vida que viste nacer ha crecido junto con todas las del huerto.*

*TU, ahora, te haz marchado para iluminar con tu brillo los rayos del sol.*

*Cada mañana mi corazón se llena de alegría al recibirte linda y soñadora.*

*Tu esencia es y será siempre para mi un claro ejemplo de honestidad y trabajo.*

*Como culpo al tiempo por haber corrido tanto y ahora no estas*

*pero más me culpo a mi por no recordarte y me duele: perdón Mamá*

*Lo cotidiano, mata y a veces empaña, pero en las etapas ahora me toca*

*cumplir y GRACIAS a ti he podido finalizar mi tesis, por favor perdón*

*por no alcanzarte, pero te AMO y me alegrará mucho que me acompañes.*

*Pedro Eloy Mendoza-Hernández*

*a mis chicas grandes.*

*Rafaela Vázquez Hernández*

*Osiris Saharaí Mendoza Vázquez*

*Arelí Roxanna Mendoza Vázquez*

*a mi maestro:*

*Carlos Vázquez Yanes*

*a mis familiares que se han ido .*

## Agradecimientos

Cada segundo de los diez años más recientes de mi vida ha tenido un mensaje de aliento y ánimo para conmigo y mi tesis por infinidad de amigos y familiares. A todas aquellas voces que se acordaron de mi tesis les doy las más sinceras gracias. Una voz que escuché desde lo más profundo de su vientre y cada mañana me guía; *Mamá*, mereces mi eterna gratitud por todo lo que hiciste por nosotros aún a costa de tu vida.

Gran estima y respeto siento por Irene Pisanty, Teresa Valverde, Ana Mendoza y Jorge Soberón quienes creyeron en mí y me invitaron a participar en el proyecto DGAPA IN309292 y como parte del personal del Laboratorio Especializado de Ecología. Gracias IRENE

Quiero agradecer el apoyo en campo y sobre todo su amistad de mis compañeros *ajusqueros*: Andrea Martínez, Luz del Carmen Ruiz, Magdalena Martínez, Eduardo Martínez, Juan Carlos Flores, Leonardo Cabrera y Rafaela Vázquez. De épocas más recientes, también excelentes amigas y amigos; quiero agradecer el apoyo y siempre buen ánimo de Mariana Hernández, Marcela Ruedas, Ligia Esparza, Cinthya Contreras, Elcna Vilchis, Sandra Quijas, Manuela López, Lucrecia Trejo, Cinthya Ramírez y Ariel Arias.

Agradezco profundamente los comentarios y aportaciones realizadas a este trabajo por los integrantes de mi comité tutorial: M. en C. Irene Pisanty, Dra. Ana Mendoza, Dr. Jorge Soberón, y los revisores Dra. Teresa Valverde, Dra. Alma Orozco, M. en C. Mariana Hernández y el Dr. Zenón Cano gracias a su tiempo y esfuerzo esta tesis tiene ahora una estructura y claridad con su toque personal.

Quiero dar las gracias a personas que ocasionalmente me ayudaron con uno que otro análisis o durante parte de los experimentos: gracias a Ivonne Vargas, a Pilar y Adolfo Andrade del Laboratorio de Ambientes Controlados de la Facultad de Ciencias, a Víctor Peña por aquellos muestreos en el Ajusco, a Patricia Guadarrama por su ánimo y ayuda, así como a Ernesto Vega por parte del análisis estadístico.

Agradezco profundamente el apoyo y amor que me brinda mi familia, *gracias eternas* a mi Papá Efrén Mendoza de los Santos de quien he aprendido que la vida es difícil y donde hay que sembrar *buenas semillas* para cosechar *buenos frutos*. a mi Madre Doña Gloria Hernández Flores de quien *soy*, estoy vivo y vivo para honrarla: *gracias Mamá*. A mis hermanos a todos ellos y sus familias gracias por los ánimos y las ausencias, los amo: Víctor y Familia, Alejandra y Familia, Irma y futura familia, Carlos y Carlita, Daniel, Vero y Familia, Jorge y Juan a *todos* los chicos.

La vida me ha dado tres estrellas *chicas*, *las chicas* son todo y un poco más en la vida para mí sin ellas este trabajo no se hubiera concretado, sin ellas mi vida sería un caos, gracias vida por agigantar mis sueños con las risas y los llantos de mis niñas: las amo Rafacla Vázquez, Osiris Saharaí y Areli Roxanna.

Agradezco a la Dirección General de Apoyo al Personal Académico (DGAPA) por la beca parcial que abarcó el periodo comprendido entre abril de 1993 a marzo de 1995

Este trabajo formó parte del proyecto DGAPA IN309292

## Indice.

Resumen	viii
Esquema general de la tesis.	ix
Capítulo I.	1
1. Introducción general.	1
2. Antecedentes.	2
2.1 Dinámica de las primeras etapas del desarrollo de plantas arbóreas	2
2.1.1 Germinación.	2
2.1.2 Establecimiento, sobrevivencia y crecimiento de las etapas tempranas del desarrollo	3
2.2. Sucesión vegetal: un proceso poblacional.	4
2.2.1 Sucesión primaria	4
2.2.2. Sucesión secundaria.	5
2.3. La restauración ecológica: definición y marco teórico.	6
3. Objetivos	7
4. La especie en estudio: <i>Buddleia cordata</i>	8
5. Descripción del área de estudio: Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM).	8
5.1. Clima.	11
5.2. Geología y suelo	11
5.3. Vegetación	11
5.3.1 Unidades de vegetación del PECM.	11
5.3.1.1. Bosque denso (BD)	12
5.3.1.2 Borde de bosque (BB)	12
5.3.1.3. Malpaís o matorral perturbado (MP)	12
Capítulo II.	14
<i>Germinación y establecimiento de <i>Buddleia cordata</i> en condiciones de invernadero: efecto de la cosecha de las semillas, el tipo de suelo y la frecuencia de riego</i>	14
1. Introducción.	14
2. Objetivos	15
3. Metodología	16
3.1. Colecta y almacenamiento de semillas de <i>Buddleia cordata</i> .	16
3.2 Germinación en cámaras de ambientes controlados: diseño experimental.	16
3.3 Germinación en invernadero: diseño experimental	17
3.4 Análisis estadístico	18

4 Resultados	20
4.1. Germinación de semillas de <i>Buddleia cordata</i> de cinco cosechas diferentes en cámaras de ambientes controlados.	20
4.2 Germinación de semillas de <i>Buddleia cordata</i> en el invernadero: efecto de la cosecha, el tipo de suelo y la frecuencia de riego.	20
4.3. Supervivencia de las plántulas emergidas en condiciones del invernadero.	24
5 Discusión.	28
5.1. Germinación de <i>Buddleia cordata</i> en cámaras de ambientes controlados	28
5.2 Germinación de <i>Buddleia cordata</i> en el invernadero.	29
5.3 Establecimiento de <i>Buddleia cordata</i> en el invernadero.	30
Capítulo III.	32
<i>Crecimiento y supervivencia de las categorías iniciales de tamaño de <i>Buddleia cordata</i> en el borde de bosque del PECM.</i>	32
1. Introducción.	32
2. Objetivo.	33
3 Metodología.	34
3.1 Evaluación del crecimiento.	34
3.2. Patrones de asignación de biomasa de diferentes categorías de tamaño de <i>Buddleia cordata</i> en el borde de bosque.	35
3.3 Evaluación de la supervivencia	35
3.4 Análisis estadístico.	35
4. Resultados	36
4.1. Evaluación del crecimiento aéreo	36
4.1.1. Altura, número de hojas y número de ramas.	36
4.2. Tablas de destino de las plantas de tepozán según las variables de crecimiento aéreo.	39
4.2.1. Altura	39
4.2.2. Hojas	41
4.2.3. Ramas	42
4.3. Distribución de biomasa en plantas de <i>Buddleia cordata</i> en el borde de bosque (BB).	42
4.4 Evaluación de la supervivencia de <i>Buddleia cordata</i> en el borde de bosque	45
4.4.1. Supervivencia de las cohortes de 1992, 1993 y 1994.	45
4.4.2. Mortalidad de las plantas de <i>Buddleia cordata</i> con relación a su categoría de tamaño.	45
5. Discusión.	48
5.1. Crecimiento de <i>Buddleia cordata</i>	48

5.2. Supervivencia de <i>Buddleia cordata</i> .	49
Capítulo IV.	51
<i>Efecto de la frecuencia de riego sobre el crecimiento y la supervivencia de Buddleia cordata</i>	51
1. Introducción	51
2. Objetivos	52
3. Metodología	53
3.1. Condiciones del invernadero.	53
3.2. Preparativos del experimento	53
3.2.1. Producción de plantas de <i>Buddleia cordata</i> para el experimento	53
3.2.2. Selección de plántulas para el experimento	53
3.3. Evaluación de las variables de crecimiento, del vigor y de la supervivencia.	54
3.4. Análisis estadístico.	54
4. Resultados.	55
4.1. Tasas de incremento de la altura, número de hojas y número de ramas.	55
4.2. Supervivencia y vigor de <i>Buddleia cordata</i>	56
5. Discusión	59
5.1. Crecimiento de <i>Buddleia cordata</i> .	59
5.2. Supervivencia y vigor de <i>Buddleia cordata</i> .	61
Capítulo V.	62
1. Conclusiones generales.	62
2. ¿Porqué es abundante <i>Buddleia cordata</i> en el Ajusco Medio?	64
3. ¿Podemos utilizar a <i>Buddleia cordata</i> durante las labores de restauración del Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) y como parte de programas de reforestación?	65
Referencias bibliográficas	68
Apéndice A	79
Apéndice B	85



## Resumen.

En la parte media de la Sierra del Ajusco, se estableció un asentamiento urbano irregular que fue expropiado en 1989 para crear el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM). Dentro del parque se inició un proyecto de restauración ecológica que pretendía revertir los daños ocasionados al suelo, la cubierta vegetal y la fauna. La introducción de especies para recuperar la cubierta vegetal es una labor de rehabilitación importante. El éxito de las plantaciones depende de elegir correctamente las especies adecuadas. *Buddleia cordata* (tepozán) es una especie pionera y abundante en lugares recién perturbados. Con la finalidad de utilizar correctamente esta especie en las labores de restauración se analizaron algunos procesos ecofisiológicos y demográficos en dos zonas alteradas del PECM.

Los experimentos de germinación sugieren que las semillas de tepozán presentan una amplia respuesta germinativa en condiciones favorables de luz, humedad y temperatura. Esta respuesta es típica de especie oportunistas que se ven beneficiadas con la apertura de claros, la reducción de la competencia y las variaciones microclimáticas. En el invernadero la germinación de las semillas y el establecimiento fueron afectados por la disponibilidad de agua, el origen del sustrato y la interacción entre ambos factores. El establecimiento temprano del tepozán depende de las variaciones a nivel de los micrositos.

El seguimiento de plantas establecidas en un área alterada mostró que la época más desfavorable del año para la permanencia y crecimiento del tepozán fueron los meses de febrero a mayo. Esto se agudizó en 1993 cuando la disponibilidad de agua se redujo en más del 40% con respecto al promedio de la zona (1100 mm). La sequía y el incremento de temperatura provocaron la muerte del ápice dominante ocasionando la retrogresión de las plantas. Durante las lluvias, el 1% de las plantas presentaron activación de yemas laterales y recuperaron su tamaño inicial. La retrogresión y la activación de yemas laterales son procesos relevante que permiten a esta especie pasar la época desfavorable, la raíz resultó ser una estructura de resistencia ya que se orienta más del 70% de la biomasa a ella. Toda esta plasticidad morfológica y fisiológica resulta fundamental durante el crecimiento y la sobrevivencia de esta especie en los sitios alterados.

Con la finalidad de probar si existía un tamaño umbral en las plantas de tepozán a partir del cual se incrementa marcadamente la sobrevivencia, se colocaron plantas de diferentes tamaños bajo distintas frecuencias de riego sobre un sustrato uniforme en el invernadero de campo. Las plantas mostraron una amplia plasticidad de las variables de crecimiento aéreo, las plantas pequeñas de 3 a 6 cm de altura tendieron a producir hojas, a diferencia de las plantas de 12 a 15 cm de altura que tendieron a producir ramas. No se pudo confirmar si existe un claro tamaño umbral a partir del cual se incrementa la sobrevivencia en las plantas de tepozán.

Con los resultados de este trabajo es factible considerar al tepozán como una especie potencialmente útil durante las labores de restauración, ya sea a través de semillas o mediante reforestación es justificable incorporar tepozanes que modifiquen favorablemente las condiciones microambientales y faciliten el reclutamiento de las especies tardías durante la sucesión del PECM.

## Esquema general de la tesis

Este trabajo ha sido dividido en cinco capítulos. En el primero se mencionan aspectos generales sobre las comunidades bióticas del sur de la Cuenca de México, del área de estudio y de un proyecto de restauración ecológica propuesto para el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) situado en el Ajusco Medio. También se justifica la necesidad de estudiar las categorías tempranas de desarrollo de *Buddleia cordata*, especie arbórea abundante en una de las áreas alteradas del PECM. Posteriormente se revisan aspectos de la biología de la germinación, la sobrevivencia, el establecimiento y el crecimiento de especies arbóreas. Se revisan los temas de la sucesión vegetal y la restauración ecológica. Se presentan los objetivos generales y se describe el género *Buddleia*, la especie *Buddleia cordata* y algunos aspectos de su distribución, biología reproductiva, forma de crecimiento y fenología. Se reportan datos del área de estudio, su clima, tipos de suelo, geología y las unidades de vegetación descritas para la zona.

Los capítulos II, III y IV son los resultados de este trabajo. Cada capítulo tiene una pequeña introducción donde se justifica el objetivo particular, la hipótesis y la metodología.

En el capítulo II se presentan los resultados de la germinación y el establecimiento de *Buddleia cordata* en condiciones controladas y en el invernadero. La finalidad de esta sección del trabajo fue determinar el efecto del año de la cosecha de las semillas, el tipo de suelo y la disponibilidad de agua sobre la germinación y el establecimiento de *Buddleia cordata* en diferentes condiciones de temperatura, luz y humedad.

El capítulo III reporta la tasa de sobrevivencia y la tasa de crecimiento de las categorías iniciales de tamaño de *Buddleia cordata* en condiciones naturales. Las plantas, que se revisaron cada mes, estaban ya establecidas en un sitio abierto del borde de bosque, unidad de vegetación que fue alterada por un asentamiento urbano en 1988. La finalidad de este seguimiento fue reconocer el comportamiento de las primeras etapas de crecimiento de esta especie bajo las presiones bióticas y abióticas de una zona alterada.

El capítulo IV presenta la tasa de crecimiento y de sobrevivencia de las categorías iniciales de tamaño de *Buddleia cordata* en respuesta a diferentes frecuencias de riego bajo condiciones del invernadero de campo. La finalidad de esta sección fue indagar si el topozán presenta respuestas diferenciales de crecimiento bajo distintas presiones ambientales (tres frecuencias de riego) y determinar si existe un umbral de tamaño a partir del cual la sobrevivencia de la especie aumenta significativamente.

Por último, en el capítulo V se presenta la discusión general, además de las perspectivas de restauración para la zona de interés, donde se involucra a *Buddleia cordata* y se mencionan algunas sugerencias para futuras investigaciones.

## Capítulo I

### 1. Introducción general.

El crecimiento urbano descontrolado de la zona metropolitana de la Ciudad de México ha provocado que las comunidades vegetales y animales de la cuenca de México se encuentren fuertemente alteradas en su abundancia, composición y distribución (Ezcurra 1991, Aguilar et al. 1995, Ezcurra et al. 1999). La Sierra del Ajusco al sur de la Ciudad de México no ha escapado a este proceso de deterioro y sus comunidades bióticas han sido severamente afectadas. La Sierra aún conserva parte de su cubierta vegetal original y algunos elementos de fauna endémica a pesar de las fuertes presiones que ejerce el pastoreo, la tala clandestina, la fragmentación del hábitat y los asentamientos humanos en expansión (Velázquez 1993, 1994).

En la década de los ochenta, el predio conocido como Lomas del Seminario fue invadido por un grupo de personas que pretendían satisfacer sus necesidades de vivienda. Esta perturbación dañó fuertemente la vegetación y alteró el incipiente suelo de origen volcánico. La flora de esta zona estaba originalmente compuesta por un bosque de encinos inmerso en un matorral xerófilo bien establecido (Soberón et al. 1991). Esta comunidad biótica representaba una fase sucesional del proceso iniciado después del derrame de lava del volcán Xitle y conos adyacentes ocurrida hace más de 2000 años (White et al. 1990, Cano-Santana y Meave 1996). A finales de esta década, un grupo de universitarios preocupados por las posibles consecuencias que pudiese tener un asentamiento urbano irregular con malos servicios básicos sobre una de las zonas de recarga de los mantos freáticos del D.F. propusieron un plan de rescate de Lomas del Seminario a las autoridades de la Delegación Tlalpan. En 1989 se expropió la zona y mediante Decreto Presidencial se creó el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM). El parque se declaró como área sujeta a conservación ecológica (Diario Oficial junio 1989).

De acuerdo con Soberón *et al.* (1991), en el PECM se pueden reconocer cuatro unidades de vegetación: 1) bosque denso de encinos, dominado por varias especies de *Quercus*; 2) bosque abierto de encinos que constituye una transición entre el bosque denso y el matorral xerófilo; 3) matorral xerófilo perturbado o malpais, donde *Buddleia cordata* es la especie arbórea más conspicua, aunque no siempre la más abundante, y 4) matorral denso de *Sedum oxipetalum*, en sitios donde aparentemente no han ocurrido perturbaciones recientes. Con base en la clasificación florística de Rzedowski (1994), las zonas mencionadas anteriormente corresponden a un bosque y a un matorral xerófilo caracterizados *a priori* por la evidencia de algún grado de disturbio y por su composición florística.

Las especies más abundantes como *Quercus* spp. en el bosque denso, *Buddleia cordata* en el malpais alterado, *Salvia* spp. en el borde de bosque y *Sedum oxipetalum* en los sitios de malpais menos modificado sirvieron para definir a cada una de las unidades de vegetación y a su vez, se señalarlas como indicadoras del proceso de sucesión secundaria del PECM (Soberón et al. 1991).

El estudio de diferentes aspectos poblacionales de las especies indicadoras de distintos estadios serales es una forma de conocer el papel que juegan en el proceso sucesional. Esto, a su vez, puede traducirse en una herramienta que permita manipular la sucesión con fines de regeneración y restauración. Bajo este enfoque se desarrolló el presente estudio, que se centra en el análisis ecológico de las categorías tempranas del crecimiento del tepozán (*Buddleia cordata* H.B.K.).

El tepozán es una especie arbórea asociada a sitios perturbados por las actividades humanas (Rzedowski 1978, González-Espinosa et al. 1991, Cano-Santana y Mcave 1996). Esta especie tolera sitios donde la disponibilidad de agua y de nutrientes en el suelo es limitada debido a que sus requerimientos hídricos son bajos. Presenta pubescencia en las hojas, misma que favorece la retención de agua y su fenología foliar está asociada a las épocas de secas y de lluvias (Pozos 1991). El tepozán ha sido usado en la reforestación de sitios con baja disponibilidad de agua y bajas concentraciones de nutrientes (González-Kladiano y Camacho-Morfin 1994, Elizalde 1996) o como forraje para complementar la dieta del ganado ovino en los Altos de Chiapas (Morfin et al. 1995).

*Buddleia cordata* puede considerarse un elemento útil en la recuperación de áreas ecológicamente empobrecidas. Sin embargo, para utilizar correctamente a esta especie dentro de las labores de restauración del PECM es necesario estudiar diferentes aspectos de su ecología que nos permitan conocer la dinámica de varios procesos como la germinación y el crecimiento, así como algunos aspectos demográficos. Este conocimiento es necesario e importante para cualquier proyecto de restauración ecológica (Bradshaw 1987, Hubbs y Norton 1996).

## 2. Antecedentes

### 2.1 Dinámica de las primeras etapas del desarrollo de plantas arbóreas.

#### 2.1.1) Germinación

La germinación es un proceso fuertemente regulado por el ambiente y por características intrínsecas de las semillas (Bidwell 1979). Durante la germinación se reconocen tres fases importantes: 1) la fase de imbibición o entrada de agua a las semillas, 2) la activación del metabolismo tanto del embrión como de las células encargadas de utilizar las reservas alimenticias y 3) el crecimiento del embrión. La duración de cada fase durante la germinación es diferente para cada especie (Vázquez-Yanes et al. 1997). Los factores ambientales que con mayor frecuencia afectan a la germinación son la calidad y la cantidad de radiación solar, la temperatura del suelo y del aire, la disponibilidad de agua en el suelo, la relación de oxígeno y bióxido de carbono del suelo, la cantidad de hojarasca y la cantidad de materia orgánica, así como las interacciones entre estos factores (Bewley y Black 1982, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1982, 1987 y 1990, Fenner 1987, Valverde y Silvertown 1995). Algunas características intrínsecas como la testa impermeable de algunas semillas, la inmadurez del embrión, la presencia o la ausencia de sustancias inhibitorias, pueden también afectar el proceso de germinación (Valverde 1988, Sánchez-Coronado 1993, Vázquez-Yanes et al. 1997, Baskin y Baskin 1998). Los factores que afectan la

germinación representan presiones de selección que han dado forma a los diferentes patrones de germinación de las especies a través del tiempo (Leishman y Westoby 1994, Olf et al 1994, Evans y Cabin 1995)

La velocidad de germinación es un parámetro importante para las especies que colonizan sitios alterados o con marcada estacionalidad. Las semillas que germinan rápidamente pueden tener una mayor oportunidad de sobrevivencia y sus plántulas pueden tener tasas relativamente altas de crecimiento, sobre todo en ambientes limitantes, aunque esto no siempre es así y las semillas con germinación tardía pueden inclusive tener mejor adecuación (Silvertown y Lovett Doust 1993, Bewley y Black 1992, Cheplick 1996, Jones et al. 1997). Las semillas de rápida germinación son conocidas como oportunistas y las de germinación más tardía como conservadoras. Ambas respuestas germinativas sólo son una parte de la amplia gama que han sido modeladas a lo largo del tiempo por las presiones de selección (Bewley y Black 1982, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1982, 1987 y 1990, Leishman y Westoby 1994, Vleeshouwers et al. 1995, Cheplick 1996, Bonfil 1998)

Las interrelaciones entre el tiempo de germinación de las semillas, el momento de emergencia de las plántulas, la calidad y la cantidad de sus reservas nutritivas, así como el comportamiento posterior de las plántulas en condiciones naturales, representan un complejo escenario donde puede ocurrir el establecimiento de cada una de las especies (Evans y Cavin 1995, Vleeshouwers et al. 1995, Jones et al 1997, Jones y Sharitz 1998).

#### *2.1.2) Establecimiento, sobrevivencia y crecimiento de las etapas tempranas de desarrollo.*

La germinación de las semillas y la emergencia de las plántulas son procesos importantes durante el establecimiento y la colonización, ya que permiten el mantenimiento de las poblaciones (van der Maarel 1992, Eriksson y Ehrlén 1993). Las primeras etapas del desarrollo de las plantas con frecuencia se ven intensamente afectadas por diversos factores (abióticos y bióticos), de modo que representan filtros poblacionales (*sensu* Harper 1977) cuyos efectos sobre las poblaciones pueden llegar a ser muy relevantes. Entre las causas abióticas de mortalidad de las plántulas se encuentran los efectos de la caída de ramas y de hojarasca de plantas grandes, el pisoteo, la sequía, los deslaves, el enterramiento por depositaciones de suelo, el fuego y el exceso o falta de radiación solar o de precipitación, entre otros (Augspurger 1984, Clark y Clark 1985, Howe 1990, Valverde y Silvertown 1995, Veenendaal et al 1995, Buckland et al. 1997, Forget 1997). Entre los factores bióticos se encuentra la herbivoría, tanto de la parte aérea como de la parte subterránea, el daño causado por hongos y bacterias, la competencia por recursos y los patógenos (Augspurger 1984, Augspurger y Kelly 1984, Clark y Clark 1985, Martínez-Ramos 1985, Grime 1979, Silvertown y Smith 1989, Grubb 1992, Kellman y Kading 1992, Oksanen 1993).

Las condiciones ambientales y los atributos intrínsecos de las semillas, como el tamaño, la calidad y cantidad de las reservas alimenticias, el tiempo de emergencia y el desempeño de las plántulas, determinan la sobrevivencia y el crecimiento de las plantas a través del tiempo (Jones y Sharitz 1998).

Se cuenta con diferentes metodologías para evaluar el crecimiento y los efectos que el ambiente tiene sobre él. El enfoque clásico para medir el crecimiento de las plantas se basa en métodos de cosechas iniciales y finales en los que la acumulación de biomasa se interpreta como una medida del crecimiento (Horn 1974, Grubb 1986, Huante 1992, Bassow et al 1994). Un enfoque alternativo y de cierta forma complementario es aquel que mide el crecimiento de un individuo a través del incremento temporal de las unidades modulares como las hojas y/o las ramas. Este enfoque, derivado de la demografía vegetal, ha ganado muchos seguidores en las últimas dos décadas (Harper y White 1974, Mailliet 1982, Sarukhán et al 1984, Noble y Marshall 1983, Piñero et al 1984, Jones 1985, Huenneke y Mark 1987, Martínez-Ramos et al 1988, Caswell 1989, Batista et al 1998).

Con base en ambos enfoques se ha sugerido que las especies colonizadoras con frecuencia presentan tasas de crecimiento elevadas, que resultan ventajosas en ambientes alterados o recién abiertos (Triarte 1987, Gill y Marks 1991, Bazzaz 1991, Steven 1991, Garnier 1992, Alvarez-Buylla 1994, Veencndaal et al 1995). La forma como crecen las plantas bajo situaciones alteradas puede darnos una idea de la plasticidad fenotípica con que cuenta cada especie para sobrevivir y mantenerse en este tipo de ambientes (Grime 1979, Del Amo y Gómez-Pompa 1985, Huante 1992, Stearns 1992, Bassow et al 1994, Veencndaal et al 1995, Cornelissen et al 1996)

El crecimiento aéreo y el crecimiento de la parte subterránea pueden medirse en diferentes fases del ciclo de vida de las plantas y en diferentes condiciones (Percy et al 1994). En el caso de especies arbóreas, Bazzaz y Pickett (1980) han comparado algunos atributos del crecimiento de plantas leñosas tanto de zonas templadas como de zonas tropicales. Estos autores han señalado que existen dos grupos de especies de árboles que se presentan en etapas serales contrastantes: los pioneros y los tolerantes. Los pioneros presentan tasas de crecimiento aceleradas, altas tasas fotosintéticas, gran tolerancia a la luz, puntos de saturación y tasas de transpiración altos, además de ciclos de vida cortos de entre 10 y 30 años. Los árboles tolerantes o tardíos presentan bajas tasas de crecimiento y de fotosíntesis, bajos puntos de saturación, poca evapotranspiración y ciclos de vida largos. Lo anterior resulta importante porque los patrones de crecimiento de las especies bajo diferentes condiciones ambientales permiten su coexistencia temporal y el reemplazamiento de sus poblaciones durante el proceso sucesional

## *2.2 Sucesión vegetal: un proceso poblacional*

### *2.2.1) Sucesión primaria*

Se conoce como sucesión primaria al proceso de colonización y reemplazamiento de unas especies por otras sobre un sustrato de reciente creación, es decir sin suelo pre-existente, como ocurre en los derrames de lava y la formación de islas. Este proceso generalmente se inicia con condiciones ambientales desfavorables para el establecimiento y el crecimiento de la flora vascular y la fauna mayor (Luken 1990). El sustrato se encuentra poco intemperizado, los minerales como el nitrógeno y el fósforo aún no están disponibles o no existen en el medio. El arribo de musgos, hepáticas y líquenes se da a través de las

corrientes de aire o de agua de los sitios aledaños (van der Maarel 1992). A partir de aquí la dirección que tome el proceso sucesional dependerá en mucho de la distancia a la fuente de propágulos, de los vectores de dispersión y del desarrollo del suelo.

Con el establecimiento de los primeros colonizadores se presentan cambios en el suelo debido principalmente a la incorporación de la materia orgánica proveniente de ellos mismos, así como del proceso de intemperización de las rocas. La formación de suelo es fundamental en el proceso sucesional y puede tomar miles de años (Peet y Christensen 1980, Peet 1992, Cano-Santana y Meave 1996). A través de lo que Connell y Slatyer (1977) denominaron *facilitación*, el efecto de los primeros colonizadores sobre el medio permite el establecimiento de otras especies competitivamente superiores a sus antecesoras a las que tarde o temprano desplazarán. La *facilitación* no es el único mecanismo que puede estar en juego a lo largo de un proceso sucesional. Según los mismos autores, es posible que las especies de las primeras etapas inhiban por un tiempo el desarrollo de aquellas que caracterizarán a las etapas serales posteriores y que se encuentran presentes sin ser dominantes desde el inicio del proceso. Un tercer mecanismo reconocido por Connell y Slatyer (1977) es el de la *tolerancia*, consistente en que las especies de una etapa seral y de las subsiguientes coinciden en el tiempo y en el espacio sin tener mayor influencia entre sí. Cabe señalar que el proceso de sucesión no sigue un patrón determinado y que además se ve afectado por disturbios de distinta intensidad que se pueden presentar a lo largo del tiempo.

### 2.2.2) *Sucesión secundaria*

La sucesión secundaria consiste en el reemplazamiento de unas especies por otras a partir de una perturbación que se da en un ambiente sobre un sustrato ya formado, i.e., en presencia de suelo. (Connell y Slatyer 1977, Peet y Christensen 1980). El banco de semillas, de juveniles y de partes vegetativas que quedan en el sitio después de un disturbio determinan la velocidad y el rumbo de los cambios durante la sucesión secundaria (Glenn-Lewin et al. 1992). Los disturbios han sido considerados como iniciadores de la sucesión, ya que provocan alteraciones en la comunidad e incrementan la disponibilidad de recursos y abren espacios de crecimiento para los nuevos colonizadores (Pickett y White 1985, Rykiel 1985, Reid et al. 1991, Peet 1992). Los disturbios se han dividido en dos tipos: los que ocurren por fuerzas externas a las comunidades, como huracanes y depositaciones de lava y los disturbios provocados por las interrelaciones entre las especies, como la herbivoría, las plagas o los patógenos (Miles 1987). Pickett et al. (1989) señalan que para evaluar la importancia de los disturbios durante la sucesión es necesario establecer niveles jerárquicos en los sistemas bióticos, de modo que se conozca la estructura mínima sobre la que repercute un disturbio específico. Glenn Lewin et al. (1992) han señalado que, además de lo anterior, es necesario conocer la frecuencia, la magnitud y el tipo de los disturbios que alteran a los sistemas para evaluar su impacto. Se ha sugerido que algunas comunidades y especies dependen de los disturbios recurrentes para mantenerse a largo plazo (Romme y Knight 1981), de modo que las especies que componen este tipo de comunidades presentan atributos morfo-fisiológicos y ecológicos que resultan

adaptativos y que se vinculan a estos procesos impredecibles pero recurrentes (Streng et al. 1989, Ernest 1993, Evans y Cabin 1995). El posible manejo de la sucesión ecológica se considera una herramienta fundamental durante las labores de regeneración y restauración de comunidades alteradas (Luken 1990).

### *2.3) La restauración ecológica: definición y marco teórico*

El concepto de restauración fue propuesto formalmente en la década de los 40 por Aldo Leopold (Jordan et al. 1987). Desde entonces se concibe como el conjunto de prácticas ecológicas cuyo objetivo es revertir los daños ocasionados por el hombre a los ecosistemas naturales (Bradshaw 1987). En aquellos años se creía que introducir plantas, cualesquiera que fueran, era suficiente para revertir los cambios ocasionados por las actividades productivas del hombre. Jackson et al. (1993) definieron a la restauración ecológica como el “proceso de reparación del daño causado por el hombre a la biodiversidad y dinámica de los ecosistemas naturales”. Esta definición trató de establecer el marco de trabajo de esta disciplina, pero recientemente Hobbs y Norton (1996) han aportado una nueva revisión del marco teórico de la restauración ecológica que será comentada en los párrafos siguientes. La restauración, de acuerdo con Hobbs y Norton (1996), tiene el objetivo de reestablecer las condiciones iniciales de los ecosistemas a través de la recuperación de las interacciones bióticas en áreas naturales, así como de la productividad de áreas de cultivo degradadas y en algunos casos proponer cambios y estrategias de uso del suelo en áreas con valor estético. En el caso de las áreas naturales alteradas es necesario contar con un área o ecosistema patrón y además considerar dos aspectos importantes: 1) el nivel jerárquico donde se va a desarrollar la restauración y 2) el objetivo de la misma (Bradshaw 1995).

La complejidad de los procesos de deterioro de los ecosistemas requiere de identificar individualmente el o los tipos de restauración que deban seguirse como proyectos integrales. Además, es importante conocer los procesos clave y los indicadores del éxito de la restauración. Entre los indicadores se considera a la abundancia, la composición, la estructura del suelo y la presencia de grupos funcionales que incluyen a los diferentes gremios de organismos. Algunos de los procesos poblacionales que funcionan como indicadores son la lluvia de semillas, el banco de semillas, la distribución de sitios de refugio, las tasas de natalidad y mortalidad, entre otros. A una escala ecosistémica, las rutas energéticas, los regímenes de disturbio y la resiliencia pueden ser tomados como indicadores (Jordan et al. 1989, Hobbs y Norton 1996).

De acuerdo con Bradshaw (1995) la restauración ecológica es una ciencia aglomeradora, multidisciplinaria, costosa y urgente. Es costosa porque revertir los daños ocasionados por las actividades del hombre requiere de una gran cantidad de recursos financieros, materiales y humanos. Ya no es suficiente ubicar, disminuir o detener los procesos de deterioro en los ecosistemas, ya que con frecuencia estos se encuentran tan alterados que no tienen ni siquiera los elementos mínimos para continuar con sus procesos característicos (Pickett et al. 1989) y por ello urge restaurarlos.



En México existen experiencias de proyectos de restauración que, aunque aún son muy aisladas, son muy importantes, como es el caso de la recuperación del vaso de Texcoco, la recuperación de una parte del sistema de canales de Xochimilco y el proyecto del Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM).

### 3. Objetivos

Este trabajo pretende identificar los parámetros poblacionales y de germinación, establecimiento y crecimiento que en un momento dado nos permitan optimizar el manejo de las etapas tempranas del desarrollo de *Buddleia cordata* durante los procesos de rehabilitación y restauración, de manera que se fomente la facilitación para las especies más tardías de la sucesión en el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM). Se espera que la información obtenida de esta tesis pueda ser útil para ecosistemas similares al PECM y para otros bosques con climas templados.

Particularmente se proponen los siguientes objetivos:

- 1) Evaluar las respuestas de germinación de las semillas de diferentes cosechas y el establecimiento de plántulas de *Buddleia cordata* en diferentes condiciones ambientales (*Capítulo II*)
- 2) Analizar los procesos de sobrevivencia y crecimiento de las etapas tempranas del desarrollo de *Buddleia cordata* en una condición alterada del PECM a través del seguimiento de plantas establecidas en condiciones naturales (*Capítulo III*)
- 3) Conocer el papel que tienen el tamaño inicial de las plantas y la frecuencia de riego sobre la sobrevivencia y el crecimiento de *Buddleia cordata* en condiciones de invernadero (*Capítulo IV*).

#### 4. La especie en estudio: *Buddleia cordata*

El género *Buddleia* pertenece a la familia Loganiaceae, que está formada por árboles, arbustos, hierbas y trepadoras leñosas, que se agrupan en 32 géneros y unas 800 especies. Los géneros más importantes son *Buddleia*, *Gelsemium* y *Polypremum*, todos de distribución principalmente tropical. En México se encuentran nueve géneros distribuidos en el centro y en el sur del país (Rzedowski 1978). Algunos miembros de esta familia tienen uso maderable, medicinal y ornamental (Sánchez 1978).

Los individuos de *Buddleia cordata* son arbustos o árboles que pueden alcanzar más de 20 metros de alto, son dióicos, con tallos muy ramificados y con corteza fracturada. Los árboles jóvenes y las ramas en crecimiento de los árboles maduros presentan tallos triangulares y densamente tomentosos. Cada rama terminal puede presentar en su ápice una panícula de longitud variable. Las panículas contienen flores de color blanco o amarillo, campanuladas. Los frutos son ovoide-elípticos de 2.5 a 6 mm de largo por 1.5 a 4 mm de ancho, con dehiscencia septicida y loculicida. Las semillas son aladas y ornamentadas de 1 a 1.5 mm de largo por 0.2 a 0.4 mm de ancho (Meyer 1973, Sánchez 1978, Rzedowski y Rzedowski 1985). La Figura 1.1 muestra una fotografía de barrido de una semilla de *Buddleia cordata* donde se nota el tipo de ornamentación y la forma aerodinámica de la misma. La foto se tomó en el Laboratorio de Microscopía Electrónica de la Facultad de Química de la UNAM. En promedio, un fruto de *Buddleia cordata* tiene 80 semillas y el 30 % de las mismas son vanas, en 0.01 gramos de semillas de tepozán existen en promedio 5000 semillas (P. Mendoza-Hernández *obs. pers.*).

*Buddleia cordata* se distribuye en México desde Tamaulipas en el este y desde Michoacán por el oeste, llegando al sur hasta Nicaragua. En el Valle de México se le puede encontrar desde los 2200 y hasta los 3000 m s.n.m. como vegetación secundaria en bosque de pino, pino-encino, zacatonales y matorrales xerófilos (Rzedowski 1985). La temporada de floración inicia entre agosto y octubre; de noviembre a enero los frutos comienzan a madurar, lo que puede distinguirse porque los frutos pasan de un color verde claro a un color café oscuro, las líneas de dehiscencia de los frutos se abren y permiten la salida de las semillas. La época de mayor dispersión ocurre entre enero y marzo (P. Mendoza-Hernández *obs. pers.*), las semillas pasan en el suelo de cinco a seis meses antes de que comiencen las lluvias y se desconoce cuánto tiempo permanecen en el suelo y qué les ocurre en el banco de semillas.

#### 5 Descripción del área de estudio. Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM)

En las faldas del Ajusco, cerca del kilómetro seis y medio de la carretera Picacho-Ajusco al sur del Distrito Federal, se localiza un área de más de 600 hectáreas conocida como Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) que incluye al predio señalado como Lomas del Seminario. Geográficamente el PECM se encuentra ubicado entre los 19° 14' y 19° 18' norte y entre los 99° 10' y 99° 15' oeste. El Parque limita al norte y al poniente con colonias urbanas de reciente creación y al sur y al oriente con el volcán Xitle y con el poblados de San Andrés Totoltepec (Fig. 1.2).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

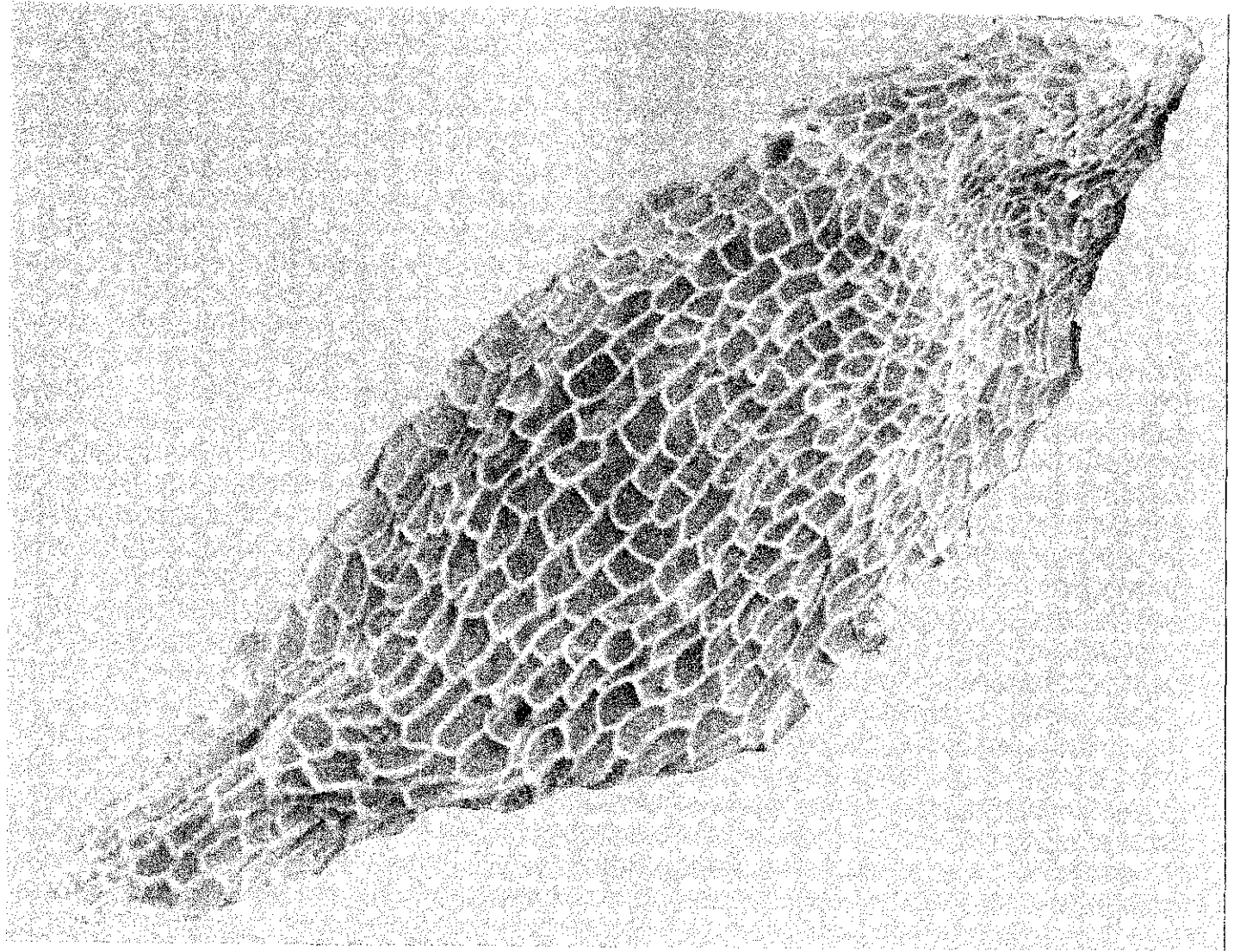


Fig. I.1. Semilla de *Buddleia cordata* tomada con fotografía de barrido. La semilla tiene un largo de 1.4 mm y un ancho de 0.04 mm.

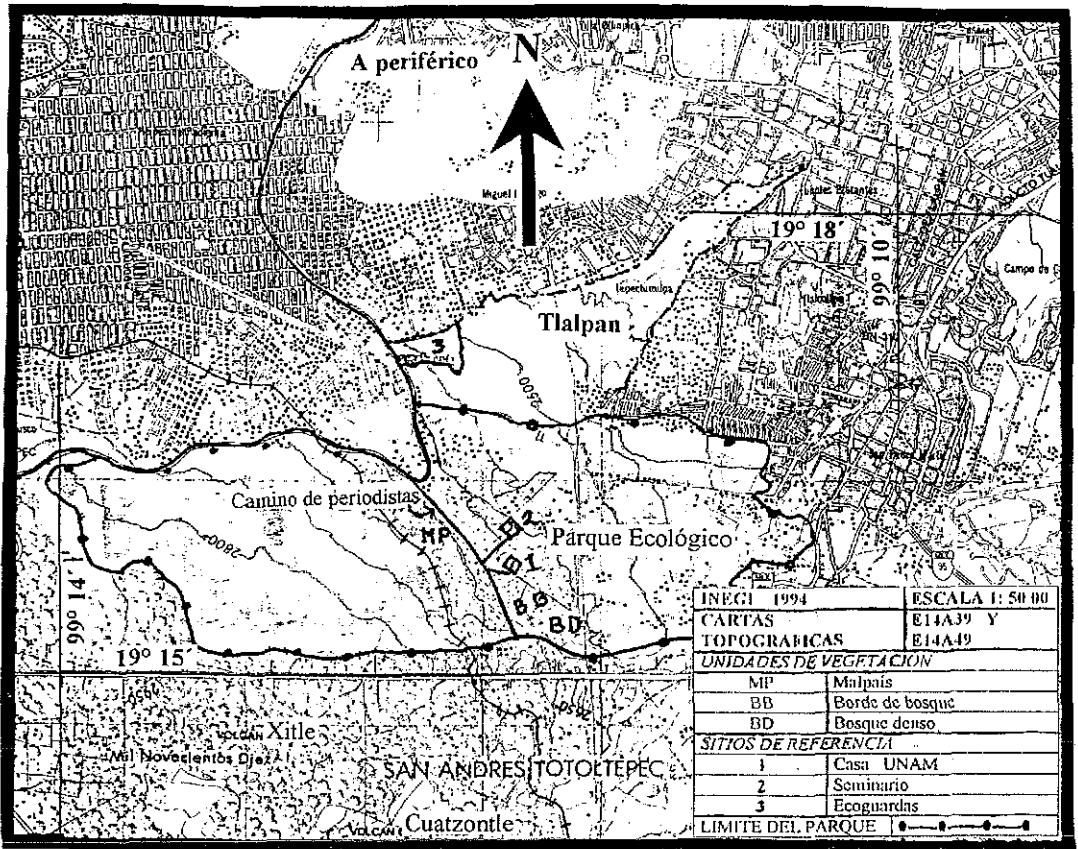


Fig. 12 Área de estudio: el P E C M.

El parque fue decretado desde el año de 1989 como área sujeta a conservación ecológica (Diario Oficial 1989). En esta zona hay fuertes presiones sobre las comunidades bióticas, debido a las actividades humanas de los asentamientos cercanos (Cabrera 1995). A pesar de todo, se considera muy importante como sitio de educación ambiental y como área de conservación (Soberón et al. 1991)

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

### 5.1) Clima

El clima del PECM es Cb(W<sup>2</sup>) w (templado subhúmedo con lluvias de verano) de acuerdo a la clasificación de Köpen modificada por García (1981). Los meses de diciembre y enero son los más fríos del año y la época de secas se extiende desde noviembre hasta mayo. Los meses más calurosos son abril y mayo y la época de lluvias abarca desde junio hasta octubre. La precipitación media anual es de 1000 mm, la temperatura media anual oscila entre 12 y 14 °C y ocasionalmente durante los meses fríos pueden ocurrir heladas (White et al. 1990).

### 5.2) Geología y suelos

Las rocas de la Sierra del Ajusco son principalmente ígneas extrusivas del terciario. También se encuentran brechas volcánicas, basaltos, aluviones, andesitas y tobas de distribución y proporción irregular (White et al. 1990). En la zona se presentan tres tipos de suelos: el andosol, el litosol y el feozem. El andosol es un suelo formado a partir de materiales piroclásticos volcánicos, principalmente arenas y cenizas, son suelos oscuros que sustentan un bosque de *Quercus* spp. El litosol es un suelo muy somero y de poca evolución originado a partir de materiales de tamaño mediano de brechas volcánicas. Se encuentra en sitios con fuertes pendientes que soportan una vegetación poco densa como matorrales y bosques abiertos como los que se desarrollaron en el PECM. El feozem es un suelo fértil con una alta cantidad de materia orgánica en los primeros 50 cm de profundidad, es de color oscuro, suave y también sustenta vegetación arbórea (Nieto de Pascual 1987 y White et al. 1990).

### 5.3) Vegetación

De acuerdo con Soberón et al. (1991) y Rzedowski (1994) el PECM presenta en las partes más altas (2800 m s n m) un bosque de pino-encino (*Pinus* y *Quercus*) y en la parte media, un bosque denso de encinos (*Quercus* spp.) sobre suelos de tipo feozem. En las zonas altas es común encontrar géneros de gramíneas como *Agrostis*, *Festuca* y *Muhlenbergia*. En la zona de lava de las partes altas (malpais) es común encontrar elementos como *Agave* sp., *Begonia gracilis*, *Bidens pilosa*, *Bouvardia ternifolia*, *Buddleia cordata*, *Castilleja* sp., *Commelina* sp., *Cosmos* sp., *Dahlia* sp., *Gnaphalium* sp., *Lamourouxia* sp., *Loeselia mexicana*, *Opuntia* sp., *Penstemon* sp., *Quercus rugosa*, *Salvia* sp., *Senecio praecox*, *Sedum* spp., *Sprekelia formosissima*, *Tagetes* sp., *Verbescina virgata*, *Wigandia* spp., helechos y líquenes (Alvarez del Castillo 1987, Nieto de Pascual 1987, González 1996).

#### 5.3.1) Unidades de vegetación del PECM

Se acuerdo con Soberón et al. (1991), en el PECM se encuentran cuatro unidades de vegetación: el bosque denso, el borde de bosque, el matorral perturbado o malpais y el matorral de *Sedum*. Este trabajo considera a las tres primeras, mismas que serán descritas a continuación.

### 5 3 1 1) Bosque denso (BD).

Este sitio está dominado por *Quercus rugosa* y *Q. laurina*, dos especies de encinos de amplia distribución en México. También es posible encontrar en la zona elementos como *Q. crassipes*, *Q. castanea*, *Arbutus glandulosa*, *Buddleia* sp., *Clethra* sp. y en los márgenes del bosque a *Salvia fulgens* y *S. elegans*. El suelo de esta zona está bien desarrollado, es decir, pueden reconocerse con facilidad algunos perfiles edafológicos (White et al. 1990). La humedad del aire dentro del bosque oscila entre 20% y 80% durante un día de secas, mientras que durante un día de lluvias este parámetro oscila entre 60% y 90%. La temperatura del aire dentro del bosque oscila entre 5°C y 15°C, mientras que la temperatura del suelo durante un día puede oscilar entre 4°C y 20°C (ver Apéndice A). El bosque denso se ve interrumpido por la existencia de terrazas de cultivo que actualmente se encuentran abandonadas. En los márgenes del bosque con las áreas abiertas existe una franja de arbustos donde domina la especie *Salvia fulgens*. En las terrazas la composición florística está dominada por herbáceas como *Geranium* sp., *Ipericum* sp., diversas gramíneas y leguminosas, así como algunos individuos juveniles de *Buddleia cordata* y *Q. rugosa*.

### 5 3 1 2) Borde del bosque (BB)

Este sitio representa una zona de transición entre el bosque denso y el malpais (que se describe en el punto siguiente). Es un sitio fuertemente perturbado, ya que en los alrededores fueron construidas en los años ochenta varias casas residenciales en lo que pretendía ser un fraccionamiento de lujo. Esto implicó la entrada de maquinaria pesada que desde luego tuvo un fuerte efecto sobre el suelo y la vegetación. Aunado a esto, existió una fuerte acumulación de materiales de construcción (arena, grava, cemento y cal) que contribuyó al deterioro del lugar. En este sitio, en octubre de 1992 se encontró un manchón de plántulas y de individuos juveniles de *Buddleia cordata*. En los márgenes de este sitio y cerca del bosque abunda *Sedum oxipetatum* y además pueden encontrarse elementos como *Agave* sp., *Eupatorium* sp., *Loeselia* sp., *Opuntia* sp., *Penstemon* sp., *Salvia* spp., *Verbesina virgata*, algunas gramíneas pequeñas y muchas otras compuestas. Las variaciones de temperatura del aire y del suelo, así como de la humedad dentro de esta zona y comparadas con las otras dos unidades de vegetación son amplias, pero en general suelen ser de nivel intermedio entre los valores del bosque denso y las áreas más abiertas del malpais (ver Apéndice A).

### 5 3 1 3) Malpais o matorral perturbado (MP)

Esta zona presentó en el pasado reciente un bosque de encinos inmerso en un matorral xerófilo bien establecido (Soberón et al. 1991). Cerca del 60% perdió la cubierta vegetal original a causa de un asentamiento urbano irregular, con lo que se cambió drásticamente las condiciones ambientales del lugar. La disponibilidad de luz se incrementó, lo mismo que las temperaturas del aire y del suelo que pueden variar entre los 10°C hasta cerca de 40°C durante un día de la época seca. La humedad del aire es muy baja durante las horas de mayor radiación solar aún durante la época de lluvias (Apéndice A).

El sustrato es típicamente rocoso, con poca acumulación de suelo. El sitio se caracteriza por una cubierta vegetal relativamente reciente, resultado de la recuperación de la vegetación después del desalojo de los colonos establecidos irregularmente en 1989. En este sitio es común encontrar individuos de diferentes tamaños de *Buddleia cordata*. En algunas zonas menos perturbadas, es posible encontrar manchones de encinos de la especie *Quercus rugosa*. Otros elementos arbustivos y arbóreos son *Dodonea viscosa*, *Nicotiana glauca*, *Wigandia urens* y algunas especies de eucaliptos. En el estrato herbáceo encontramos elementos como *Agave* sp., *Bouvardia* sp., *Dhalia* spp., *Gnaphalium* spp., *Opuntia* sp., *Penstemon* sp., *Reseda luteola*, *Salvia mexicana*, *Sedum oxypetalum*, *Senecio praecox*, *Verbesina virgata*, así como algunas gramíneas, helechos y musgos. En la actualidad la zona presenta disturbios ocasionales debidos a la extracción de roca, a la acumulación de materiales de desecho, a la acumulación de basura y en menor medida debido a la poda de tepozanes por personas que lo utilizan para fabricar mangos de herramienta.

## Capítulo II

*Germinación y establecimiento de **Buddleia cordata** en condiciones de invernadero: efecto de la cosecha de las semillas el tipo de suelo y la frecuencia de riego*

### 1 Introducción.

*Buddleia cordata* es una especie que se distribuye ampliamente en bosques y matorrales del centro y sur de México, principalmente en áreas alteradas. Produce anualmente una enorme cantidad de semillas que miden entre 1 y 1.5 milímetros de largo y 0.2 a 0.4 milímetros de ancho de manera que son dispersadas con facilidad por el viento. Estas semillas caen al suelo entre los meses de octubre a marzo, deben pasar varios meses ahí antes de que inicien las lluvias y se favorezca su germinación (Rzedowski y Rzedowski 1985). El destino de las semillas en el suelo tiene tres rutas claramente distinguibles 1) germinar, 2) permanecer latentes y 3) morir (Silvertown y Lovett-Doust 1993). La germinación de las semillas se ve afectada por una multitud de factores tanto bióticos como abióticos, así como exógenos o endógenos. En el caso de las especies secundaria o pioneras, como parece ser el tepezán, los patrones de germinación frecuentemente están relacionados con las condiciones resultantes de la perturbación. Por ejemplo, modificaciones de la cubierta vegetal y del suelo pueden traer como consecuencia cambios en la textura, estructura, disponibilidad de nutrientes y de agua, así como variaciones en la calidad y cantidad de luz fotosintéticamente activa, temperatura y humedad relativa de los sitios (Barradas 1994).

En ambientes alterados o tan heterogéneos como el Pedregal de San Ángel el tepezán presenta altos porcentajes de germinación al parecer bajo rangos amplios de temperatura, además presenta fotoblastismo positivo ya que pequeñas cantidades de luz favorecen su germinación al momento de que son desenterradas del suelo (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1990).

Cuando las semillas permanecen latentes en el suelo se dice que factores endógenos o exógenos a las mismas han inhibido la germinación (Harper 1977). Tradicionalmente la latencia se ha definido en tres tipos: 1) latencia innata o endógena donde la inmadurez del embrión o la presencia/ausencia de sustancias químicas provocan la inhibición de la germinación, 2) la latencia inducida o secundaria se presenta cuando el embrión ya es maduro pero algún factor del medio como la luz, o la temperatura inhiben la germinación y 3) latencia forzada es aquella que se presenta cuando las semillas tienen el embrión maduro, la imbibición de la semilla se ha dado, existen las condiciones de temperatura y humedad adecuadas en el medio pero la germinación no ocurre, es decir se requiere de una o más señales particulares para que la germinación inicie (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1982, Silvertown y Lovett-Doust 1993, Baskin y Baskin 1998). Para Vleeshouwer et al (1995) la latencia es un proceso ecofisiológico que posibilita a las semillas reconocer un amplio rango de condiciones favorables para la germinación. De este modo la latencia es un proceso continuo que determina el grado de germinabilidad de las semillas y puede involucrar un complejo reconocimiento de señales del medio.



La latencia involucra además un factor que puede resultar muy importante durante la germinación de las semillas y es el tiempo que éstas han pasado en el suelo desde su dispersión, ya que pueden encontrarse en el suelo algunas semillas recién dispersadas y otras que lleven mucho tiempo latentes y esto puede tener efectos sobre su capacidad germinativa y por lo tanto sobre el proceso de regeneración y sucesión ecológica. Bajo esta óptica, reconocer la capacidad germinativa de las especies secundarias que se ven beneficiadas por la apertura de sitios después de algunas perturbaciones pudiera ser de gran utilidad desde el punto de vista del manejo de la fase de establecimiento durante la sucesión ecológica (Luken 1990).

La latencia es entonces un atributo ecológico que mantiene un grupo de genotipos disponibles en el tiempo y en el espacio sobre todo en ambientes contrastantes. Lo anterior resulta aún más importante si a través de la latencia pueden mantenerse genotipos que pudieran ser seleccionados bajo diferentes presiones ambientales, sobre todo si estas presiones ambientales son muy cambiantes, como suele ocurrir en sitios sujetos a fuertes perturbaciones (Evans y Cabin 1995).

De acuerdo con lo anterior, conocer los factores bióticos y abióticos que afectan la germinabilidad de las semillas y el establecimiento de plántulas de tepozán en diferentes condiciones ambientales puede resultar importante para definir acciones de restauración donde se involucre a *Buddleia cordata*. La manipulación experimental de factores abióticos como el tipo de suelo y la disponibilidad de agua se fundamentan en el hecho de que el suelo fue uno de los elementos del medio más altamente alterados por el asentamiento irregular dentro del Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM), lo mismo que la cubierta vegetal y ello a su vez pudo ocasionar modificaciones en las condiciones del microclima del suelo y quizá en la disponibilidad de agua. Por otra parte, utilizar semillas cosechadas en tiempos diferentes puede arrojar información sobre la viabilidad de las semillas y por ende su capacidad germinativa. Esta manipulación experimental de los factores del medio permite simular, en la medida de lo posible, las condiciones o las presiones del hábitat en donde están inmersos los organismos. Lo anterior resulta fundamental cuando el seguimiento de la germinación y el establecimiento de las plántulas en condiciones naturales presenta serias limitaciones metodológicas por lo efímero que suelen ser estas etapas (Hendry y Grime 1993, Grubb et al. 1996).

## 2. Objetivos.

- 2.1 Determinar la respuesta germinativa de cinco cosechas de semillas de tepozán bajo condiciones experimentales constantes.
- 2.2 Determinar el efecto del tipo de suelo, la disponibilidad de agua y la cosecha de las semillas sobre la germinación y el establecimiento de *Buddleia cordata*, a fin de evaluar el efecto de estos procesos en condiciones ambientales simuladas.

### 3 Metodología.

#### 3.1 Colecta y almacenamiento de semillas de *Buddleia cordata*

Dentro del malpais del Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) se cosecharon semillas de *Buddleia cordata* los años 1992, 1993 y 1994. Las semillas se cosecharon directamente de las paniculas maduras de 10 árboles, introduciendo cada panicula en una bolsa de plástico de 30 x 35 cm y sacudiéndola fuertemente, hasta liberar las semillas en el interior de la bolsa. En el laboratorio, se separaron las semillas de los restos vegetales (restos de frutos y fibras vegetales) con la ayuda de tamices con aperturas de 0.96, 0.7 y 0.5 mm. Una vez secas y limpias, las semillas se almacenaron en frascos de vidrio de boca ancha debidamente etiquetados y se colocaron en un lugar fresco del laboratorio. Las fechas exactas de las cosechas se presentan en la tabla II.1.

#### 3.2 Germinación en cámaras de ambiente controlado diseño experimental.

En la primera semana de abril de 1994 se pusieron a germinar tres réplicas de 50 semillas de las cinco cosechas en cámaras de ambiente controlado a 25°C, 80 % de humedad y un fotoperiodo de 12:12. Como sustrato se usó agar al 1% en cajas de Petri.

Tabla II.1. Fechas de las cosechas de las semillas de *Buddleia cordata*

Cosecha	Fecha de colecta
1	Agosto 1992
2	Enero 1993
3	Noviembre 1993
4	Enero 1994
5	Febrero 1994

Cada tres días se registró la germinación. Se consideró que una semilla había germinado cuando la radícula había emergido. Los porcentajes finales de germinación fueron comparados con un ANOVA de una vía, donde el factor principal fue la cosecha. Los valores fueron transformados a arco-seno antes de realizar el análisis con el paquete estadístico *Statgraphics*.

### 3.3 Germinación en invernadero: diseño experimental.

La germinación de las semillas en condiciones controladas se llevó a cabo en un invernadero de campo donde la temperatura del aire mas baja fue de 8.4°C, la máxima de 33 3°C y el promedio de 19°C

Para este experimento se colectó suelo de cinco puntos dentro del borde de bosque y del bosque denso, el suelo se tomó de los primeros 20 centímetros de profundidad, sólo se quitaron las rocas más grandes del suelo antes de llenar las 24 macetas de 12 cm de diámetro y 10 cm de profundidad, lo anterior con la finalidad de mantener, lo más posible, las características de textura y estructura de cada tipo de suelo. Las macetas fueron colocadas en bloques de seis sobre una charola contenedora de dos centímetros de profundidad. Las charolas contenedoras se cambiaron de lugar al azar cada tres días de modo que las condiciones generales en las que se mantuvieron por cerca de cuatro meses fueron similares para todas las macetas.

Sólo se usaron dos cosechas de semillas, las cosechadas en agosto de 1992 (cosecha 92) y las cosechadas en marzo de 1995 (cosecha 95). En cada una de las macetas (réplicas) se colocaron 50 semillas de *Buddleia cordata* de las cosechas 92 o 95, las semillas fueron esparcidas regularmente sobre el suelo de las macetas en la primera semana de junio de 1995.

El riego se realizó con dos frecuencias: cada tres días (riego frecuente) y cada siete días (riego esporádico). Se agregó directamente a las charolas 1 5 litros de agua destilada; esta cantidad humedeció de manera homogénea los suelos de las macetas por capilaridad (Tabla II.2)

Tabla II.2. Diseño experimental en el invernadero.

Origen del suelo	Cosecha de la semillas	Intervalo de riego (días)	Número de repeticiones
Borde de bosque	Cosecha 92	3	6
	Cosecha 95	3	6
Borde de bosque	Cosecha 92	7	6
	Cosecha 95	7	6
Bosque denso	Cosecha 92	3	6
	Cosecha 95	3	6
Bosque denso	Cosecha 92	7	6
	Cosecha 95	7	6

Cada tres días se registró la germinación acumulada en cada una de las macetas. Debido al tipo de germinación y de sustrato usado se consideró que la semilla había germinado cuando aparecieron los cotiledones.

A partir de la primera semana de julio de 1995, después de 30 días de iniciado el experimento, ya no hubo germinación en ninguna de las macetas. Las semillas germinadas se siguieron para evaluar la sobrevivencia de las plántulas por los siguientes cuatro meses. El desarrollo de las plantas no se prolongó por más tiempo debido a que una fuerte tormenta dañó el invernadero. Cada plántula fue registrada en un mapa para garantizar el seguimiento de su sobrevivencia cada intervalo de tiempo.

#### 3.4. Análisis estadístico

Se compararon los porcentajes finales de germinación (transformados a arco-seno) con un MANOVA en el que las fuentes de variación fueron las dos cosechas de las semillas, los tipos de suelo y las frecuencias de riego.

Las proporciones de las plántulas sobrevivientes en cada tratamiento, después de los cuatro meses de seguimiento, se transformaron a arco-seno para realizar un MANOVA donde los factores principales fueron el tipo de suelo y la cosecha de las semillas. Se utilizó el paquete estadístico *Statgraphics* para realizar los análisis.

Con los datos de sobrevivencia de las plántulas emergidas en cada una de las macetas se elaboraron las curvas de sobrevivencia para cada tratamiento. Las curvas de los diferentes tratamientos fueron comparadas mediante una prueba de Peto y Peto (Pyke y Thompson 1986). Sólo se compararon las curvas de sobrevivencia de las plántulas emergidas en el tratamiento de riego cada tres días, ya que las plántulas que emergieron del riego cada siete días murieron durante el primer mes de seguimiento. Las comparaciones entre las curvas para conocer el valor *LR* (logrank) se presentan en la tabla II.3

Tabla II.3. Comparaciones de las curvas de sobrevivencia con la prueba de Peto y Peto

---

Borde de bosque – cosecha 1992 vs Bosque denso – cosecha 1992
Borde de bosque – cosecha 1995 vs Bosque denso – cosecha 1995
Borde de bosque – cosecha 1992 vs Bosque denso – cosecha 1995
Borde de bosque – cosecha 1995 vs Bosque denso – cosecha 1992
Bosque denso – cosecha 1992 vs Bosque denso – cosecha 1995
Borde de bosque – cosecha 1992 vs Borde de bosque – cosecha 1995

---

Este análisis es una prueba de  $\chi^2$  que está determinado por las siguientes variables:

$$LR = \frac{(d_1 - E_1)^2}{E_1} + \frac{(d_2 - E_2)^2}{E_2} \quad (1)$$

LR= (logrank): valor de  $\chi^2$

$d_x$ : suma de todas las muertes observadas en la cohorte x

$E_x$ : muertes esperadas para la cohorte x determinada por la mortalidad de cada intervalo y la proporción de sobrevivientes.

$E_x$  se calcula de la siguiente manera:

$$E_x = \sum D_i (P_{xi}) \quad (2)$$

en donde

$D_i$  : suma de las muertes de los dos tratamientos en el intervalo i

$P_{xi}$  : proporción de individuos que sobrevive de la cohorte x en el intervalo i

La forma para calcular  $p_{xi}$  es :

$$P_{xi} = s_{xi} / S_i \quad (3)$$

en donde

$s_{xi}$  : número de individuos vivos en el tratamiento j al comienzo del intervalo i

$S_i$  : suma de los individuos que sobreviven en los dos tratamientos al comienzo del intervalo i

#### 4. Resultados

##### 4.1 Germinación de semillas de *Buddleia cordata* de cinco cosechas diferentes en cámaras de ambiente controlado

La germinación se inició el quinto día después de la siembra independientemente de la cosecha a la que pertenecían las semillas (Fig. II.1). Las curvas de germinación de todas las cosechas alcanzaron su máximo valor entre los días siete y diez. La pendiente de las líneas entre el tercer y séptimo día señalan la velocidad de germinación de las diferentes cosechas, que permite reconocer dos grupos contrastantes, formado uno por las semillas cosechadas en el año 1994 y el otro por las semillas cosechadas en los años 1992 y 1993 (Fig. II.1). No sólo las pendientes de las rectas son diferentes en el tiempo antes señalado, sino que además existen diferencias en el porcentaje de germinación final, como lo muestran los resultados del ANOVA (Tabla II.4). Las semillas cosechadas en el año 1994 presentaron porcentajes finales de germinación significativamente más bajos que las semillas cosechadas en los años de 1992 y 1993.

Tabla II.4. Resultados del análisis de varianza de los porcentajes finales de germinación de cinco cosechas diferentes de las semillas de *Buddleia cordata* en cámaras de ambiente controlado.

Fuente	SC	CM	gl	F	p
Años de la cosecha	4082.2685	1020.5671	4	18.589	0.0001
Error	549.0267	54.9027	10		

##### 4.2 Germinación de semillas de *Buddleia cordata* en el invernadero: efecto de la cosecha, el tipo de suelo y la frecuencia de riego.

Las curvas de germinación acumulada de las dos cosechas de semillas de tepozán sembradas en dos suelos de diferente origen y bajo dos frecuencias de riego se muestran en la figura II.2 a-d. Las curvas de germinación y los porcentajes finales muestran que la disponibilidad de agua y el tipo de suelo provocaron las diferencias en la germinación. Las semillas de ambas cosechas regadas cada tres días en ambos tipos de suelo germinaron a los 11

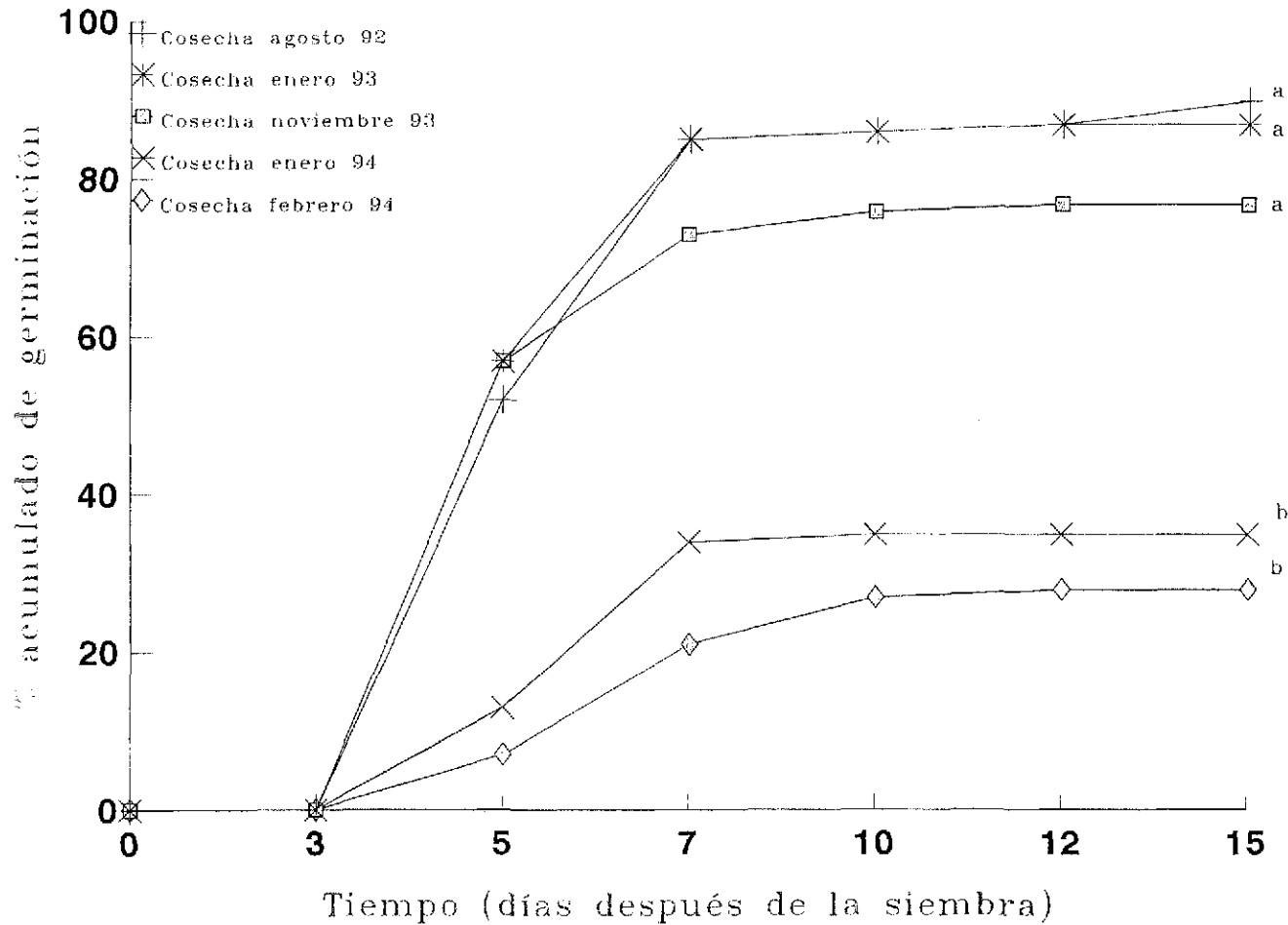


Fig. II.1. Porcentaje de emergencia de las semillas de *Buddleia cordata* de diferentes cosechas en cámaras de ambientes controlados, (25°C, 80% de humedad y fotoperiodo de 12:12). Las letras diferentes denotan diferencias significativas con  $p < 0.05$ .

días con porcentajes entre 60 y 80%, mientras que las semillas regadas cada siete días germinaron a los 14 y 16 días en el suelo del borde de bosque y bosque denso y con porcentajes entre 5 y 40% (Fig II 2 a-d).

Los porcentajes finales de germinación transformados a arco seno fueron comparados a través de un MANOVA. Como lo muestran los resultados del análisis de varianza múltiple el tipo de suelo ( $P= 0.0058$ ), la frecuencia de riego ( $P= 0.0001$ ) y la interacción entre ambos factores ( $P= 0.002$ ) tuvieron un efecto significativo sobre el porcentaje de germinación final, mientras que el año de la cosecha y las demás interacciones no tuvieron efectos significativos (Tabla II 5)

**Tabla II.5.** Resultados del análisis de varianza múltiple realizado para conocer el efecto del tipo de suelo, el año de la cosecha de las semillas y la frecuencia de riego sobre la germinación de *Buddleia cordata*

Fuente	SC	CM	gl	F	P
Suelo (S)	479.056	479.056	1	8.479	0.0058
Cosecha (C)	12.342	12.342	1	0.218	0.6477
Riego ( R )	37115.226	37115.226	1	656.919	0.0000
SxC	9.54083	9.54083	1	0.169	0.6877
SxR	494.85363	494.85363	1	8.759	0.002
CxR	54.23001	54.23001	1	0.960	0.3435
SxCxR	2.18453	2.18453	1	0.039	0.8472
Error	2259.9581	56.49892	40		



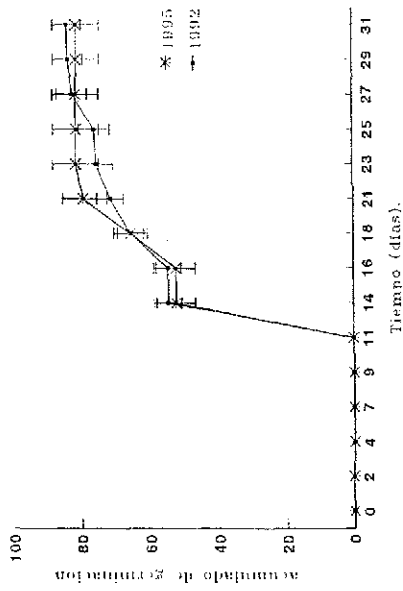


Fig. II.2 (a) Porcentaje de emergencia de las semillas de *Quercus agrifolia* de dos cosechas en suelo del borde de bosque. Riego cada tres días.

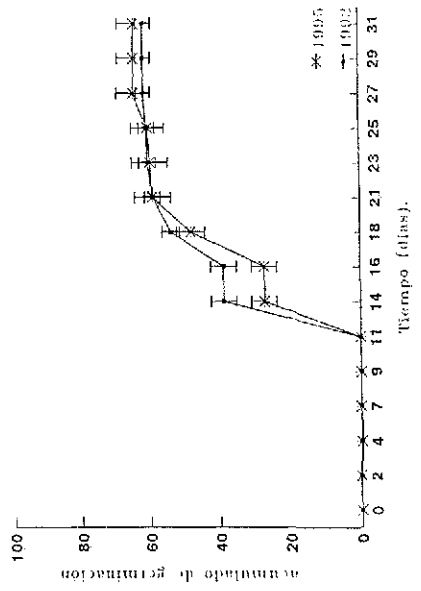


Fig. II.2 (c). Porcentaje de emergencia de las semillas de *Quercus agrifolia* de dos cosechas en suelo del bosque denso. Riego cada tres días.

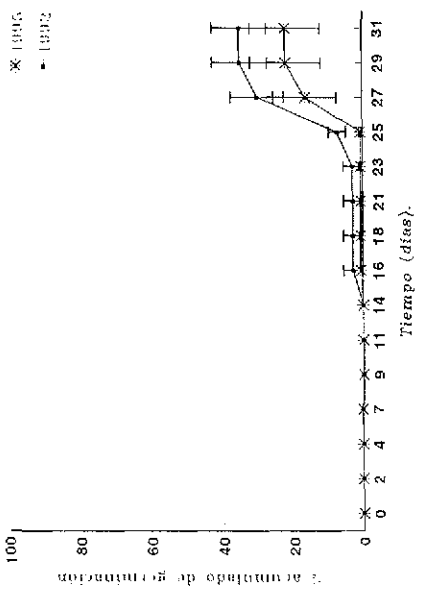


Fig. II.2 (b). Porcentaje de emergencia de las semillas de *Quercus agrifolia* de dos cosechas en suelo del borde de bosque. Riego cada siete días.

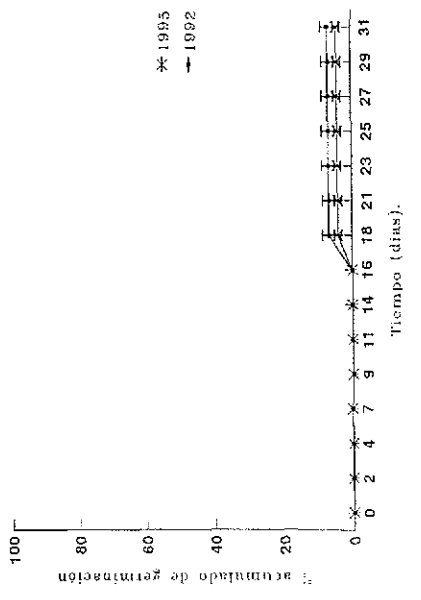


Fig. II.2 (d). Porcentaje de emergencia de las semillas de *Quercus agrifolia* de dos cosechas en suelo del bosque denso. Riego cada siete días.

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

La comparación múltiple de medias a través de la prueba de Tukey indicó que la mayor germinación se presentó en el suelo del borde de bosque y bajo la frecuencia de riego frecuente (Tabla II.6).

**Tabla II.6.** Porcentajes finales de germinación y resultados de la prueba de Tukey de comparación múltiple de medias. Riego frecuente = cada tres días, riego esporádico = cada siete días. Los valores con la misma letra no presentan diferencias significativas.

Cosecha	Tipo de suelo			
	Borde de Bosque		Bosque Denso	
	Riego frecuente	Riego esporádico	Riego frecuente	Riego esporádico
1995	81 a	22 d	65 b	2 e
1992	81 a	35 c	61 b	3 e

#### 4.3) Supervivencia de las plántulas emergidas en condiciones del invernadero

La supervivencia promedio de las plántulas después de cuatro meses de seguimiento se presenta en la Tabla II.7. Las plántulas se establecieron mejor en el suelo del bosque denso, bajo el riego frecuente y sin importar la fecha de cosecha de las semillas de la cual provenían.

**Tabla II.7.** Porcentajes promedio de supervivencia de las plántulas emergidas en el invernadero.

Riego frecuente = cada tres días, riego esporádico = cada siete días. Los valores con la misma letra no presentan diferencias significativas.

Tiempo (meses)	Tipo de suelo							
	Borde de Bosque				Bosque Denso			
	Riego frecuente		Riego esporádico		Riego frecuente		Riego esporádico	
	Cosecha	Cosecha	Cosecha	Cosecha	Cosecha	Cosecha	Cosecha	Cosecha
	95	92	95	92	95	92	95	92
Julio	100	100	100	100	100	100	100	100
Agosto	32.4	45.2	0	0	91.7	90.8	0	0
Septiembre	29.6	38.8	0	0	74.6	74.1	0	0
Octubre	28.4	38.1	0	0	66.3	72.4	0	0

Tabla II.9. Proporción de sobrevivencia de las plántulas de *Buddleia cordata*

Origen del suelo	Fecha de colecta	Proporción	Valor transformado
Borde de bosque	1995	0.725	58.37
		0.034	10.63
		0.5	45.0
		0	0
		0.186	25.55
	1992	0.21	27.27
		0.108	19.19
		0.404	39.47
		0.157	23.34
		0.645	53.4
Bosque denso	1995	0.648	56.61
		0.266	31.05
		0.512	45.64
		0.629	52.48
		0.606	51.12
	1992	0.62	51.94
		0.702	56.91
		1	90
		0.666	54.7
		0.718	57.92
		0.892	70.81
		0.6	50.77
		0.8	63.43
		0.66	51.12

Un resumen del modelo estadístico aplicado a las proporciones de sobrevivencia de las plántulas emergidas en ambos tipos de suelo y germinadas a partir de dos cosechas diferentes bajo la frecuencia de riego cada tres días se presenta en la Tabla II.10

Las curvas de supervivencia mostraron que la mayor supervivencia de las plántulas emergidas en el invernadero se presentó en el suelo del bosque denso para ambas cosechas bajo el riego frecuente, mientras que bajo la misma frecuencia de riego ambas cosechas de semillas presentaron valores menores de supervivencia cuando el sustrato fue el suelo del borde de bosque. Las plántulas que emergieron en el tratamiento donde el riego fue cada siete días, sin importar el tipo de suelo y el año de la cosecha, murieron de un mes a otro (Fig. II.3).

Las curvas de supervivencia se compararon a través de la prueba de Peto y Peto (Pyke y Thompson 1986). Los resultados de estas comparaciones mostraron que existen diferencias significativas entre los porcentajes de supervivencia entre los tratamientos (Tabla II.8).

**Tabla II.8.** Valores de LR de las comparaciones pareadas de las curvas de supervivencia de las plántulas emergidas en cada tratamiento dentro del invernadero del Ajusco Medio. LR= logrank, 95= semillas cosechadas en 1995, 92= semillas cosechadas en 1992, BB= suelo del borde de bosque, BD= suelo del bosque denso.  $\chi^2_{(1,0.05)} = 3.84$ . Los valores en negritas señalan diferencias significativas a una  $p < 0.05$

	95/BB	92/BB	95/BD	92/BD
95/BB	*			
92/BB	18.8	*		
95/BD	190	144.5	*	
92/BD	169.3	102.8	1.24	*

Las proporciones de la supervivencia de las plántulas emergidas en julio de 1995 y que permanecieron vivas hasta octubre de 1995 en cada una de las seis réplicas se presenta en la Tabla II.9. Con esta información se realizó un MANOVA donde las fuentes principales de variación fueron el tipo de suelo y la cosecha de las semillas de la cual provenían las plántulas. Las proporciones fueron transformadas a arco-seno antes de realizar el análisis.

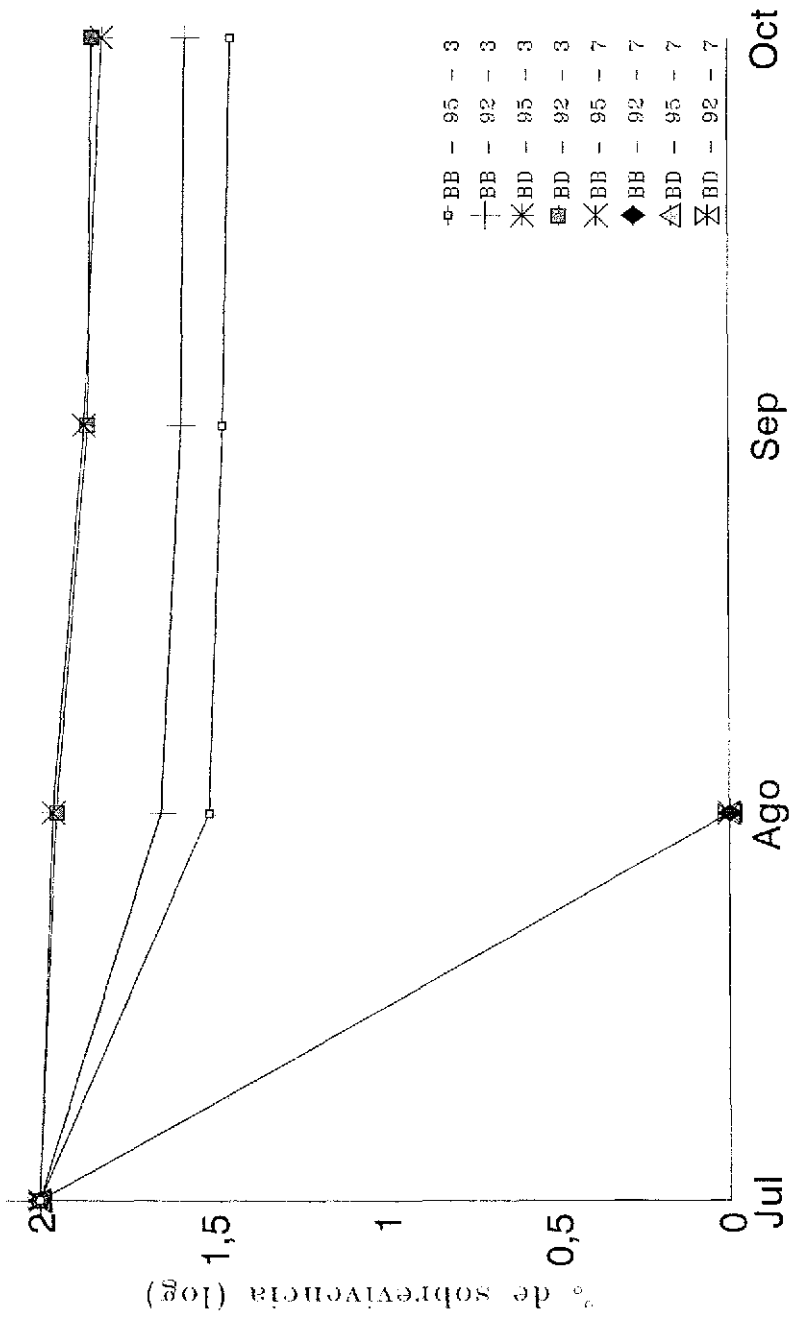


Fig. II.3. Curvas de sobrevivencia de plántulas de *Buddleia cordata*. BB= suelo del borde de bosque, BD= suelo del bosque denso, 95= cosecha 1995, 92= cosecha 1992, 3= riego cada tres días, 7= riego cada siete días.

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

**Tabla II.10.** Resultados del análisis de varianza múltiple realizado para conocer el efecto del tipo de suelo, el año de la cosecha de las semillas y la frecuencia de riego sobre la germinación de *Buddleia cordata*

Fuente	SC	CM	gl	F	P
Suelo (S)	3926.5	3926.5	1	15.4	0.0008
Cosecha (C)	134.8	134.8	1	0.529	0.4832
SxC	129.1	129.1	1	0.506	0.4924
Error	5098.2	254.9	20		

La comparación múltiple de medias a través de la prueba de Tukey indicó que la mayor sobrevivencia (58.1%) se presentó en el suelo del bosque denso, mientras que la menor sobrevivencia se presentó en el suelo del borde de bosque (32.5%) bajo la frecuencia de riego frecuente

## 5. Discusión

### 5.1 Germinación de *Buddleia cordata* en cámaras de ambiente controlado.

Las semillas puestas a germinar en condiciones controladas presentaron una alta velocidad de germinación. Independientemente de la cohorte o de la cosecha a la que pertenecían, la germinación se inició en un intervalo de cinco días y alcanzó su máximo entre los siete y los diez días. Este comportamiento denota una gran capacidad de respuesta a condiciones ambientales favorables, que es una de las características de las especies secundarias que ocupan ambientes alterados o inestables (Streang et al. 1989, Golubov et al. 1999). Si bien la velocidad de germinación no permite distinguir diferencias significativas entre las cohortes y entre las diferentes cosechas de semillas, los porcentajes finales de germinación sí mostraron dos grupos contrastantes. Las semillas de las cosechas de enero y febrero de 1994 germinaron en bajos porcentajes, mientras que las cosechas de noviembre, enero de 1993 y agosto de 1992, presentaron diferencias que vale la pena considerar. Las semillas de noviembre de 1993, almacenadas durante seis meses, germinaron igual que las semillas almacenadas uno y dos años. El hecho de que las semillas almacenadas sólo seis meses hayan germinado como lo hicieron es interesante en el sentido de que este periodo coincide con la duración de la temporada desfavorable para la germinación de las semillas en el PECM. Este resultado permite sugerir que las semillas de tepozán presentan algún tipo de latencia

que les permite resistir en el suelo las condiciones desfavorables y responder rápidamente a la disponibilidad de agua durante las lluvias. De esta forma el tepozán coloniza rápidamente sitios que se abren como resultado de las perturbaciones y de cierta forma se comportar como una planta arvense con germinación asincrónica. Aunque con este experimento es difícil concluir cuál es el efecto preciso de las cohortes, de las cosechas y de la edad si quedó clara la gran facilidad de respuesta de esta especie a las condiciones favorables para la germinación y que la velocidad de germinación fue mayor después de un lapso de seis meses.

### 5.2 Germinación de *Buddleia cordata* en el invernadero

Es necesario recordar que para el experimento del invernadero de campo sólo se utilizaron semillas provenientes de las cosechas de 1992 y de 1995, de reciente cosecha éstas últimas y que habían estado almacenadas desde la fecha de su colecta hasta el momento de realizar los experimentos las primeras. En el invernadero la velocidad de germinación fue inferior a la observada en las cámaras de ambientes controlados, y pasaron 30 días antes de que germinaran todas las semillas. El mayor tiempo de germinación quizá se deba a las condiciones ambientales fluctuantes del medio en el invernadero. Los porcentajes finales de germinación del tepozán fueron altos en el invernadero, ya que durante los días en que se llevó a cabo el experimento, el promedio de temperatura fue de 28 °C, valor cercano al óptimo reportado en los trabajos anteriores de Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1990) y Elizalde (1996), y desde luego menor a 35 °C, temperatura a la que ya no se observa germinación.

En cuanto al sustrato en el suelo del borde de bosque (BB) se presentaron los valores finales de germinación más altos. Este suelo es un sustrato con textura areno-limoso-humífera (Apéndice B), y no se compacta fácilmente. Al parecer este suelo presenta una mayor cantidad de micro poros donde las pequeñas semillas de tepozán pudieron resguardarse y mantenerse embebidas gracias a una mayor disponibilidad de agua que a su vez favoreció la germinación del tepozán. En contraste, el suelo del bosque denso (BD) presenta una textura limo-arenosa-humífera (Apéndice B), es un suelo que se compacta con el riego y donde se forman grietas que quizá dificultaron la germinación de las semillas de tepozán por lo que los porcentajes finales fueron bajos.

Además del suelo, la disponibilidad de agua fue el factor que causó las diferencias en cuanto al porcentaje final de germinación. El riego frecuente (cada tres días) permitió que las semillas germinaran en un rango de 60 a 80 % en ambos tipos de suelo, mientras que la frecuencia de riego esporádico (cada siete días) provocó una germinación menor y muy variable entre los tipos de suelo. Al parecer la menor disponibilidad de agua ocasionó que algunas semillas de tepozán entraran en latencia como una manera de esperar mejores condiciones ambientales como ha sido reportado para especies que habitan ecosistemas muy cambiantes o alterados (Guterman et al. 1998, Wilson y Witkowski 1998).

La interacción entre la frecuencia de riego y el tipo de suelo, que afectó significativamente la germinación del tepozán, sugiere que la heterogeneidad espacial (micrositios) y temporal (años lluviosos o años secos) son

factores que regulan la germinación de esta especie. Los micrositios pueden ser sitios seguros (*sensus* Harper 1977) para la germinación de las semillas del tepozán, siempre y cuando exista disponibilidad de agua. Lo anterior sugiere que un sitio seguro cambia al paso del tiempo y por lo tanto se modifican las oportunidades de establecimiento para las especies en las diferentes estaciones del PECM. De acuerdo con Fowler (1988), sería necesario caracterizar a los sitios seguros junto con los atributos biológicos de las especies durante sus primeras fases del desarrollo para tener más claros los procesos de colonización y establecimiento.

Varios autores han señalado la importancia de las variaciones o la heterogeneidad ambiental a nivel de los micrositios como factores que regulan procesos como la germinación (Fowler 1987, Gray y Spies 1996; 1997, Schutz 1997). Estos autores han enfatizado los cambios a consecuencia de los diferentes tipos de disturbios que se presentan en un ambiente. De acuerdo con lo anterior, resulta necesario conocer cómo las alteraciones del suelo cambian los atributos de un micrositio y en consecuencia influyen en las condiciones de germinación de las especies, y por lo tanto en los procesos de colonización, sucesión y regeneración (Peet 1992, Ernest 1993, Veenendaal et al. 1995, Evans y Cabin 1995).

Las diferentes cosechas de las que provenían las semillas tuvieron un efecto marcado sobre la germinación cuando las condiciones ambientales fueron constantes, pero en el invernadero no tuvieron un efecto significativo sobre el porcentaje final de germinación. Es probable que en el invernadero el contenido de humedad de las semillas y la maduración del embrión (que se suponían diferentes) no fueran los únicos factores que controlaron la germinación. Los resultados en el invernadero enfatizan la importancia de las fluctuaciones ambientales para procesos como la germinación, la colonización y el establecimiento. De ahí la importancia de los experimentos de campo o bajo condiciones que simulen presiones del ambiente para conocer la amplitud de respuesta germinativa de las especies.

Al parecer las semillas de *Buddleia cordata* se ven favorecidas en su germinación cuando existen pulso de disponibilidad de agua, el sustrato es areno-limoso y se presentan temperaturas cercanas a 28 °C. Estas condiciones se presentan durante la época favorable del año en el PECM que es cuando se presentan los eventos masivos de germinación del tepozán asociados a años con gran disponibilidad de agua y ciertos niveles de disturbio, lo que explica los picos de germinación de esta y de otras especies que con frecuencia se observan en ambientes heterogéneos y cambiantes (Bradbeer 1992, Peet 1992, Valverde et al. 1997, Golubov et al. 1999).

### 5.3 Establecimiento de *Buddleia cordata* en el invernadero

El establecimiento de las plántulas en el invernadero fue mayor en el suelo del bosque denso siempre y cuando hubiera buena disponibilidad de agua. El establecimiento corresponde al periodo que requiere una plántula para desarrollar su sistema radicular y fotosintético que le permita hacer frente a las presiones del medio (Bidwell 1979, Chazdon y Fetcher 1984).



Hubbel y Foster (1986) consideran que un año es el tiempo requerido para que las plántulas de las especies arbóreas tropicales se establezca y pasen posteriormente a reclutarse como juveniles en la población

Para el caso de *Buddleia cordata*, no se cuenta con información sobre cuánto tiempo debe pasar para que una plántula se incorpore a las fases infantiles o juveniles de la población. Se piensa que este tiempo debe ser muy corto, pues los cotiledones de esta especie son muy pequeños y por lo tanto el estadio de plántula termina en el momento que las raíces de la planta asimilan nutrimentos del medio.

El factor abiótico que en mayor medida afectó la sobrevivencia de las plántulas en el invernadero fue la disponibilidad de agua. Lo anterior se confirmó con la muerte de todas las plántulas que se sometieron a riego esporádico. Pero aún cuando la disponibilidad de agua era frecuente las plántulas emergidas murieron diferencialmente a lo largo del tiempo debido al tipo de suelo. Al parecer la textura más dura del suelo del borde de bosque no favoreció la permanencia de las plántulas a diferencia del suelo más limoso-humífero del bosque denso.

Este resultado sugiere que los sitios seguros *sensu* Harper (1977) y Fowlet (1988) cambian a través del tiempo, es decir los sitios como el borde de bosque (BB) que son adecuados para que las semillas germinen no necesariamente lo son para que las plántulas se establezcan, mientras que el suelo del bosque denso (BD), donde la germinación de las semillas fue baja, es más favorable para el establecimiento y desarrollo de las plántulas.

Por último, la alta germinabilidad de las semillas de tepozán y el aparente beneficio de ciertos sitios seguros para el establecimiento de las plantas no garantizan el reclutamiento a categorías de mayor tamaño para todos los individuos ya que las presiones del medio determinarán aquí un nuevo filtro poblacional (Silvertown y Lovett-Doust 1993), como se verá en el capítulo III.

## Capítulo III

*Crecimiento y sobrevivencia de las categorías iniciales de tamaño de *Buddleia cordata* en el borde de bosque del PECM*

### 1 Introducción

Los disturbios crean ambientes donde las condiciones bióticas y abióticas pueden ser tan distintas que limitan la permanencia de la vegetación original y favorecen el establecimiento de otras especies debido a los cambios en las condiciones lumínicas y edáficas, así como en la disponibilidad de nutrimentos (Rykiel 1985, Pickett et al. 1989). La afectación de las diferentes zonas de un ecosistema provoca una heterogeneidad que favorece la apertura de las llamadas ventanas de colonización (van der Valk 1992) o de oportunidad (Erikson y Ehrlén 1993, Golubov et al. 1999) para una especie o para un grupo de especies en eventos puntuales en el tiempo. Este tipo de eventos han sido poco estudiados en especies perennes, particularmente cuando se trata de especies arbóreas, pues el estudio de los primeros estadios de desarrollo y de las primeras categorías de tamaño en condiciones naturales siempre resulta complicado por lo efímero que pueden ser (Silvertown et al. 1993, Grubb et al. 1996).

El crecimiento de los primeros estadios de desarrollo de una planta resulta siempre una fase crítica de su ciclo de vida por las altas tasas de mortalidad, que suelen presentarse (Harper 1977, Augspurger 1984, Augspurger y Kelly 1984, Clark y Clark 1985, Gill y Marks 1991, Veencendaal et al. 1995, Pedersen 1998). El conocimiento detallado de los procesos demográficos y de crecimiento que se presentan en las primeras etapas del desarrollo, sobre todo de las plantas que se establecen después de un disturbio, representa una herramienta potencialmente poderosa para la planeación de estrategias de regeneración, restauración y, en general, de manejo (Luken 1990, Hobbs y Norton 1996, Gray y Spies 1997, Golubov et al. 1999).

Sin embargo, para entender la dinámica de la regeneración no basta con saber que las primeras etapas de desarrollo tienen altos riesgos de morir, además se necesita definir si los efectos de las presiones de selección se modifican, por ejemplo, a partir de cierto tamaño o estadio de desarrollo, ya que cada estadio puede estar sujeto a diferentes presiones de selección (Silvertown y Lovett-Doust 1993, Batista et al. 1998). En ese sentido, el análisis del crecimiento permite determinar los efectos de las presiones de selección sobre los diferentes tamaños de las plantas y además evaluar la plasticidad que estas presentan en diferentes ambientes. Se ha mencionado que en ambientes estacionales y sometidos a fuertes disturbios, la plasticidad en el crecimiento de las plantas favorece su permanencia (Smith 1990). La plasticidad fisiológica se reconoce cuando el individuo presenta un cambio temporal de algún proceso o en alguna fase del mismo durante o después de un evento de perturbación. Los cambios temporales en procesos como la asimilación de bióxido de carbono resultan importantes porque reducen los riesgos de daño sobre las plantas a causa de las modificaciones del medio. La plasticidad morfológica, por su parte, permite a las plantas responder a más largo plazo afectando procesos como la asignación y distribución de biomasa durante y después de un disturbio (Huante 1992, Katajima 1994).

El crecimiento de las primeras categorías de tamaño puede estudiarse con la metodología clásica que involucra cosechas destructivas y puntuales a fin de analizar la cantidad de biomasa acumulada en un individuo o bien en cada una de sus partes (hojas, tallos, raíces o estructuras reproductivas) (Grime y Hunt 1975, Thompson 1987, Bassow et al 1994). La variación en los patrones de asignación de biomasa es indicadora de los cambios ambientales y de las diversas presiones de selección a las que se ven sometidas las plantas, además de reflejar algunos aspectos de su historia de vida (Stearns 1992, Molofsky y Fisher 1993). Una de las medidas más utilizadas para evaluar el patrón de asignación es la relación existente entre las partes subterráneas y las aéreas de una planta. La tasa raíz/brote (*root/shoot ratio*) permite distinguir, en términos relativos, el esfuerzo que una planta hace para explorar, ocupar y utilizar el espacio y los recursos que hay en el suelo y los que hay sobre él. Este índice relativo cambia con las condiciones ambientales y con el estadio de desarrollo de una planta (Grime y Hunt 1975, Harper 1977, de Kroon y Schieving 1990, Ernest 1993, Bassow et al 1994, Valverde et al 1997).

El análisis clásico del crecimiento ha recibido muy diversas críticas (Brokaw 1985, Silvertown y Gordon 1989, Steven 1991). Una de ellas deriva de su carácter puntual y destructivo, que no permite evidenciar la dinámica de los procesos de acumulación y de asignación de la biomasa. Una segunda crítica ha sido que al evaluar la materia seca como una medida indirecta de la asignación de biomasa no se hace una diferenciación de sus componentes específicos, con lo que se da igual peso a los diferentes componentes y se favorece el análisis de la cantidad de la biomasa sobre su calidad.

Sarukhán y Harper (1973), Harper y White (1974), Harper (1977), Keddy (1981) y Watkinson (1988) propusieron una forma alternativa de analizar el crecimiento de las plantas, que no implica su destrucción y permite el seguimiento y la cuantificación del proceso a largo plazo. El análisis demográfico del crecimiento se basa en la evaluación periódica de la dinámica de las estructuras reiterativas de las plantas conocidas como módulos. Este análisis permite estudiar el crecimiento a lo largo del tiempo, así como la asignación diferencial de los recursos disponibles y el desempeño general de los individuos. Con la propuesta anterior pueden evaluarse cuantitativamente muchos de los aspectos de la ecología de las plantas, incluida su adecuación (Bazzaz y Harper 1977, Maillette 1982, Hartnett y Bazzaz 1985, Hutchings y Bradbury 1985, Jones 1985, Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos 1992, Valverde 1992, Silvertown et al. 1993, Mendoza-Ochoa 1994, Hernández-Apolinar 1997, Valverde y Silvertown 1997, Valverde y Pisanty 1999).

## 2. Objetivo

Se analizará la sobrevivencia y el crecimiento de plantas de tepozán ya establecidas en el borde del bosque con especial énfasis en las primeras categorías de tamaño. Para ello se considerarán los análisis clásicos y demográficos del crecimiento a fin de determinar las características y los procesos que permiten al tepozán colonizar sitios perturbados como lo es el borde de bosque de la zona de estudio.

### 3. Metodología

En octubre de 1992 se identificó un área de aproximadamente 150 m<sup>2</sup>, con una pendiente de 3 a 5 grados cerca de un área afectada por maquinaria pesada dentro del borde de bosque (BB), en este lugar varias plantas pequeñas de *Buddleia cordata* se habían establecido de manera natural. A fin de contar con las ubicaciones precisas de cada una de las plantas se pusieron tres rectángulos permanentes de 1 x 5 metros cada uno. El área de los rectángulos se decidió en función del tamaño de las plantas ya que todas ellas medían menos de 10 centímetros de altura y de esta forma era posible trabajar sin maltratarlas.

Se marcaron todas las plantas que quedaron dentro de los tres rectángulos con etiquetas distintivas numeradas sucesivamente. Las plantas nuevas que aparecieron en los siguientes años (1993 y 1994) se marcaron de la misma forma pero con otro color de etiqueta. En cada uno de los rectángulos se marcaron 500 plantas de *Buddleia cordata*, lo que dio un total de 1500 individuos.

#### 3.1 Evaluación del crecimiento

Con la finalidad de hacer un seguimiento detallado del crecimiento de las plantas, se eligieron al azar 300 plantas (100 por rectángulo) para medirles mensualmente la altura (la distancia en centímetros de la base del tallo al ápice), el número de hojas y el número de ramas. Con estos registros se obtuvo la tasa mensual de incremento individual ( $r$ ) de acuerdo al modelo de Wilson y Tilman (1991), representado por la ecuación:

$$r = [\ln (X_f / X_i)] / t$$

donde  $X_i$  es el valor inicial de la variable en cuestión,  $X_f$  es el valor final y  $t$  es la duración del período de observación en meses.

La tasa de incremento promedio de cada una de las variables (i.e. altura, número de hojas y número de ramas) se utilizó para analizar el crecimiento por épocas del año (nortes, secas y lluvias) a través de un ANOVA sólo para el primer año.

Se siguió detalladamente el crecimiento de las plantas y se analizó la probabilidad de transición de una categoría a otra con base en la altura, el número de hojas y el número de ramas mediante la elaboración de tablas de destino (si crecen, si se mantienen en la misma categoría de tamaño, si decrecen o si mueren) en el lapso de un año. Las categorías de altura utilizadas fueron: 1) de 0.5 a 2 cm; 2) 2.1 a 4 cm; 3) 4.1 a 6 cm; 4) 6.1 a 8 cm; 5) 8.1 a 10 cm y 6) mayores de 10 cm. Las categorías de número de hojas fueron: 1) 1 a 2 hojas; 2) 3 a 4; 3) 5 a 6; 4) 7 a 8; 5) 9 a 10; 6) 11 a 12; 7) 13 a 14; 8) más de 15 hojas. Las categorías de número de ramas fueron: 1) 1 a 2 ramas; 2) 3 a 4 y 3) más de 5 ramas.

3.2 *Patrones de asignación de biomasa en plantas de diferentes categorías de tamaño en el borde de bosque.*

Dentro del área de borde de bosque mencionada en la sección anterior, y que abarca 150m<sup>2</sup>, se cosecharon cinco individuos completos de *Buddleia cordata* de cada una de las siguientes categorías de tamaño: 1) 0.5 a 2 cm de altura; 2) 2.1 a 4 cm; 3) 4.1 a 6 cm; 4) 6.1 a 8 cm; 5) 8.1 a 10 cm; 6) 10.1 a 12 cm de altura. Las cosechas se efectuaron en noviembre de 1993, febrero, mayo y agosto de 1994, cabe señalar que los individuos cosechados no pertenecían a los rectángulos permanentes. Las plantas se sacaron completas del suelo y se colocaron en bolsas de papel. Posteriormente se colocaron en un horno a 70°C durante 48 horas y se pesaron sus partes (raíz, tallos y hojas) por separado en una balanza analítica OHAUS con una precisión de 0.001 g.

### 3.3. *Evaluación de la sobrevivencia*

Se registró la sobrevivencia mensual de las 1500 plantas marcadas en 1992 y de las que se establecieron en 1993 y 1994 en los tres rectángulos del borde de bosque. El criterio que se usó para identificar a una planta como muerta fue que no presentara ningún tejido verde aparente, incluso al ser raspada ligeramente en la base del tallo. Igualmente se dieron por muertas aquellas plantas que no se encontraron en su sitio original.

La sobrevivencia de las plantas se analizó en función del tiempo (meses) y en relación a su tamaño como a continuación se describe. Las plantas fueron clasificadas de acuerdo a su altura en las siguientes categorías: 1) 0.5 a 2 cm de altura; 2) 2.1 a 4 cm; 3) 4.1 a 6 cm; 4) 6.1 a 8 cm; 5) 8.1 a 10 cm y 6) 10.1 a 12 cm. Durante los dos años de observación, cada mes se contaron las plantas de cada categoría de altura que murieron de un mes a otro. Este registro permitió conocer la tasa de mortalidad en las diferentes clases de tamaño.

### 3.4. *Análisis estadístico*

A las tasas de incremento mensual ( $r$ ) de las variables de crecimiento aéreo se les aplicó un análisis de varianza para evaluar el efecto de las épocas del año, sólo para el primer año. La asignación diferencial de biomasa de las partes aéreas y subterráneas de las plantas de tepozán se analizó a través de una MANOVA donde las cosechas y las categorías de tamaño fueron las fuentes principales.

#### 4. Resultados

##### 4.1 Evaluación del crecimiento aéreo

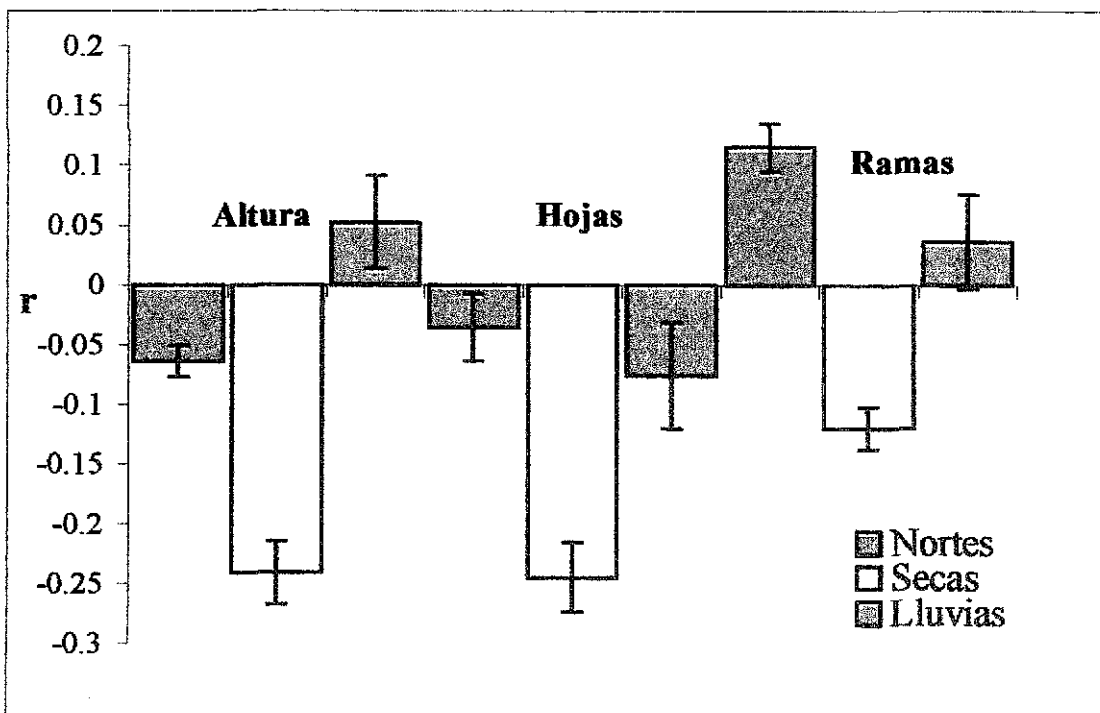
###### 4.1.1. Altura, número de hojas y número de ramas

La altura promedio, el número promedio de hojas y el número promedio de ramas de las 300 plantas de *Buddleia cordata* en octubre de 1992 fue de 4.3 cm, 6.3 hojas y 1.8 ramas, respectivamente. Debido a la muerte del ápice dominante durante los meses secos del año 1993 (marzo, abril y mayo) tanto la altura como el número promedio de hojas disminuyeron en esta época, mientras que durante las lluvias (junio a octubre de 1993) algunas plantas activaron sus meristemas laterales, produjeron ramas y hojas y alcanzaron, en promedio, nuevamente su altura inicial. Cabe señalar que sólo el número promedio de ramas presentó, durante los dos años, un incremento relativamente sostenido.

Con los registros mensuales de las variables de crecimiento aéreo se obtuvo la tasa relativa de incremento ( $r$ ) para cada variable de un mes a otro en el primer año. La época de nortes donde los meses son secos y fríos (octubre, noviembre y diciembre) y la época de secas donde la temperatura del aire se incrementa (enero, febrero, marzo y abril) representan las épocas más desfavorables para el crecimiento del tepozán en el PECM. En estos meses la tasa de incremento de la altura, el número de hojas y las ramas tuvieron valores negativos. Por el contrario, la tasa de incremento de la altura y del número de ramas durante las lluvias presentaron valores positivos. Los valores promedio de las tasas de incremento del tepozán mostraron diferencias significativas en cada una de las épocas del año ANOVA (Tabla III.1 y Fig. III.1). Para el segundo año se presentaron las tasas de incremento con los valores más altos, sobre todo en las hojas y las ramas, pero cabe señalar que el número de plantas ya era muy reducido y por ende la variación, reflejada en el error estándar, era también muy alta (Tabla III.2).

**Tabla III.1.** Resultados del análisis de varianza de las tasas de incremento ( $r$ ) de *Buddleia cordata* en el borde de bosque.

Fuente	SC	CM	gl	F	$p$
Altura	286.4	6.9	1331	31.8	0.000001
Hojas	646.3	6.1	1331	12.6	0.000004
Ramas	339.8	7.5	1331	29.2	0.000001



**Fig. III.1.** Medias de las variables de crecimiento aéreo de octubre 1992 a octubre 1993.

$r$  = tasa relativa de incremento,  $I$  = error estándar.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

**Tabla III.2.** Tasa relativa de incremento ( $r$ ) de las variables de crecimiento aéreo de *Buddleia cordata* durante dos años en el borde de bosque.  $r = [\ln (X_f \cdot X_i)] / t$ , donde  $X_i$  es el valor inicial de la variable en cuestión,  $X_f$  es el valor final y  $t$  es el intervalo de tiempo en meses. Min - Max = Valores mínimos y máximos por intervalo EE = error estándar

Intervalo (meses)	Número de plantas	Altura			Número de hojas			Número de ramas		
		( $r$ )	Min - Max	E. E.	( $r$ )	Min - Max	E. E.	( $r$ )	Min - Max	E.E.
Oct a Nov de 1992	263	0.026	-1.6 - 1.1	0.017	0.112	-2.9 - 2.6	0.042	0.330	-1.1 - 2.1	0.032
Nov. a Dic.	238	-0.061	-1.5 - 1.1	0.021	-0.193	-2.9 - 2.7	0.052	-0.216	-1.9 - 1.1	0.035
Dic. a Ene. de 1993	219	-0.176	-2.4 - 1.6	0.031	-0.041	-2.6 - 2.8	0.054	0.214	-1.1 - 1.4	0.030
Ene. a Feb.	174	-0.048	-1.6 - 2.4	0.033	-0.318	-2.5 - 1.4	0.045	-0.120	-1.4 - 0.5	0.026
Feb. a Mar.	121	-0.225	-2.2 - 0.92	0.048	-0.384	-2.5 - 2.1	0.061	-0.046	-1.6 - 1.6	0.036
Mar. a Abr.	85	-0.775	-2.3 - 0.29	0.072	-0.144	-2.1 - 1.4	0.066	-0.292	-1.6 - 0.7	0.051
Abr. a May	58	-0.075	-2 - 0.69	0.061	0.116	-0.7 - 0.9	0.038	-0.014	-0.7 - 1.1	0.037
May. a Jun	49	0.110	-1.3 - 1.6	0.080	-0.092	-1.9 - 1.8	0.099	-0.138	-1.8 - 1.1	0.075
Jun. a Jul	46	0.211	-1.1 - 1.1	0.066	0.048	-1.4 - 1.1	0.076	0.150	-1.1 - 1.6	0.086
Jul. a Ago.	44	-0.021	-0.9 - 0	0.021	-0.085	-1.3 - 0	0.042	-0.050	-1.1 - 0	0.030
Ago. a Sep	37	-0.137	-1.5 - 1.7	0.121	-0.198	-1.6 - 1.3	0.122	0.226	-1.1 - 1.8	0.099
Sep. a Oct.	31	-0.165	-1.4 - 0.69	0.087	0.161	-1.4 - 1.3	0.115	0.004	-1.1 - 1.1	0.092
Oct. a Nov	30	-0.047	-1.8 - 0.69	0.109	0.107	-1.5 - 1.7	0.121	0.219	-1.4 - 2.1	0.102
<i>Tasa anual promedio</i>		<i>-0.106</i>		<i>0.017</i>	<i>-0.086</i>		<i>0.011</i>	<i>0.021</i>		<i>0.051</i>
Nov. a Dic.	23	-0.316	-1.1 - 0.69	0.091	-0.090	-1.2 - 0.7	0.098	-0.167	-1.4 - 1.4	0.140
Dic. a Ene. de 1994	19	0.108	-0.7 - 0.69	0.065	0.066	-0.8 - 0.8	0.107	0.147	-1.4 - 1.6	0.158
Ene. a Feb	14	0.107	-0.7 - 1.39	0.181	-0.466	-1.6 - 0	0.146	0.089	-0.7 - 2.2	0.195
Feb. a Mar.	4	-0.419	-0.7 - 0	0.170	-0.493	-1.1 - 0	0.249	-0.105	-0.7 - 0.6	0.263
Mar. a Abr.	4	0.245	-0.4 - 1.39	0.393	0.275	0 - 1.1	0.275	0	0 - 0	0
Abr. a May.	4	0.330	-1.1 - 1.1	0.500	0.530	-0.9 - 2	0.593	0.033	-1.4 - 1.4	0.574
May. a Jun.	3	0.231	0 - 0.69	0.231	0.190	-0.1 - 0.69	0.254	-0.045	0 - 0	0.044
Jun. a Jul	3	0.032	0 - 0.09	0.03	0.033	0 - 0.1	0.033	0	0 - 0	0
Jul. a Ago	3	0.008	-0.6 - 0.31	1.65	0.457	0.09 - 0.9	0.222	0.716	0.3 - 1.4	0.323
Ago. a Sep.	3	-0.048	-0.1 - 0	0.023	-0.04	-0.2 - 0.2	0.18	0	0 - 0	0
Sep. a Oct.	3	-0.04	-0.4 - 0.28	0.410	0.108	-0.1 - 0.28	0.096	-0.119	-0.2 - 0	0.058
<i>Tasa anual promedio</i>		<i>0.022</i>		<i>0.011</i>	<i>0.278</i>		<i>0.112</i>	<i>0.05</i>		<i>0.069</i>



4.2 Tablas de destino de las plantas de tepozán según las variables de crecimiento aéreo.

Las variaciones de la altura, el número de hojas y el número de ramas en el primer año de observaciones permitió realizar un seguimiento detallado planta por planta y conocer su destino en función de diferentes categorías de tamaño, a los doce meses de iniciado el seguimiento (Tablas III.3 a III.5)

4.2.1. Altura.

Las transiciones entre las categorías de altura mostraron que la permanencia en la categoría de 0.5 a 2 cm de altura tuvo los valores más altos al cabo de un año. Las categorías de altura de 6.1 a 8, 8.1 a 10 y 10.1 a 14 cm tuvieron valores entre 12 y 16 % de permanencia y el incremento de la altura después de un año sólo se presentó en las categorías de 2.1 a 4 y 4.1 a 6 cm. La retrogresión se presentó en las plantas de 4.1 a 6 cm, de 6.1 a 8 y en las plantas de más de 10 cm de altura (Fig. III.2). La mortalidad fue el destino con los valores más altos en todas las categorías después de un año, pero particularmente en las categorías 2 y 3 (91.7% y 91.3% respectivamente) (Tabla III.3).

**Tabla III.3.** Tabla de destinos de *Buddleia cordata* en función de la altura después de un año de crecimiento. En la diagonal (negritas) se presentan las permanencias, arriba de la diagonal las retrogresiones y abajo de la diagonal los incrementos. Los tres valores más altos se encuentran subrayados

	to (octubre de 1992)					
t+1 (Sep. de 1993)	0.5 a 2 cm	2.1 a 4 cm	4.1 a 6 cm	6.1 a 8 cm	8.1 a 10 cm	10.1 a 14 cm
0.5 a 2 cm	<u>0.207</u>	0	0	0	0	0
2.1 a 4 cm	0	<b>0.058</b>	0.058	0	0	0
4.1 a 6 cm	0	0.017	<b>0.029</b>	0.03	0	<u>0.167</u>
6.1 a 8 cm	0	0.008	0.029	<b>0.121</b>	0	0
8.1 a 10 cm	0	0	0	0	<b>0.143</b>	0
10.1 a 14 cm	0	0	0	0	0	<u>0.167</u>
Mortalidad	0.793	0.917	0.884	0.849	0.857	0.666
Tamaño de muestra	n <sub>0</sub> = 58	n <sub>0</sub> = 120	n <sub>0</sub> = 69	n <sub>0</sub> = 33	n <sub>0</sub> = 14	n <sub>0</sub> = 6



Fig. III.2. Plantas de *Buddleia cordata* que sobrevivieron después de tres años en la zona perturbada del borde de bosque. Las plantas muestran algunos ápices muertos y la activación de yemas laterales.

#### 4.2.2. Hojas.

Después de un año la permanencia de las plantas en las categorías 5 a 6, 7 a 8, 9 a 10 y 17 a 18 hojas estuvo entre 2.6 y 16.6 %. El incremento en el número de hojas se presentó en varias categorías, el valor más bajo se presentó en la primera categoría y el más alto se presentó en la categoría de 15 a 16 hojas. La pérdida de hojas provocó que las plantas regresaran a categorías menores, y ello ocurrió en todas las clases.

La muerte fue el destino de las plantas que después de un año presentó los valores más altos excepto en las últimas dos categorías. Al parecer existe un patrón donde la mortalidad disminuye conforme el número de hojas aumenta (Tabla III.4).

**Tabla III.4.** Tabla de destinos de *Buddleia cordata* en función del número de hojas después de un año de crecimiento. En la diagonal (negritas) se presentan las permanencias en la misma categoría, arriba de la diagonal las retrogresiones y abajo de la diagonal el paso a categorías subsecuentes. Los tres valores más altos están subrayados.

		t <sub>0</sub> Octubre de 1992							
t <sub>t+1</sub> (Septiembre de 1993)	1 a 2	3 a 4	5 a 6	7 a 8	9 a 10	11 a 12	13 a 14	Más de 15	
1 a 2	<b>0</b>	0	0.017	0	0.036	0	0	0	
3 a 4	0.013	<b>0</b>	0.052	0.051	<u>0.106</u>	0.105	0	<u>0.143</u>	
5 a 6	0.026	0.021	<b>0.034</b>	0.026	0.036	0	0.059	0.38	
7 a 8	0	0	0	<b>0.026</b>	0	0.053	0.059	<u>0.143</u>	
9 a 10	0	0	0	0	<b>0.036</b>	0	0	0	
11 a 12	0	0	0	0	0.036	<b>0</b>	0	0	
13 a 14	0	0	0	0	0	0.053	<b>0</b>	0	
15 a 16	0	0	0	0	0	0	0.059	<b>0</b>	
17 a 18	0	0	0	0	0	0	0	0	
19 a 20	0	0	0	0	0	0	0	0	
> 20	0	0	0	0	0	0	0.059	0	
Mortalidad	0.96	0.978	0.897	0.897	0.75	0.789	0.764	0.334	
Número de plantas	n <sub>t</sub> =75	n <sub>t</sub> =47	n <sub>t</sub> =58	n <sub>t</sub> =39	n <sub>t</sub> =28	n <sub>t</sub> =19	n <sub>t</sub> =17	n <sub>t</sub> =16	

#### 4.2.3. Ramas

El seguimiento detallado del número de ramas permitió conocer el destino de las plantas de acuerdo a esta variable después de doce meses (Tablas III.5).

La permanencia más alta se presentó en las plantas que tuvieron tres ó cuatro ramas después de un año. El incremento en el número de ramas se presentó en las plantas de las categorías de una, dos y tres ó cuatro ramas. Algunas plantas que tenían tres ó cuatro ramas lograron llegar, en un año, a contar con hasta siete a ocho ramas. La retrogresión sólo se presentó en las plantas de cinco ó seis ramas. La mortalidad de las plantas fue alta en las tres primeras categorías, aunque puede notarse una ligera disminución de la misma conforme se aumentó el número de ramas, al igual que en el análisis semestral.

**Tabla III.5.** Tabla de destino de individuos de *Buddleia cordata* categorizados en función del número de ramas después de un año de crecimiento. En la diagonal (negritas) se presentan las permanencias, arriba de la diagonal las retrogresiones y abajo de la diagonal los incrementos. Los tres valores más altos están subrayados.

$t_{+1}$ (Septiembre de 1993)	$t_0$ (Octubre de 1992)		
	1 ó 2 ramas	3 ó 4 ramas	5 ó 6 ramas
1 ó 2 ramas	<b><u>0.054</u></b>	0	0
3 ó 4 ramas	0.038	<b><u>0.105</u></b>	<b><u>0.25</u></b>
5 ó 6 ramas	0.013	0.035	<b>0</b>
7 ó 8 ramas	0	0.053	0
Mortalidad	0.895	0.807	0.75
Número de individuos	$n_0=239$	$n_0=57$	$n_0=4$

#### 4.3 Distribución de biomasa en plantas de *Buddleia cordata* en el borde de bosque (BB).

En este apartado se analizó la asignación diferencial de biomasa a las distintas partes (raíz, tallos y hojas) de las plantas de tepozán expresado como peso seco. Los pesos secos de las diferentes partes del tepozán fueron diferentes en cada una de las cosechas, en cada una de las categorías de tamaño y en la interacción de ambos factores como se muestra en el resumen del análisis de varianza múltiple (Tabla III.6). El peso seco, en general fue menor durante los meses secos de febrero y mayo de 1994 y se incrementó significativamente durante los meses noviembre de 1993 y agosto de 1994.

**Tabla III.6.** Resultados del análisis de varianza múltiple aplicado a los valores de peso seco de las diferentes partes de las plantas de *Buddleia cordata* cosechadas en el borde de bosque.

Fuente	SC	CM	gl	F	p
<b>Raíz</b>					
Cosecha (C)	2.27	0.76	3	671.8	0.00001
Tamaño (T)	5.18	1.04	5	920.9	0.00001
CXT	3.13	0.21	15	185.5	0.00001
Error	0.11	0.001	96		
<b>Tallos</b>					
Cosecha (C)	0.55	0.18	3	317.3	0.00001
Tamaño (T)	5.06	1.01	5	1727.8	0.00001
CXT	0.57	0.03	15	65.55	0.00001
Error	0.05	0.0005	96		
<b>Hojas</b>					
Cosecha (C)	2.04	0.68	3	688.4	0.00001
Tamaño (T)	7.52	1.51	5	1520.4	0.00001
CXT	4.74	0.31	15	319.3	0.00001
Error	0.09	0.0009	96		

Las comparaciones múltiples de medias a través de la prueba de Tukey se aplicó cuando las diferencias entre las cosechas y las categorías de tamaño fueron significativas (Tabla III.7).

Tabla III.7. Comparación múltiple de medias del peso seco (g) de *Buddleia cordata*

	Cosechas				Categorías de tamaño					
	Nov. 1993	Feb. 1994	May. 1994	Ago. 1994	0.5 a 2 cm	2.1 a 4 cm	4.1 a 6 cm	6.1 a 8 cm	8.1 a 10 cm	10.1 a 12 cm
Raíz	0.43 a	0.26 b	0.55 c	0.62 d	0.26 a	0.26 a	0.38 b	0.46 c	0.62 d	0.84 c
Tallos	0.36 a	0.23 b	0.19 c	0.33 d	0.07 a	0.12 b	0.16 c	0.23 d	0.46 e	0.64 f
Hojas	0.28 a	0.14 b	0.18 c	0.48 d	0.04 a	0.08 b	0.16 c	0.19 c	0.37 d	0.78 e

La relación entre la parte subterránea y la aérea (*root shoot ratio*) es una manera de conocer hacia donde asignaron más biomasa las plantas de tepozán en el borde de bosque. Cuando el valor es superior a 1 la biomasa se asignó preferentemente a la parte subterránea, si el valor fue igual a 1 la asignación de biomasa entre la parte subterránea y la aérea fue igual y si el valor fue menor de 1 la biomasa se orientó hacia la parte aérea. En todas las cosechas se presentaron valores superiores a la unidad sobre todo de las categorías de tamaño entre 2 y 4 cm. En el mes de mayo, mes particularmente seco y caluroso, todas las categorías de tamaño del tepozán asignaron mayor biomasa a la raíz. Por el contrario, en el mes de febrero de 1994 sólo las plantas entre 2 y 4 cm asignaron más biomasa a la raíz, mientras que las demás categorías de tamaño asignaron mayor biomasa a la parte aérea. Las plantas de la categoría de 2.1 a 4 cm en el mes de agosto de 1994 tuvieron un valor que puede resultar difícil de explicar (Tabla III.8).

Tabla III.8. Valores de la tasa raíz/brote (*root shoot ratio*) de las plantas de *Buddleia cordata* de diferentes categorías de tamaño y en diferentes épocas del año en el borde de bosque. El valor se obtuvo del promedio de cinco plantas de cada categoría de altura.

Categorías de altura (cm)	Cosecha de noviembre de 1993	Cosecha de febrero de 1994	Cosecha de mayo de 1994	Cosecha de agosto de 1994
0.5 a 2	1.2	1.54	4.48	3.95
2.1 a 4	1.14	0.91	3.18	0.64
4.1 a 6	0.7	0.54	1.78	1.4
6.1 a 8	0.44	0.76	1.19	1.9
8.1 a 10	0.72	0.64	1.11	0.59
10.1 a 12	0.58	0.61	1.01	0.47

#### 4.4. Evaluación de la sobrevivencia de *Buddleia cordata* en el BB

##### 4.4.1. Sobrevivencia de las cohortes de 1992, 1993 y 1994

Las plantas marcadas en 1992 presentaron una gran mortalidad desde el mes de octubre de 1992 y hasta el mes de agosto de 1993. Seis meses después de haber iniciado las observaciones, sólo el 50 % de las plantas sobrevivía. De esta cohorte de 1992 sólo sobrevivieron 12 plantas después de los dos años de observaciones, de modo que la tasa de sobrevivencia fue sólo de 0.8 %. La sobrevivencia de las 30 plantas (cohorte 1993) que se establecieron naturalmente dentro de los cuadros permanentes en noviembre de 1993 decreció rápidamente, entre marzo y abril murieron las pocas plantas que aun quedaban vivas, de modo que al final del estudio la tasa de sobrevivencia de esta cohorte fue de cero. Durante octubre de 1994 se establecieron 160 plantas (cohorte de 1994). La mortalidad dentro de este grupo fue mayor en el primer mes después de su establecimiento en comparación con la cohorte de 1993. De noviembre de 1994 a febrero de 1995 las tasas más altas de mortalidad de las plantas coincidieron nuevamente, como en los dos grupos anteriores, con los meses de la época de secas (enero, febrero, marzo) y de esta cohorte no quedó ninguna planta viva al final del estudio (Fig. III.3).

##### 4.4.2. Mortalidad de las plantas de *Buddleia cordata* con relación a su categoría de tamaño

En la tabla III.9 se presentan los datos de mortalidad para las 300 plantas de tepozán que se siguieron mensualmente. El número total de muertes por mes (dx) se presenta para cada categoría de tamaño. Por ejemplo, en el mes de noviembre murieron 37 plantas, de este total el 73 % tenía al morir entre 0.5 a 2 cm de altura, un 16 % de las plantas tenía al morir entre 2.1 y 4 cm de altura y el resto de las plantas medían al morir entre 5 y 9 cm de altura. La tabla también presenta la columna qx, que representa el índice de mortalidad de un tiempo a otro.

Existe un efecto relativo del tamaño de la planta sobre la probabilidad de sobrevivencia. Las plantas de menos de 2 cm de altura presentaron los porcentajes más altos de mortalidad, y conforme aumentó el tamaño de la planta, su probabilidad de muerte se redujo. Los meses donde ocurrió la mayor cantidad de muertes (dx) fueron febrero, marzo y abril de 1993, época en la que se presentó poca disponibilidad de agua, fuerte radiación solar, y temperaturas diurnas y nocturnas muy extremas. Durante 1993 algunas plantas de más de ocho centímetros de altura murieron a causa de la herbivoría, probablemente por parte de conejos, ya que se encontraron excretas.

En el año de 1994 nuevamente la mortalidad se incrementó durante las secas de primavera, sobre todo de las plantas menores a seis centímetros. En marzo de este año se alcanzó la tasa de mortalidad más alta (0.714), sin embargo a partir de este mes y hasta octubre de 1994 sólo murió una planta y la tasa de mortalidad final de este periodo fue de 0.01.

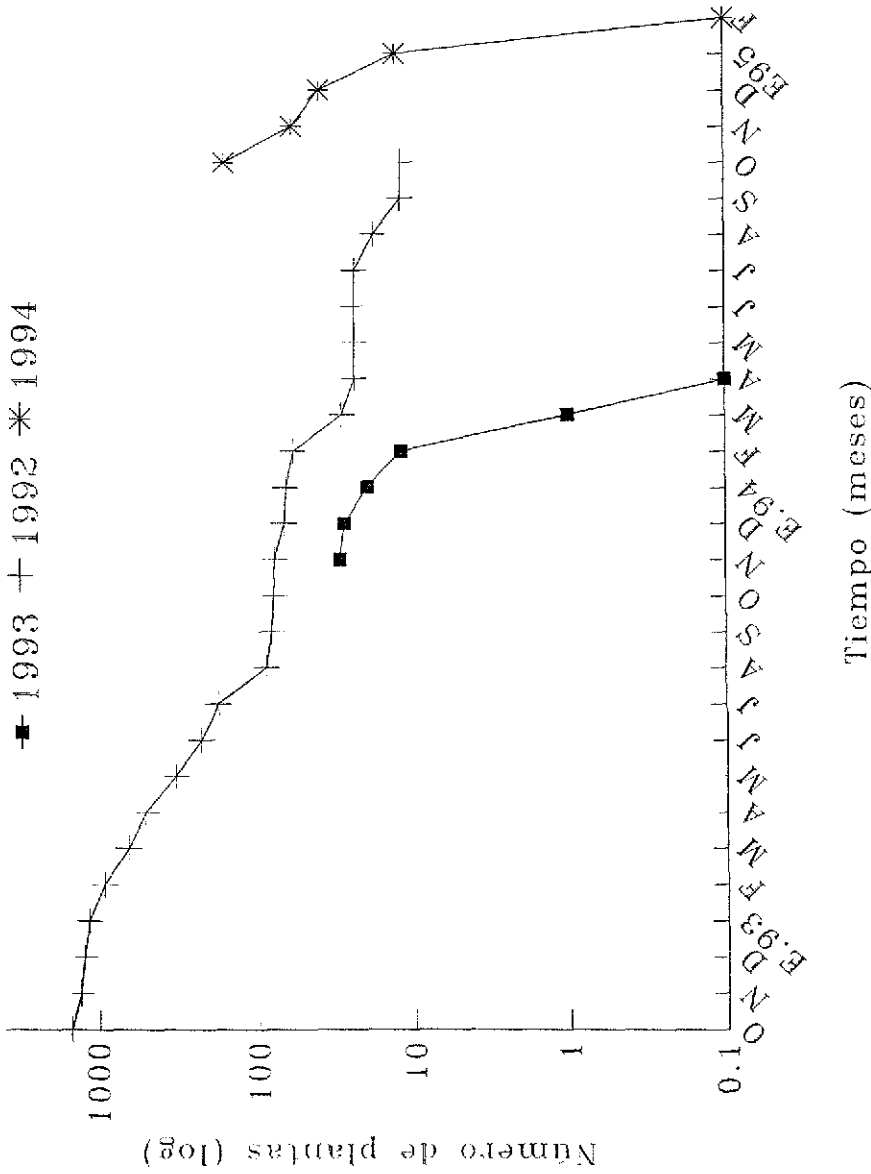


Fig. III.3. Curvas de sobrevivencia de las cohortes de 1992, 1993 y 1994 de *Buddleia cordata* en el borde de bosque del PECM.



Tabla III.9. Mortalidad de las diferentes clases de tamaño de *Buddleia cordata*.

El tamaño de las plantas está representado por la altura.  $n_x$  = número de sobrevivientes en un intervalo de tiempo,  $d_x$  = número total de muertes de  $x$  a  $x+1$  y  $q_x$  = tasa de mortalidad en el mismo intervalo de tiempo. En las columnas siguientes se presenta la proporción de muertes en cada categoría de tamaño con respecto al número total de muertes en cada mes. Los valores más altos de mortalidad se encuentran en negritas.

Meses	Número total de muertes $n_x$	Tasa total de mortalidad $d_x$	Tasa total de mortalidad $q_x$	Porcentaje de mortalidad por categoría de tamaño (cm).					
				Los valores corresponden al % de individuos muertos en cada categoría					
				0.5 a 2	2.1 a 4	4.1 a 6	6.1 a 8	8.1 a 10	10.1 a 12
Oct. 92	300	37	0.123	73	16.2	8.1	0	2.7	0
Nov.	263	25	0.095	56	32	12	0	0	0
Dic.	238	19	0.079	53	26	5.3	10.5	5.3	0
Ene.93	219	45	<b>0.205</b>	33	49	8.8	4.4	4.4	0
Feb.	174	53	<b>0.304</b>	43.4	26.4	18.9	7.5	3.7	0
Mar.	121	36	<b>0.297</b>	44.5	27.7	16.6	11.1	0	0
Abr.	85	27	<b>0.317</b>	74.1	0	11.1	14.8	0	0
May.	58	9	0.155	66.6	0	22.2	11.1	0	0
Jun.	49	3	0.061	66.6	33.3	0	0	0	0
Jul.	46	2	0.043	100	0	0	0	0	0
Ago.	44	7	0.159	71.4	14.3	14.3	0	0	0
Sep.	37	6	0.162	33.3	33.3	33.3	0	0	0
Oct.	31	1	0.027	100	0	0	0	0	0
Nov.	30	7	<b>0.233</b>	71.4	14.3	14.3	0	0	0
Dic.	23	4	<b>0.173</b>	50	0	0	50	0	0
Ene.94	19	5	<b>0.263</b>	60	40	0	0	0	0
Feb.	14	10	<b>0.714</b>	40	20	20	10	10	0
Mar.	4	0	0	0	0	0	0	0	0
Abr.	4	0	0	0	0	0	0	0	0
May.	4	1	<b>0.25</b>	100	0	0	0	0	0
Jun.	3	0	0	0	0	0	0	0	0
Jul.	3	0	0	0	0	0	0	0	0
Ago.	3	0	0	0	0	0	0	0	0
Sep.	3	0	0	0	0	0	0	0	0
Oct.	3								

## 5. Discusión

### 5.1 Crecimiento de *Buddleia cordata*.

La perturbación, la disponibilidad de semillas y un periodo con lluvias abundantes (pp de 1107 mm en 1992) quizá fueron algunos de los elementos que permitieron un evento masivo de germinación en el verano de 1992, y que múltiples plantas de *Buddleia cordata* llegaran a las primeras categorías de tamaño, probablemente en poco tiempo en el PECM. Dada la abundancia de esta especie en el borde de bosque y el malpais, se esperaba que muchas de estas plantas se establecieran exitosamente. Sin embargo, al iniciarse las épocas desfavorables del año (los nortes y las secas) las plantas mostraron una enorme variación en el crecimiento aéreo. Lo anterior refleja que la estacionalidad, junto con lo heterogéneo del suelo y la poca disponibilidad de agua, influyeron en la forma de crecimiento de las plantas, así como en la asignación diferencial de su biomasa. Además, las plantas más pequeñas mostraron bajas tasas de incremento de la altura y del número de hojas y ramas, mientras que plantas con alturas entre 5 y 10 cm presentaron incrementos de tamaño o permanencia en su misma categoría. Las plantas pequeñas asignaron mayores recursos a la parte subterránea sobre todo en las épocas desfavorables, mientras que las plantas mayores de 6 cm de altura asignan mayor biomasa a la parte aérea que a la raíz.

Una de las causas que seguramente determinó la variación en el crecimiento aéreo y subterráneo de las categorías del tepozán fue la disminución de la precipitación total del año de 1993, que fue de 692 mm, es decir, se presentó una reducción de cerca del 40 % con respecto a la precipitación promedio anual para la zona (1000 mm). Ello provocó que las plantas perdieran altura como consecuencia de la muerte del ápice durante la época seca del año y también hubo una reducción del número de hojas y aun pérdida de ramas. Las plantas que lograron sobrevivir a las épocas desfavorables de nortes y secas presentaron la activación de yemas laterales. Este crecimiento permitió que las plantas regresaran a su condición inicial de altura, con un crecimiento neto de cero. El crecimiento de ramas laterales también permitió que las plantas incrementaran o recuperaran el número inicial de hojas. El patrón anteriormente señalado ya ha sido reportado para otras especies arbóreas que habitan sitios con marcada estacionalidad (López-Mata 1994, Bonfil 1998, Cabrera et al. 1998, López-Barrera 1998).

Las categorías iniciales de tamaño de *Buddleia cordata* en el borde de bosque presentaron un patrón de crecimiento aéreo asociado a las épocas del año. La muerte del ápice y la activación de yemas laterales sugiere que existe un mecanismo de re-asignación de energía a la parte subterránea a costa de la pérdida de la parte aérea, lo cual parece permitirles enfrentar las condiciones desfavorables del medio. Todo indica que la muerte del ápice es causada por el incremento de temperatura y la falta de agua en la época de secas. Estos procesos y la distribución diferencial de biomasa son componentes de la plasticidad morfológica de esta especie.

Silvertown et al. (1993) señalaron que la retrogresión (*i.e.*, el regreso a categorías más pequeñas) se ha observado con más frecuencia entre especie herbáceas que entre las arbóreas. Ninguna de las especies arbóreas revisadas por estos autores presentó retrogresión, pero hay que señalar que la mayor parte de los análisis considerados en su trabajo se basan en tablas de vida estáticas y no dinámicas que incluían fundamentalmente adultos, por lo que es imposible saber si el fenómeno se presenta en los primeros estadios de desarrollo aunque no lo haga en estadios posteriores. Durante la retrogresión, la raíz juega un papel fundamental en el crecimiento del tepozán ya que no sólo es una estructura de sostén, de captación y exploración sino también de resistencia ante condiciones adversas del medio. Los resultados de asignación de biomasa de este capítulo concuerdan con lo reportado por Bassow et al. (1994) en el sentido de que en condiciones desfavorables la mayor cantidad de biomasa se acumula en las raíces que adquieren así una función de resistencia, además de las funciones ya mencionadas.

### 5.2 Supervivencia de *Buddleia cordata*

La muerte de las plantas marcadas ocurrió a lo largo de todo el periodo de observación, constantemente, pero se incrementó notoriamente durante la época seca del año. En esta estación se incrementa la temperatura y se reduce la humedad del aire y del suelo (Apéndice A). Tales presiones abióticas provocaron que las plantas perdieron su vigor y sus tejidos aéreos se marchitaran o murieran. Se ha considerado que las primeras fases del desarrollo de las plantas son altamente vulnerables a tales presiones del medio (Harper 1977, Augspurger y Kelly 1984, Gill y Marks 1991, Veenendaal et al. 1995, Bonfil y Soberón 1999). Para el caso de las primeras categorías de tamaño del tepozán ahora se sabe que la mortalidad se presenta especialmente en un rango determinado de altura (Tabla III.11). Las plantas menores de 4 cm de altura presentan mayores riesgos de morir que las plantas de 8 a 12 cm de altura bajo las condiciones alteradas del borde de bosque, a pesar de la herbivoria por los conejos. Lo anterior sugiere que *Buddleia cordata* presenta un umbral de tamaño a partir del cual la mortalidad se reduce considerablemente. Una vez rebasado el umbral de tamaño, el tepozán, como especie pionera, puede facilitar el reclutamiento de especies tardías de la sucesión a través de la modificación del microclima durante las labores de restauración (Ruiz 1996, Gray y Spies 1997, Cabrera et al. 1998).

La supervivencia después de dos años de observación fue de 0.8 %, valor bajo comparado con la supervivencia de encinos de una plantación donde cerca del 10% de las plantas se mantuvieron de un año a otro (Cabrera et al. 1998) y también comparado con la supervivencia de una especie secundaria como *Prosoptis juliflora* (Golubov et al. 1999). El riesgo de la alta mortalidad en el tepozán estriba en el tiempo que tardan las plantas en pasar de su fase juvenil a su fase adulta, ya que si se prolonga demasiado, se incrementan los riesgos de muerte sin que antes los individuos alcancen a reproducirse (Stearns 1992, Kendall 1998).

En conclusión, la sobrevivencia y el crecimiento aéreo de *Buddleia cordata* varía en relación con las fluctuaciones estacionales del PECM. Las condiciones ambientales durante las secas y parte de los nortes son fuertes presiones de selección que regulan el número de plantas, el nacimiento y la muerte de sus partes reiterativas. Dentro de la dinámica de crecimiento los procesos de retrogresión y de activación de yemas de la base del tallo juegan un papel importante para esta especie, sobre todo en sitios tan heterogéneos como los pedregales.

## Capítulo IV.

### *Efecto de la frecuencia de riego sobre el crecimiento y la sobrevivencia de plantas de *Buddleia cordata**

#### *1 Introducción*

El crecimiento y la sobrevivencia de los primeros estadios de desarrollo de las plantas son dos atributos de historia de vida de gran importancia por su efecto en la adecuación de los organismos (Stearns 1992). El crecimiento y la sobrevivencia en las plantas refleja, en cierta medida, los efectos de los factores bióticos y abióticos del medio donde viven (Reid et al. 1991). Al conocer cuáles son las presiones de selección que determinan la adecuación y la permanencia de los individuos y de sus poblaciones podríamos explicar una parte importante de las fases de colonización y establecimiento de las especies (Grubb 1977, Huante 1992, Stearns 1992, Mendoza-Ochoa 1994, Cervantes 1996, Bonfil 1998 y Cabrera et al. 1998).

Como se recordará en los capítulos II y III, se obtuvieron resultados que enfatizaron el efecto de las variaciones de la disponibilidad de agua sobre la germinación, establecimiento temprano, crecimiento y sobrevivencia de las plantas de tepozán tanto en condiciones de invernadero como en el campo. Estos resultados mostraron que las plantas de *Buddleia cordata* de tamaños entre 1.5 y 5 cm de altura tienen mayores riesgos de morir que las plantas entre 6 y 12 cm de altura cuando la disponibilidad de agua se reduce. En el Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) se presenta un periodo de cinco a seis meses (noviembre a abril) donde la precipitación pluvial es del orden de 10 a 100 mm en promedio. En esta época la temperatura del aire se incrementa, lo mismo que la del suelo, mientras que la humedad del aire se reduce drásticamente (Apéndice A). El agua es un elemento básico que interviene en muchos procesos fisiológicos de las plantas de manera que la disminución o su exceso pueden poner en riesgo la sobrevivencia y crecimiento de las mismas, lo anterior puede ser más severo bajo condiciones de disturbio y cuando las plantas son pequeñas (Veenendaal et al. 1995, Wilson y Witkowski 1998). Por ejemplo, Streang et al. (1989) reportan que las plantas que alcanzan tallas mayores durante su fase de establecimiento en una zona sujeta a inundaciones periódicas, sí pueden sobrevivir, soportando mejor la baja disponibilidad de oxígeno, a diferencia de las plantas pequeñas que mueren ahogadas por el lodo. Esta misma idea fue señalada por Clark (1990) para brinzales de árboles que se establecen bajo el dosel de los árboles adultos y suelen ser ahogados por la capa de hojarasca.

Las plantas perennes presentan atributos fisiológicos y morfológicos que permiten hacer frente a estas presiones del medio y sobrevivir. Las modificaciones en la tasa de transpiración, en la tasa fotosintética, así como en la asignación diferencial de biomasa son parte de estos atributos morfofisiológicos que presentan las plantas y que se reconocen como plasticidad ecológica (Smith 1990, Huante 1992).

*Buddleia cordata* presentó un proceso de retrogresión del tamaño debido a la muerte del ápice dominante, durante las épocas de secas y nortes en el PECM, este proceso sugirió que el tepozán tiene una plasticidad morfológica que le permite hacer frente a las presiones del medio. Al parecer, esta retrogresión involucra una re- asignación de biomasa hacia la parte subterránea, de modo que a costa de la parte aérea el tepozán puede enfrentar la época desfavorable y permanecer en el sitio (Capítulo III). Como también se mostró en este capítulo, la mayor asignación de biomasa fue hacia la parte subterránea sobre todos en las plantas de 0.5 a 4 cm de altura, las plantas de 5 a 12 cm de altura sólo en la época más desfavorable orientan su biomasa a la parte subterránea. Parece ser que existe un efecto del tamaño inicial de las plantas sobre su crecimiento y la sobrevivencia del tepozán bajo distintas condiciones de disponibilidad de agua. Para analizar el efecto de las algunas presiones ambientales se deben manipular, en condiciones contrastantes, la disponibilidad y la cantidad de recursos (Hendry y Grime 1993). En este mismo análisis se puede considerar el estadio de desarrollo de los individuos para tener una visión más completa del proceso, ya que las presiones de selección pueden ser diferentes durante los distintos momentos de la vida de un organismo.

Para corroborar y analizar el efecto del tamaño de las plantas de tepozán y de las diferentes disponibilidades de agua se realizó un registro sistemático de variables de crecimiento aéreo de *Buddleia cordata* (altura, número de hojas y número de ramas), lo que hizo posible calcular su tasa relativa de crecimiento ( $r$ ) a través del tiempo en respuesta a diferentes tratamiento de disponibilidad de agua (Wilson y Tilman 1991). De acuerdo con Jones et al. 1997, el análisis de las tasas de crecimiento de las plantas permite identificar, a lo largo del tiempo, patrones de asignación y utilización de los recursos producidos, a través de la fotosíntesis, en distintos escenarios ambientales. Este enfoque permite reconocer algunos de los mecanismos o procesos con los que las plantas responden a los diferentes factores selectivos, tanto bióticos como abióticos (Clark 1990, Huante 1992, Pett 1992, Jones y Sharitz 1998, Valverde y Pisanty 1999). La información que resulte de este tipo de análisis no sólo permitirá conocer los aspectos ecológicos del crecimiento de los diferentes estadios de desarrollo sino además, permitirá indagar sobre los procesos o patrones que pudieran ser manipulados durante las labores de rehabilitación y restauración de ambientes perturbados (Hobbs y Norton 1996, Gray y Spies 1997).

## 2 Objetivo.

El objetivo de este capítulo es conocer el papel que tiene el tamaño inicial de las plantas de tepozán y la frecuencia de riego sobre la sobrevivencia y el crecimiento dentro del invernadero del Ajusco, con la finalidad de sugerir un estadio de tamaño adecuado que permita diseñar campañas de introducción de topozanos y evitar los frecuentes fracasos derivados de la introducción de individuos demasiado pequeños y poco desarrollados (Bonfil 1995, Hobbs y Norton 1996, Cabrera et al. 1998, Bonfil y Soberón 1999).

### 3. Metodología

#### 3.1) Condiciones del invernadero.

Este trabajo se llevó a cabo en el invernadero del PECM, dentro del cual se colocaron tres termómetros de máximas y mínimas para obtener diariamente la temperatura del aire a las 6:00; 12:00 y 18:00 horas. Durante las 12 semanas que duró el experimento (septiembre a noviembre de 1995), la temperatura promedio a las 6:00 horas fue de  $6.9 \pm 1.3^{\circ}\text{C}$ , la temperatura más baja se presentó en la segunda quincena de noviembre de 1995 con un valor de  $2.8 \pm 1.4^{\circ}\text{C}$  y la temperatura más alta se presentó en la tercera semana de septiembre del mismo año con un valor de  $9.4 \pm 2.4^{\circ}\text{C}$ . A las 12:00 horas la temperatura promedio fue de  $31.1 \pm 4.8^{\circ}\text{C}$ , la mínima fue de  $27.3 \pm 9.9^{\circ}\text{C}$ , en la segunda semana de octubre y la máxima fue de  $37.6 \pm 2.2^{\circ}\text{C}$  en la última semana del mismo mes. La temperatura promedio del aire a las 18:00 fue de  $13.5 \pm 1^{\circ}\text{C}$ , la temperatura mínima fue de  $11.3 \pm 1.6^{\circ}\text{C}$  en la segunda semana de noviembre y la temperatura máxima fue de  $15.2 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$  en la segunda quincena de octubre de 1995.

#### 3.2) Preparativos del experimento.

##### 3.2.1. Producción de plantas de *Buddleia cordata* para el experimento.

En febrero de 1995 se pusieron a germinar cientos de semillas de tepozán colectadas en agosto de 1992. Se eligieron estas semillas porque presentaron el más alto porcentaje de germinación, como se vio en el Capítulo II. Se usaron 10 germinadores con 38 vasos de 6.5 cm de ancho, 5 cm de largo y 6.5 cm de profundidad. Se utilizó como sustrato tierra negra comercial, homogeneizada con un tamiz cuya malla tenía una apertura de 0.93 mm. En cada vaso se colocaron dos o tres semillas de *Buddleia cordata* con una aguja. Para mantener el suelo húmedo se colocó debajo de cada germinador una charola contenedora de 2 cm de profundidad, donde se agregaron 1.5 litros de agua destilada cada tres días.

##### 3.2.2. Selección de plántulas para el experimento.

Durante los meses de abril, mayo y la primera quincena de junio de 1995, muchas semillas de *Buddleia cordata* germinaron, de modo que se contó con un buen grupo de plantas. De este grupo, las plantas sanas que tenían una sola ramificación fueron clasificadas en tres categorías de tamaño; 90 plantas chicas de 4 a 6 cm de altura (T1); 99 plantas medianas de 8 a 10 cm de altura (T2) y sólo 39 plantas grandes de 12 a 14 cm de altura (T3). Todas las plantas presentaron un 95% de vigor inicial, las plantas T1 y T2 tenían seis hojas y las plantas T3 tenían ocho hojas. Cada una de las plantas (una por vaso) fueron transplantadas a otros germinadores donde se mantuvieron a lo largo del experimento.

Se utilizaron tres frecuencias de riego: riego frecuente (R3, cada tres días), riego intermedio (R7, cada siete días) y riego muy esporádico (R15, cada quince días). En todos los tratamientos cada evento de riego consistió en añadir 1.5 litros de agua destilada a las charolas contenedoras. Esta cantidad de agua humedeció el suelo de los germinadores por capilaridad.

Las plantas sanas disponibles en cada categoría de tamaño fueron divididas, de manera equitativa, para ser sometidas a los tratamientos antes señalados (R3, R7 y R15), el experimento inició en la primera semana de septiembre de 1995 y se continuó por 12 semanas.

### 3.3) Evaluación de las variables de crecimiento, del vigor y de la sobrevivencia

Se midió cada semana la altura de todas las plantas desde la superficie del suelo hasta el ápice dominante. También se contó el número de hojas y el número de ramas por planta. El vigor fue definido como el porcentaje de marchitamiento que presentaban las plantas en cada tamaño y en cada frecuencia de riego a través del tiempo. El incremento de las variables de crecimiento aéreo, después de 12 semanas fue calculado con la siguiente fórmula:

$$r = (\ln (X_f / X_i)) / t$$

donde ( $r$ ) es la tasa de incremento,  $X_i$  es el valor inicial y  $X_f$  es el valor final de cada una de las variables,  $t$  es la duración del periodo en semanas (Wilson y Tilman 1991).

### 3.4) Análisis estadístico.

Las tasas relativas de incremento de la altura, el número de hojas y el número de ramas fueron analizadas con un MANOVA con el paquete estadístico *Statgraphics*. Los factores fueron los tres tamaños de las plantas y las tres frecuencias de riego, y la variable de respuesta fue la tasa de incremento final de cada variable de crecimiento analizada. Los porcentajes finales de vigor fueron transformados a arco-seno antes de realizar el MANOVA.



#### 4. Resultados

##### 4.1 Tasas de incremento de la altura, número de hojas y el número de ramas

En general, las plantas en el invernadero tendieron a ganar altura, a incrementar su número de hojas y su número de ramas, bajo las tres condiciones de riego y en las tres clases de tamaño. Sin embargo, el proceso de crecimiento denota diferencias y variaciones importantes de acuerdo a la disponibilidad de agua y al tamaño inicial de las plantas (Tabla IV.1) Cabe resaltar que la interacción riego-tamaño fue significativa en el caso de la tasa de incremento de la altura y del número de ramas, pero esta interacción no resultó significativa para la tasa de incremento del número de hojas.

**Tabla IV.1.** Resumen del análisis de varianza múltiple aplicado a la tasa final de incremento de las variables de crecimiento aéreo de *Buddleia cordata*

<b>Altura</b>					
Fuente	SC	CM			
Riego (R)	0.0644	0.0322	2	21.57	0.00001
Tamaño (T)	0.0089	0.0045	2	3.0	0.0519
RxT	0.0171	0.0043	4	2.87	0.0239
Error	0.3266	0.0015	219		
<b>Número de hojas</b>					
Riego (R)	1.1948	0.5474	2	45.77	0.00001
Tamaño (T)	0.1617	0.0809	2	6.19	0.0024
RxT	0.0274	0.0068	4	0.52	0.7178
Error	2.8583	0.0131	219		
<b>Número de ramas</b>					
Riego (R)	0.6624	0.3312	2	20.16	0.00001
Tamaño (T)	0.235	0.1175	2	7.15	0.001
RxT	0.3478	0.0869	4	5.292	0.0004
Error	3.5987	0.0164	219		

La comparación de pares de medias a través de la prueba de Tukey reflejó diferencias significativas entre las frecuencias de riego y los tamaños de las plantas (Fig. IV.1 a - f). La tasa de incremento promedio de la variable altura siempre fue mayor bajo el riego frecuente (R3, cada tres días) y fue significativamente decreciendo en las otras dos frecuencias de riego (Fig. IV.1 a). La tasa de incremento del número de hojas no presentó diferencias entre las frecuencias de riego R3 y R7 pero sí cuando la frecuencia de riego fue R15, ya que en esta última condición la tasa fue negativa (Fig. IV.1 b). El mismo resultado se presentó en el caso de la variable número de ramas (Fig. IV.1 c).

El tamaño inicial de las plantas de tepozán tuvo diferencias significativas en el caso de las variables de incremento del número de hojas y del número de ramas, no ocurrió lo mismo para la variable altura a pesar de que el valor de ( $p = 0.0519$ ) puede considerarse marginal. El mayor incremento en el número de hojas se presentó en los tamaños T1 y T2, es decir en plantas de 4 a 6 cm de altura y de 8 a 10 cm respectivamente. Las plantas T3 (de 12 a 14 cm de altura) produjeron siempre menos hojas (Fig. IV.1 d). El incremento en el número de ramas fue similar en los tamaños T2 y T3 y siempre fue significativamente diferente el incremento con respecto al tamaño T1 (Fig. IV.1 e).

Cabe recordar que el modelo estadístico mostró que existió una interacción entre la frecuencia de riego y el tamaño inicial de las plantas sólo en el caso de las variables de crecimiento aéreo altura y número de ramas, pero esta interacción no resultó significativa para la tasa de incremento del número de hojas.

#### 4.2 Sobrevivencia y vigor de *Buddleia cordata*

Durante las doce semanas de observaciones ninguna de las plantas de las tres categorías de tamaño y bajo las tres frecuencias de riego murió. No obstante, el vigor de las plantas sí mostró variaciones al paso del tiempo y en general las plantas perdieron vigor durante las doce semanas de observaciones. La tasa de incremento de vigor estuvo afectada sólo por las frecuencias de riego. Las plantas regadas cada tres días mostraron una tendencia a mantenerse vigorosas por más tiempo a diferencia de las plantas regadas cada quince días; el riego cada siete días provocó una disminución relativamente menor del vigor. En este caso, ni el tamaño inicial de las plantas ni la interacción entre la frecuencia de riego y el tamaño de las plantas tuvieron efecto significativo sobre la tasa de incremento de vigor del tepozán en el invernadero del Ajusco (Tabla IV. 2, Fig. IV.2 a -b).

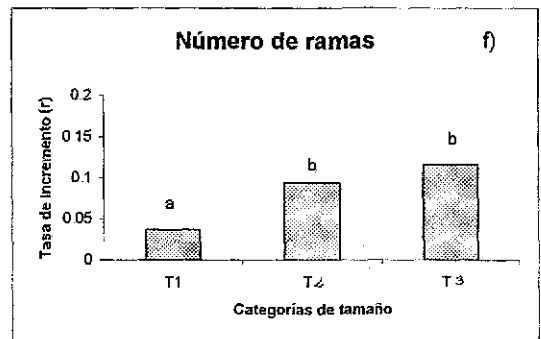
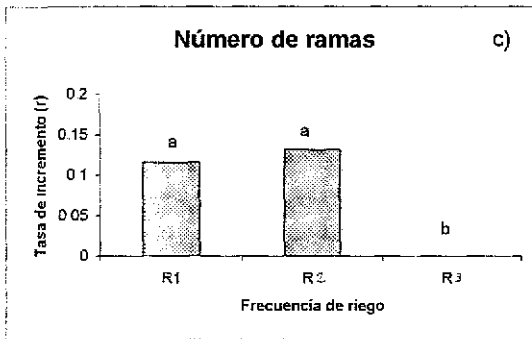
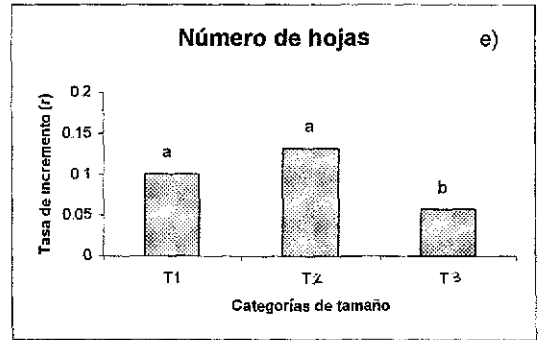
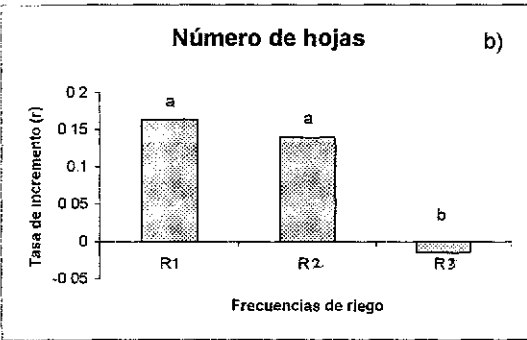
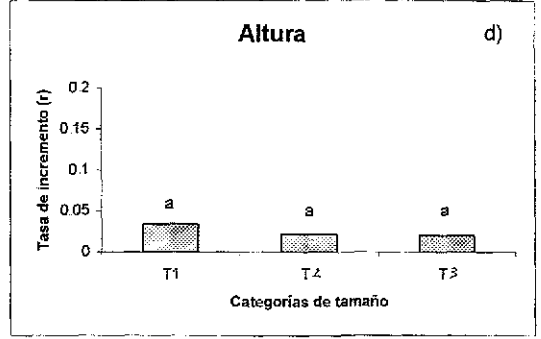
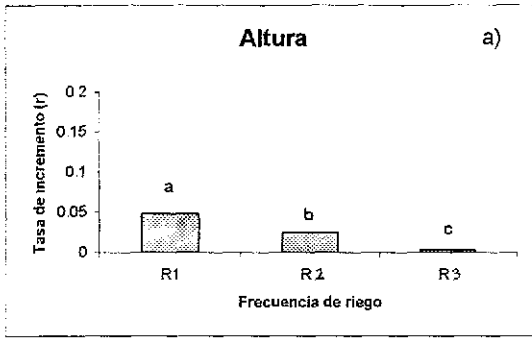
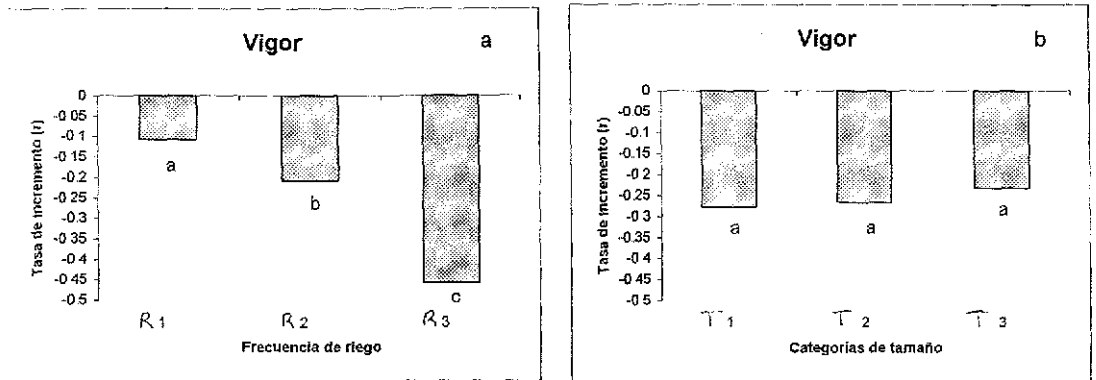


Fig. IV.1. Tasas finales de incremento (medias) de las variables de crecimiento aéreo de *Buddleia cordata* en el invernadero del Ajusco Medio. Las columnas con la misma letra no presentan diferencias significativas. Frecuencia R1= riego cada tres días; frecuencia R2= riego cada siete días y frecuencias R3= riego cada quince días. Tamaño T1= plantas de 4 a 6 cm de altura; tamaño T2= de 8 a 10 cm de altura y tamaño T3= de 12 a 14 cm de altura

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



**Fig. IV.2 a - b.** Tasa final de incremento (medias) del vigor de las plantas de *Buddleja cordata* en el invernadero del Ajusco. Las columnas con la misma letra no presentan diferencias significativas. Frecuencia R1= riego cada tres días; frecuencia R2= riego cada siete días y frecuencias R3= riego cada quince días. Tamaño T1= plantas de 3 a 6 cm de altura; tamaño T2= de 8 a 10 cm de altura y tamaño T3= de 12 a 14 cm de altura.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

Tabla IV.2. Resumen del análisis de varianza múltiple aplicado a la tasa final de incremento del vigor de *Buddleia cordata*.

Fuente	Vigor				
	SC	CM	gl	F	p
Riego (R)	4 1767	2.0883	2	179.62	0.00001
Tamaño (T)	0.0565	0.0282	2	2.43	0.0903
RxT	0.1057	0.0264	4	2.27	0.0623
Error	2 5461	0.0116	219		

## 5. Discusión

### 5.1 Crecimiento de *Buddleia cordata*

La tasa de incremento de las variables de crecimiento aéreo de *Buddleia cordata* presentó diferencias significativas a causa de la disponibilidad de agua y del tamaño inicial de la planta. El crecimiento de las primeras categorías de tamaño del tepozán, descrito a través de la tasa de incremento en altura, el número de hojas y el número de ramas, sugiere que las clases de tamaño iniciales de esta especie presentan una gran plasticidad. Esta plasticidad resulta muy importante durante la fase de establecimiento temprano del tepozán porque permite que los individuos hagan frente a las presiones del medio donde viven. Gray y Spiess (1997) señalan que durante las primeras etapas del crecimiento de las especies arbóreas la capacidad de respuesta de las plantas ante presiones del medio como la radiación solar, el tipo de sustrato y la disminución de recursos como el agua es fundamental dado que justamente esta capacidad de respuesta aumenta las probabilidades de sobrevivencia y crecimiento.

El riego cada tres días permitió que el suelo siempre estuviera húmedo, es decir, la posibilidad de que los nutrientes entraran en solución y fueran absorbidos por las plantas era grande (Prichett 1986, Mass et al. 1988). Bajo esta condición se esperaba que las plantas tuvieran un mayor crecimiento, y así sucedió. Cuando el riego fue cada siete días, el suelo mantenía su humedad sólo durante los siguientes tres días, es decir se pudo apreciar que la capa más superficial del suelo se encontraba seca hacia el final de la semana. No obstante, bajo esta condición las plantas crecieron relativamente bien, lo que hace suponer que el suelo retencía humedad, permitiendo el crecimiento de las plantas. El riego muy esporádico (cada 15 días) no favoreció el crecimiento aéreo del tepozán y además provocó la mayor pérdida del vigor, es altamente probable que el estrés hídrico redujo la capacidad fotosintética de las plantas y dificultó la solubilidad y asimilación de los nutrientes del suelo, de tal modo que los organismos sólo utilizaron su energía para mantenerse y no para crecer.

Lo mismo ocurrió en las plantas de especies arbóreas de climas templados particularmente durante la época de secas cuando las plantas no tienen posibilidades de crecer y se mantienen en el mismo tamaño (Jones et al. 1997)

La variación de la tasa de crecimiento del tepozán al incrementar la disponibilidad de agua sugiere, en concordancia con otros trabajos (Fowler 1988, Gray y Spics 1996 y Golubov et al. 1999), que resultaría viable realizar una selección de micrositios para la introducción de esta especie como pudieran ser los bordes del bosque, las pendientes ligeras, los sitios bajo las rocas, algunas grietas, entre otros) de modo que se favorezca el establecimiento de las primeras categorías de tamaño del tepozán

El efecto de las categorías de tamaño sobre el crecimiento del tepozán sólo mostró diferencias significativas en las variables número de hojas y número de ramas y no tuvo efecto sobre la variable altura, aunque las plantas de 4 a 6 cm siempre tuvieron valores de incremento más altos. La altura de las plantas tuvo una variación mucho menor en el invernadero, a diferencia de las variaciones que se presentaron en condiciones de campo (Capítulo III) quizá como consecuencia de condiciones más favorables, aunque debe recordarse el efecto diferencial que tuvo la disponibilidad de agua sobre la variable altura. Las plantas entre 4 y 10 cm más bien incrementaron su número de hojas, lo que sugiere que existe una mayor producción de tejido fotosintético para captar luz y producir recursos. Por su parte, las plantas de tamaños mayores (8 a 15 cm) orientan su crecimiento a formar ramas. Todo lo anterior sugiere que el modelo de crecimiento de las primeras categorías de tamaño del tepozán es acumular tejido fotosintético que le permita a las plantas llegar a un cierto tamaño (T3) en el cual la activación de yemas laterales favorece la formación de ramas y como consecuencias más hojas

La importancia de alcanzar cierta talla durante las primeras etapas de crecimiento de las plantas se relaciona con la posibilidad de que las plantas resistan o superen presiones bióticas y abióticas del medio que les provocan su muerte o un crecimiento anómalo; lo anterior ha sido estudiado en varios ecosistemas (Harper 1977, Streng et al. 1989, Jones et al. 1997, Batista et al. 1998, Wilson y Witkowski 1998)

De lo antes señalado se desprenden dos cosas: por un lado, que el crecimiento aéreo del tepozán tiene componentes que responden de manera diferencial a las presiones del medio y a las variaciones climáticas, es decir la altura de las plantas y el número de hojas son atributos de una respuesta más estacional, mientras que la acumulación del número de ramas es un atributo que requiere de mayor tiempo de respuesta

Los resultados de este experimento no señalan un efecto claro de la categoría de tamaño del tepozán sobre el crecimiento, sin embargo sí dejan ver que este proceso involucra una compleja interacción entre los diferentes atributos morfológicos y procesos fisiológicos de la planta, incluyendo sus respuestas ante las presiones del medio. La combinación de altura, número de hojas, número de ramas y, como veremos más adelante, de vigor de los estadios iniciales del tepozán, determinaron la condición con la cual una planta hará frente a las presiones del medio para poder establecerse, crecer y sobrevivir. Cabe reiterar que la posibilidad de considerar un tamaño umbral a partir del cual las plantas jóvenes pueden considerarse ya establecidas requiere de mayor investigación debido a la importancia que guarda con los procesos de retrogresión (pérdida de altura por la muerte del ápice

dominante), con el proceso de activación de yemas laterales, con el engrosamiento de tejido cercano a la base del tallo y la raíz, atributos señalados en el Capítulo (III) y, desde luego, con la arquitectura tanto de los tallos como de la copa de los árboles adultos

La interacción entre la frecuencia de riego y el tamaño de las plantas nos sugiere que la interacción planta-suelo-atmósfera es muy compleja y muy importante, sobre todo si se trata de las primeras fases del crecimiento. Esta fase de establecimiento temprano resulta entonces crítica para todas las especies de plantas debido a que en ella se intensifica la presión de los factores bióticos y abióticos que modifican el proceso de establecimiento y por ende la dinámica de las poblaciones (Harper 1977, Silvertown y Lovett Doust 1993, Valverde y Silvertown 1997, Valverde et al 1997, Cabrera et al. 1998).

### 5.2 Sobrevivencia y vigor de *Buddleia cordata*

Durante las doce semanas de seguimiento en el invernadero ninguna de las plantas de *Buddleia cordata* murió. Un resultado similar obtuvieron Gray y Spies (1996), quienes reportaron que la sobrevivencia de los estadios iniciales de varias especies arbóreas fue del 100 % cuando las plantas crecieron en condiciones de invernadero. El contraste entre la sobrevivencia de las plantas, en condiciones naturales de un sitio alterado y en condiciones controladas, es alto. La sobrevivencia en el campo fue alrededor de 0.08 a 0.1 % después de dos años de seguimiento (Capítulo III), que contrasta mucho con la sobrevivencia bajo condiciones de invernadero.

Por otro lado, el vigor de las plantas sí presentó modificaciones debidas a las diferencias en la disponibilidad de agua. La pérdida del vigor se debe a una marcada reducción en la capacidad fotosintética de las plantas y a la pérdida de la turgencia de los tejidos vegetales como consecuencia de la falta de agua. En climas con una marcada estacionalidad, donde los periodos de nula disponibilidad de agua y las épocas favorables son eventos separables las plantas presentan una plasticidad morfológica y fisiológica amplia que les permiten hacer frente a las condiciones adversas del medio (Huante 1992, Bassow et al. 1994, Golubov et al. 1999). Sin duda, la falta de agua durante los primeros momentos de vida de una planta dificultan su sobrevivencia (Capítulo II), pero en el caso del tepozán, la dinámica de incrementos y retrogresiones de tamaño junto con un deterioro paulatino forman parte de la estrategia de crecimiento y de permanencia de esta especie en las condiciones heterogéneas de los pedregales.

## Capítulo V

### 1. Conclusiones generales.

La finalidad de este trabajo fue analizar la germinación, el establecimiento, la sobrevivencia y el crecimiento del tepozán, especie definida por Soberón et al. (1991) como posiblemente importante durante la sucesión secundaria del Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) y potencialmente útil para la restauración del mismo. Se espera que los conocimientos generados sirvan para establecer acciones de restauración de las unidades de vegetación alteradas donde se involucre a *Buddleia cordata*, así como para otras áreas semejantes a las que se presentan en el PECM. Las conclusiones más relevantes del trabajo y sus implicaciones se pueden resumir de la siguiente manera:

1. El tiempo de almacenamiento de las semillas de tepozán afectó significativamente la tasa final de germinación de esta especie en condiciones ambientales controladas. Las semillas con más de seis meses de almacenamiento presentaron porcentajes de germinación más altos que aquellas que tenían menos tiempo de almacenamiento.
2. Las semillas de *Buddleia cordata* germinaron rápidamente en condiciones controladas, lo que corresponde a una respuesta típica de especies secundarias que colonizan sitios alterados o inestables con oleadas de germinación y establecimiento.
3. La germinación de las semillas en el invernadero enfatizó la importancia de realizar experimentos de campo o bajo condiciones que simulen las presiones del ambiente. En el invernadero la velocidad de germinación fue inferior a la observada en las cámaras de ambiente controlado y pasaron 30 días antes que todas las semillas de tepozán germinaran.
4. La respuesta germinativa de las semillas de tepozán estuvo afectada por el tipo de suelo, por la frecuencia de riego y por la interacción entre ambos factores.
5. El suelo que favoreció la germinación del tepozán fue el más pedregoso con textura areno-limoso-humifera típico del borde de bosque. Los huecos entre las rocas resultan ser micrositios favorables para la germinación del tepozán. Por el contrario, el suelo del bosque denso que presenta una textura limo-arenosa-humifera limitó la germinación de las semillas del tepozán. Este sustrato, con un mayor grado de intemperización, se compactó fácilmente por el tamaño de sus partículas y dificultó la germinación.
6. El establecimiento de plántulas de *Buddleia cordata* en el invernadero se vio afectado por el paso del tiempo, la disponibilidad de agua, el tipo de suelo y la interacción entre estos factores bajo las condiciones experimentales. La baja disponibilidad de agua provocó la muerte de todas las plántulas que emergieron en ambos tipos de suelo.
7. El hecho de que el suelo del borde de bosque favoreciera la germinación de las semillas pero no fuera el sitio más adecuado para el establecimiento de las plántulas y de que el suelo del bosque denso



dificultara la germinación de las semillas de tepozán y favoreciera el establecimiento y la sobrevivencia de las plántulas implica que los sitios reconocidos como “seguros” (*sensu* Harper 1977) cambian a través del tiempo y en íntima relación con los atributos morfológicos y fisiológicos de las plantas.

8. La época desfavorable del año 1993 (febrero a mayo) provocó la muerte de las plantas de *Buddleia cordata* debido a la falta de agua y las temperaturas extremas. El crecimiento aéreo mostró una enorme variación, seguramente debido a la reducción de la lluvia en más del 40% del promedio anual para la zona.
9. La activación de yemas laterales de algunas plantas de tepozán durante las escasas lluvias del 1993 y parte de 1994 les permitió recuperar su altura inicial. La retrogresión y la activación de yemas laterales para formar ramas es parte del patrón de crecimiento de *Buddleia cordata* en el Ajusco Medio.
10. La retrogresión que presentan algunas plantas de tepozán es una respuesta ante la época desfavorable del año. La raíz resulta ser una estructura de resistencia ante condiciones adversas del medio, sobre todo en las plantas menores de 5 cm de altura en las que más del 70% de la biomasa corresponde a la raíz.
11. Es probable que en la retrogresión y la activación de yemas laterales esté involucrado un proceso de reasignación de energía correspondiente a la plasticidad ecológica de la especie donde el desarrollo de la raíz juega un papel relevante.
12. La sobrevivencia y el crecimiento en condiciones experimentales fueron afectados por el tamaño inicial de las plantas y la frecuencia de riego. La tasa de incremento de la altura, el número de hojas y el número de ramas de las primeras categorías de tamaño del tepozán presentaron una gran variación bajo estas condiciones. Esta capacidad de respuesta ante presiones del medio resulta fundamental para aumentar las probabilidades de sobrevivencia y crecimiento de las plantas en estos estadios.
13. El “tamaño umbral” a partir del cual se reduce la mortalidad de *Buddleia cordata* quizá involucra una compleja interacción entre los diferentes atributos morfológicos y fisiológicos de las plantas que en combinación con las presiones del medio determinan su crecimiento. Dada la importancia que pudiera tener este “tamaño umbral” desde el punto de vista del manejo de plantas de tepozán para la reforestación se requiere continuar con la investigación al respecto.

## 2. ¿Porqué es abundante *Buddleia cordata* en el Ajusco Medio?

Con los conocimientos aportados por este trabajo es posible explicar en parte la gran abundancia de *Buddleia cordata* en los matorrales xerófilos del PECM y en otras áreas semejantes donde se tenía la sospecha de que su presencia se relacionaba con el deterioro del medio debido a las actividades humanas (Rzedowski 1978, González-Espinosa et al. 1991, Cano-Santana y Meave 1996)

*Buddleia cordata* H B K es la especie más ampliamente distribuida en el Valle de México como elemento de la vegetación secundaria de bosques de pino-encino, bosques de encinos, zacatonales, matorrales xerófilos y áreas urbanas entre los 2200 y 3000 m s n m. (Rzedowski y Rzedowski 2001). Los árboles de esta especie son dioicos que miden entre 3 y 20 metros de altura, la arquitectura de su copa es típicamente irregular. Al llegar a su edad reproductiva los árboles de tepozán producen una abundante cantidad de semillas cada año, su periodo de floración y fructificación se presenta entre agosto y febrero de cada año.

Las semillas producidas por esta especie miden en promedio 1.2 mm de largo por 0.4 mm de ancho de modo que son fácilmente dispersadas por el viento. No se conoce el radio de dispersión de las semillas de esta especie, pero podemos suponer que depende principalmente de la dirección e intensidad de los vientos dominantes. La dispersión permite que las semillas arriben a diferentes sitios, tan heterogéneos como los del pedregal y además se almacenen en el banco de semillas del suelo. Parece ser que las semillas presentan bajos contenidos de humedad al dispersarse y en años particularmente secos, un porcentaje de semillas tienen diferentes grados de latencia innata. Esto permite que las semillas permanezcan latentes en el suelo hasta la llegada de la temporada de lluvias, aunque no se sabe cuánto tiempo dura su viabilidad ecológica y potencial (Vázquez-Yanes et al. 1997)

Ya en el suelo, las semillas responden con una germinación rápida y un establecimiento masivo ante el incremento o la modificación de algunos factores ambientales, principalmente la disponibilidad de agua, sobre todo después de un disturbio, que es cuando se abren espacios libres de competencia y en años particularmente lluviosos. Las variaciones diurnas y anuales de la temperatura y de la humedad del suelo y del aire durante los meses secos, vuelven particularmente intenso el filtro poblacional del tepozán durante sus etapas tempranas. A pesar de ello una cierta proporción (menos del 1%) de las plantas de tepozán que emergieron pueden reclutarse a categorías de tamaño mayores. Aquí nuevamente adquieren relevancia las características bióticas y abióticas de los micrositios, ya que permiten no sólo una emergencia masiva de plántulas, sino una emergencia y ocupación diferencial del espacio, es decir, puede haber plántulas dentro de las grietas, entre los huecos de las rocas sobre todo con pequeñas acumulaciones de materia orgánica intemperizada; estos micrositios se convierten en sitios seguros para el tepozán en los matorrales xerófilos.

De los millones de semillas que llegan al suelo, miles de plantas pueden emerger y cientos de ellas pueden crecer a categorías de tamaño mayores, pero durante las etapas tempranas el crecimiento tanto de la parte aérea y subterránea presenta una gran plasticidad fisiológica y morfológica.

Durante el proceso de retrogresión (muerte del ápice dominante) y la activación de yemas laterales al parecer existe una reasignación de biomasa a la raíz, sobre todo en plantas entre los 2 y 6 cm de altura; esta respuesta de plasticidad morfofisiológica involucra a la raíz que funje como una estructura de resistencia ante condiciones adversas del medio. La retrogresión y la activación de yemas laterales ocurre durante varios años hasta que las plantas adquieren un cierto “tamaño umbral”, después del cual la tasa de sobrevivencia se incrementa y la pérdida de altura deja de ser relevante

En el campo se observó que algunas plantas alcanzaron un tamaño umbral a partir del cual su crecimiento y sobrevivencia aumentó considerablemente (Fig III.2), sin embargo, falta por indagar cuánto tiempo se quedan las plantas de tepozán en los estadios iniciales antes de alcanzar este tamaño umbral y cuánto tiempo pasan en las demás categorías de tamaño antes de alcanzar su edad reproductiva, sobre todo considerando que habitan en un sistema ambiental tan heterogéneo como los matorrales xerófilos y las áreas perturbadas donde la disponibilidad de recursos varía a lo largo del año

El tepozán alcanza su edad reproductiva entre los 2 y 3 años, cuando se incorpora como semilla dentro de la rehabilitación de áreas verdes urbanas (P. Mendoza-Hernández *datos no publicados*), mientras que en condiciones naturales no alteradas pueden tardar entre 5 y 7 años. En este trabajo se observó que en condiciones alteradas donde inicialmente había más de 1500 plantas dentro del borde de bosques sólo sobrevivieron tres plantas, después de siete años de las cuales ninguna ha producido semillas

Todo lo anterior explica la abundancia e importancia de *Buddleia cordata* en los matorrales xerófilos del sur de la Ciudad de México y en otros sistemas naturales donde las perturbaciones humanas o causadas por eventos climáticos favorecen su establecimiento, sobrevivencia y crecimiento diferencial

### 3. ¿Podemos utilizar a *Buddleia cordata* durante las labores de restauración del Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) y como parte de programas de reforestación?

Con los datos aportados por este trabajo se puede considerar a esta especie como potencialmente útil durante las labores de restauración de ecosistemas como los matorrales xerófilos o sitios alterados del bosque de pino, pino-encino, encinares, matorrales y aún dentro de áreas urbanas. Se sabe que la colecta, limpieza y almacenamiento de las semillas de esta especie no presenta mayores problemas. Esta es una de las primeras actividades que deben realizarse para mantener germoplasma de diferentes años, ya que al parecer las semillas de tepozán presentan efectos maternos influenciados por los años lluviosos o secos (A. Orozco Segovia *com. pers.*). El almacenamiento de las semillas no necesita condiciones muy sofisticadas; con sólo conservarlas en bolsas de papel o en frascos de vidrio dentro de lugares secos y frescos las semillas mantienen su viabilidad. Con las semillas almacenadas y los frascos etiquetados por localidad y fecha de colecta se puede tener gran cantidad de material a propagar. El sustrato para producir plantas debe ser una mezcla de tres partes de tezontle por una parte de suelo negro. Pueden usarse otros sustratos pero debe recordarse que el suelo que más favoreció la germinación del tepozán fue el areno-limoso-arcilloso (70% arenas, 20% limos y 10% arcilla). No deben usarse

sustratos con demasiada arena ya que durante el establecimiento de las plántulas los suelos suaves y con mayor contenido de materia orgánica garantizan su crecimiento y sobrevivencia

Como se recordara, la raíz juega un papel fundamental durante el crecimiento y sobrevivencia del tepozán, de tal manera que será mejor usar envases largos y ligeramente anchos donde el tejido pueda desarrollarse sin problema. En el caso del PECM la propagación de plantas de tepozán debe hacerse en el vivero y con las semillas colectadas en el parque. Las plantaciones de tepozanes pueden ser puras, es decir, la totalidad de plantas a incluir en un área serán tepozanes o esta especie puede formar parte de una mezcla de especies útiles dentro de los programas de reforestación con especies nativas. Será recomendable dar seguimiento mensual a las plantaciones con la finalidad de evaluar su desempeño.

Será fundamental es tener un banco de germoplasma de esta especie y de muchas otras especies que producen semillas en el parque. Con las semillas será posible diseñar ensayos de propagación directamente en el campo mediante el voleo de las mismas. Definitivamente será más complicado dar seguimiento a la germinación, establecimiento y crecimiento de los tepozanes en el campo, a través del método del voleo, porque nunca sabremos si las plantas se originaron de semillas que ya estaban en el suelo, de las que llegaron por la lluvia de semillas de cada año o por las que se incorporaron manualmente, sin embargo, lo que se busca es que haya emergencia y reclutamiento de plantas

Una sugerencia antes de incorporar semillas de tepozán en lugares del PECM donde se quiera favorecer su presencia es que se remueva ligeramente la parte superficial del suelo. Esto se puede hacer a través de movimientos de rocas y deshierbes, sobre todo de gramíneas o de algunas otras especies que se comporten como ruderal. Como nunca será rentable ni lógico incorporar un sistema de riego en el pedregal para regar las semillas después del voleo, la liberación de semillas al sitio se debe hacer un mes antes del inicio de la época de lluvias y arrojándolas en lugares como pequeñas grietas o micrositios donde la insolación no sea fuerte durante las primeras horas del día y donde quizá el suelo y el agua se acumulen

Ya sea a través de semillas o a través de la reforestación, la importancia de incorporar tepozanes en las áreas alteradas es porque es una especie facilitadora. De acuerdo con Parrotta et al. (1997) las plantaciones con especies nativas se convierten en un catalizador de la sucesión vegetal dentro de áreas alteradas. El tepozán es una de las pocas especies arbóreas que entran rápidamente después de las perturbaciones en el Valle de México, la presencia de esta especie como elemento pionero u oportunista provoca cambios microambientales como acumulación de materia orgánica, incremento de la humedad del suelo, reducción y menor variación de la temperatura del aire y del suelo, que resultan favorables para el establecimiento y sobrevivencia de otras especies tardías de la sucesión. Los atributos morfofisiológicos del tepozán como la retrogresión, la activación de yemas laterales y la plasticidad de su crecimiento le permiten resistir condiciones limitantes de nutrientes y agua, además de amortiguar las condiciones extremas de medios alterados (Pozos 1991, Cabrera et al. 1998)

Bajo manejo, el tepozán crece rápidamente, puede mantenerse con un porte herbáceo por un año, a los dos años puede alcanzar una talla de 1.5 metros (P. Mendoza-Hernández *datos no publicados*). Pudiera ser que en suelos fuertemente alterados donde la cubierta vegetal fuera nula, por ejemplo en suelos de origen antrópico como los rellenos sanitarios o dentro de parques urbanos, incorporar densidades grandes de semillas de tepozán puede asegurar una cubierta vegetal que se desarrolle rápidamente.

Las plantas de tamaños entre 10 y 20 cm ya tienen una cobertura que genera condiciones microambientales que pueden resultar más favorables para la germinación y establecimiento de otras especies tardías de la sucesión. Se sabe que la diferencia de temperatura, humedad y disponibilidad de nutrientes debajo de plantas pioneras y en torno a ellas puede ser notable, en comparación con los sitios abiertos donde no hay cobertura vegetal (Kellman y Kading 1992, Ruiz 1996).

Los tepozanes producen una buena cantidad de hojarasca, sobre todo cuando se provoca artificialmente la muerte del ápice o ramas a través de podas. Se sabe que las hojas y los tallos jóvenes tienen un aceptable valor nutricional ya que en algunas partes del país se usan las como alimento alternativo de ganado vacuno y lanar (Morfin et al. 1995). Esta especie tiene gran importancia dentro de la dieta del chapulín (*Sphenarium purpurascens*) como parte de la estructura trófica del sistema del Pedregal de San Ángel (Cano-Santana 1994) y para otras interacciones bióticas (Oyama et al. 1994). Además del chapulín, el tepozán es visitado por otros organismos ya que en su copa pueden alimentarse, reproducirse, cazar, resguardarse, perchar, obtener polen y néctar, establecer sus pupas o descansar. Todo lo anterior, lejos de significar un problema de plagas, resulta un atributo ecológico de gran relevancia ya que fomenta las interacciones bióticas.

Dado su patrón de crecimiento, el tepozán nunca tiene un tallo recto, perfectamente formado, siempre presenta grandes cúmulos de tejidos a manera de tumores y además tallos torcidos que recuerdan que el ápice dominante murió para dar paso a la activación de yemas laterales o basales.

Para varios sectores de la sociedad el tepozán resulta una plaga o un estorbo y además no resulta atractivo como planta de ornato, sin embargo su belleza radica en los grandes beneficios que puede tener usar correctamente sus atributos ecológicos dentro de programas de reforestación y restauración. Desde luego que el tepozán no es la varita mágica que resolverá todos los problemas de deterioro del país, es sólo una especie más, de las muchas que tenemos en diferentes tipos de ecosistemas y que deben ser usadas correctamente (Vázquez-Yanes y Batis 1996, Vázquez-Yanes et al. 1997, Allen 1999).

De acuerdo con Vázquez-Yanes y Batis (1996) las especies nativas potencialmente útiles para la restauración deben cumplir con ciertas condiciones para que su propagación y uso no se convierta en un problema a corto y mediano plazo. Parece ser que el tepozán cumple con muchas de estas características ya que es fácil de propagar, crece relativamente rápido, favorece las interacciones bióticas, puede ser utilizada como planta medicinal, como leña y para elaborar mangos de herramientas y desde luego como forraje alternativo, se propaga rápidamente y es una especie nativa del Valle de México (Rzedowski y Rzedowski 2001).

## Referencias bibliográficas.

- Aguilar, A., E. Ezcurra, T. García, M. Mazari, e I. Pisanty. 1995. The basin of Mexico. *En* J Kasperson; R. Kasperson B. Tuner [eds.], *Regions of Risk: Comparison of Threatered Enviroments*. United Nations, 304-366. University Press, New York, NY.
- Alvarez del C. 1987. La vegetación de la Sierra del Ajusco. Cuaderno de Trabajo No 33 INAH.
- Alvarez-Buylla, E. 1994. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forest: matrix models and applications to a tree species. *American Naturalist* 43: 155-191
- Alvarez-Buylla, E y M Martínez-Ramos. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a netropical pionner tree: an evaluation of the climax-pionner paradigm for tropical rain forest. *Journal of Ecology* 80:275-290.
- Allen, F. M. 1999. La Micorriza y las rehabilitaciones de suelos áridos perturbados: procesos y prácticas. *En*: Orellana, R., Escamilla, A J y Larqué-Saavedra, A. [eds]. *Ecofisiología vegetal y conservación de recursos genéticos*. Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C., 151-165
- Augsburger, C. K y K C Kelly. 1984. Phatogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia* 61: 221-217
- Augsburger, K. C. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gap, and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712.
- Barradas, L. V. 1994. Instrumentación biometeorológica. Ediciones Científicas Universitarias, UNAM. Fondo de Cultura Económica, México.
- Baskin, C. C. y J.M. Baskin. 1998. *Ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination*. Academic Press, Nueva York
- Bassow, S. L., K. D. M. McConnaughay y F. A. Bazzaz. 1994. The response of temperate tree seedling grown in elevated CO<sub>2</sub> to extreme temperature events. *Ecological Applications* 4: 593-603
- Batista, B. W., J.W. Platt y E.R. Macchavelli. 1998. Demography of a shade-tolerant tree (*Fagus grandifolia*) in a hurricane-disturbed forest. *Ecology* 79: 38-53.
- Bazzaz, F. A. 1991. Regeneration of tropical forest: physiological responses of pioner and secondary species. *En* Gómez-Pompa, A., T.C. Whitmore y M. Hadley [eds.], *Man and The Biosphere Series*. 175-200, UNESCO, Paris & The Parthenon Publishing Group Reino Unido
- Bazzaz, F. A. y S.T.A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 287-310
- Bazzaz, F. A. y J.L. Harper. 1977. Demographic analysis of the growth of *Linum usitatissimum*. *New Phytology* 78: 193-208.

- Bewley, J. D. y M. Black 1982. Physiology and biochemistry of seed: viability, dormancy and environmental control. Springer-Verlag, Berlin.
- Bidwell, R. G. S. 1979. Plant physiology. MacMillan Publishig Nueva York. 247-623 pp.
- Bonfil, C. 1995. Establecimiento, sobrevivencia y crecimiento de plántulas de dos especies de encinos en el Ajusco D.F. *Reporte Científico No 15*, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León, México.
- Bonfil, C. 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* y *Quercus laurina* (Fagaceae). *Americal Journal of Botany* 85: 79-87
- Bonfil, C. y J. Soberón. 1999. *Quercus rugosa* seedlings dynamics in relation to its re-introduction in a disturbed Mexican landscape. *Applied Vegetation Science*, 2: 189-200.
- Bradbeer, W. J. 1992. Seed dormancy and germination. Blackie Academic & Professional, Oxford.
- Bradshaw, A. D. 1987. The reclamation of derelict land and the ecology of ecosystems. En Jordan, W. R., M. E. Gilpin y D. J. Aber [eds.], Restoration Ecology: a synthetic approach to ecological reserach, Cambridge University Press, Cambridge.
- Bradshaw, A. D. 1995. Restoration Ecology as a Science?. *Restoration Ecology* 3: 71-73
- Brokaw, N. V. L. 1985. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forests. En Pickett, S. T. A. y P. S. White [eds.], The Ecology of natural disturbace and patch dynamics. 53-68, Academic Press, Nueva York NY.
- Buckland, M. S., P. J. Grime, G. J. Hodgson y K. Thompson. 1997. A comparison of plant responses to the extreme drought of 1995 in northern England. *Journal of Ecology* 85: 875-882.
- Cabrera, G. L. 1995. Ecología comparativa de dos comunidades de aves en un bosque templado del Ajusco Medio, Distrito Federal. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Cabrera, L., P. Mendoza, V. Peña, C. Bonfil y J. Soberón. 1998. Evaluación de una plantación de encinos (*Quercus rugosa* NEE) en el Ajusco Medio, Distrito Federal. *Agrociencia* 32: 149-155.
- Cano-Santana, Z. 1994. La Reserva del pedregal como ecosistema: estructura trófica. En Rojo, A [ed.], Reserva Ecológica del Pedregal de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo, 149-158, Universidad Nacional Autónoma de México, México D F.
- Cano-Santana, Z. y J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias* 41: 58-68
- Caswell, H. 1989. Matrix population models. Construction analysis and interpretation. Sinauer Associates, Inc Publishers. Sunderland, Massachusetts.
- Cervantes, G. V. 1996. La reforestación en la montaña de Gucriero: una estrategia alternativa con leguminosas nativas. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Clark, B. D. 1990. The role of disturbance in the regeneration of neotropical moist forest. En Bawa, K.S. y M. Hadley [eds.], Reproductive ecology of tropical forest plants 291-312pp., UNESCO, Man and The Biosphere Series. Reino Unido.

Clark, D. B. y D.A. Clark 1985 Seedling dynamics of a tropical tree: Impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology* 66:1884-1892.

Connell, H.J. y R.O. Slatyer. 1977 Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 982:1119-1144.

Cornelissen, C. H. J.; P. Castro-Díez y R. Hunt 1996. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *Journal of Ecology*, 84: 755-765

Chazdon, R. y N. Fetcher 1984. Light environment of tropical forest. En Medina, E.; H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes [eds.], Physiological Ecology of Plant of the Wet Tropic, 27-36, La Haya Costa Rica.

Cheplick, G. P. 1996. Do seed germination patterns in cleistogamous annual grasses reduce the risk of sibling competition? *Journal of Ecology* 84: 247-255

De Kroon, H. y F. Schieving 1990 Resource partitioning in relation to clonal growth strategy. En van Groenendael, J. y H. de Kroon [eds.], Clonal growth plant: regulation and function, 113-130, Academic Publishing Holanda

Del Amo, S. y A. Gómez-Pompa 1985. Algunos aspectos de la influencia de la luz sobre el crecimiento de estados juveniles de especies primarias. En Gómez-Pompa, A. y Del Amo, S. [eds.], Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, México. 79-92. INEREB, México.

*Diario Oficial de la Federación*: 28 de junio de 1989 México D.F., pp 31-38

Elizalde, L. C. L. 1996 Estudio sobre la germinación y plantación de dos especies útiles en la recuperación de suelos: *Buddleia cordata* y *Nicotiana glauca*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Eriksson, O. y J. Ehrlén 1993. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* (Heidelberg) 9: 360-364

Ernest, W. H. O. 1993. Population dynamics, evolution and environment adaptation to environmental stress. En Fowden, L., T. Mansfield, y J. Studdart. [eds.], Plant Adaptation to Environment Stress, 19-44 pp., Chapman & Hall. London.

Evans, S. A. y J. Cabin. 1995. Can dormancy affect the evolution of post-germination traits? The case of *Lesquerella fendleri*. *Ecology*, 76: 344-346.

Ezcurra, E. 1991 De las Chinampas a la megalópolis. Fondo de Cultura Económica. México

Ezcurra, E., M. Mazari, I. Pisanty y G.A. Aguilar. 1999 *The Basin of Mexico* United Nations University Press



- Forget, M. P. 1997. Effect of microhabitat on seed fate and seedling performance in two rodent-dispersed tree species in rain forest in French Guiana. *Journal of Ecology*, 85: 693-703
- Foster, H.L. y P.L. Marks. 1987. Stem dynamics of the shrub *Alnus incana ssp rugosa*: transition matrix models. *Ecology*, 68: 1234-1242
- Fowler, N. 1987. The effects of environmental heterogeneity in space and time on the regulation of population and communities. *En* Davy, J.A., M.J. Hutchings y A.R. Watkinson [eds.], *Plant Population Ecology* 249-270 pp., Blackwell Scientific Publications, Londres
- Fowler, N. 1988. What is a safe site?: neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology* 69: 947-961.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. *Instituto de Geografía*, UNAM México 252p
- García-Oliva, F y Maass, M.J.M. 1990. Consideraciones a las prácticas de conservación de suelos en zonas tropicales. *Revista de Difusión Científica, Tecnológica y Humanística* 1(2), 11-18 pp.
- Garnier, E. 1992. Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species. *Journal of Ecology*, 80: 665-675.
- Gill, S. D. y Marks, L. P. (1991). Tree and shrub seedling colonization of old fields in Central New York. *Ecological Monographs*, 61: 183-205
- Gleason-Lewin, D., R.K. Peet y T.T. Veblen. 1992. *Plant succession. Theory and prediction.* Chapman & Hall, Londres
- Golubov, J., M.D.C. Mandujano, M. Franco, C. Montaña, L.E. Eguiarte y J. Lopez-Portillo. 1999. Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (honey mesquite). *Journal of Ecology*, 87: 955-962.
- González, H. B. 1996. Estudio florístico y de vegetación de la Reserva Ecológica Lomas del Seminario, Ajusco. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- González-Espinosa, M., P.F. Quintana-Ascencio, N. Ramírez-Marcial y P. Gaytán-Guzmán. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forest in the highlands of Chiapas, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2: 351-360.
- González-Kladiano, V y F. Camacho-Morfin. 1994. Avances en la propagación de cuatro especies presentes en el Pedregal de San Angel D.F. *En* Rojo, A. [ed.], *Reserva Ecológica del Pedregal de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo*, 403-410. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Gray, N. A. y A.T. Spies. 1996. Gap size, within-gap position and canopy structure, effects on conifer seedling establishment. *Journal of Ecology*, 84: 635-645

- Gray, N. A. y A. T. Spies. 1997. Microsite controls on tree seedling establishment in conifer forest canopy gaps *Ecology*, 78: 2458-2473.
- Grime, J. P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons. Nueva York
- Grime, J.P. y R. Hunt. 1975. Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora *Journal of Ecology*, 63: 393-422
- Grubb, P. G. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche *Biological Review*, 52: 107-145
- Grubb, P. J. 1986. The ecology of establishment. En Bradshaw, A. D., D. A. Goode y E. Thorpe. [eds.], *Ecology and Landscape Design*, 124-165pp, Blackwell Scientific Publication, Oxford
- Grubb, P. J. 1992. A positive distrust in simplicity lessons from plant defenses and from competition among plants and among animals *Journal of Ecology* 80: 585-610.
- Grubb, P. J., G. W. Lee, J. Kollmann y B. J. Wilson. 1996. Interaction of irradiance and soil nutrient supply on growth of seedlings of ten European tall-shrub species and *Fagus sylvatica*. *Journal of Ecology* 84: 827-840
- Gutterman, Y., S. Shem-Tov y S. Gozlan. 1998. The effect of post-maturation temperatures and duration on seed germinability of *Plantago coronopus* occurring in natural populations in the Negev Desert highlands, Israel *Journal of Arid Environments*, 38: 451-463
- Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, Londres Reino Unido UK.
- Harper, J. L. y J. White. 1974. The demography of plants *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5: 419-463.
- Hartnett, D. C. y F. A. Bazzaz. 1985. The genet and ramet population dynamics of *Solidago canadensis* *Ecology*, 64:779-788
- Hendry, G. A. F. y J. Grime. 1993. Methods in comparative plant ecology. Chapman & Hall
- Hernández, A.M. 1997. Crecimiento y reproducción de *Vanilla planifolia* (ORCHIDACEAE) en Usila, Oaxaca. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México
- Hobbs, R. J. y D. A. Norton. 1996. Towards a conceptual framework for restoration ecology *Restoration Ecology*, 4: 93-110.
- Horn, N.S. 1974. The ecology of secondary succession. *Annual Review Ecological System.* 5: 25-37.
- Howe, H.F. 1990. Survival and growth of juvenile *Viola surinamensis* in Panama: effects of herbivory and canopy closure. *Journal of Tropical Ecology*, 6: 259-280.
- Huante, P.P. 1992. Mecanismos de captura de recursos de plántulas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco. Facultad de Ciencias, UNAM, México.

- Hubbell, S.P. y R.B. Foster 1986. Biology, chance history and the structure of tropical rain forest tree communities. En: Diamond, J y T.J. Case [eds.], *Community Ecology*, 314-340pp. Harper & Row, Nueva York.
- Hueneke, F. L. y L.P. Marks 1987. Stem dynamics of the shrub *Alcanus incana*: transition matrix models. *Ecology*, 68: 1234-1242
- Hutchings, M.J. y I.K. Bradbury. 1985. Some ecological perspectives on clonal perennial plants. *Bioscience*, 36: 178-182.
- Iriarte, S. 1987. Análisis del crecimiento y la plasticidad fenotípica de plántulas de tres especies arbóreas de una selva alta perennifolia. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México
- Jackson, L.L., N. Lopoukhine y D. Hillyard 1993. Commentary ecological restoration: a definition and comments. *Restoration Ecology*, 2: 71-75.
- Jones, H.R., P.B. Allen y R.R. Sharitz. 1997. Why do early-emerging tree seedlings have survival advantages?: a test using *Acer rubrum* (Aceraceae). *American Journal of Botany*, 84: 1714-1718
- Jones, H.R. y R.R. Sharitz 1998. Survival and growth of woody plant seedlings in the understorey of floodplain forest in South Carolina. *Journal of Ecology*, 86: 574-587.
- Jones, M. 1985. Modular demography and form in silver birch. En White, J. *Studies on plant demography: a Festschrift for John L. Harper.*, 223-237pp. Academic Press, Londres.
- Jordan III, W. R., M. Gilpin y D. Aber 1987. *Restoration Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Katajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical tree. *Oecologia*, 98: 419-428
- Keddy, P.A. 1981. Experimental demography of the sand dune annual, *Cakile edentula*, growing along an environmental gradient in Nova Scotia. *Journal of Ecology*, 69: 615-630.
- Kellman, M. y M. Kading. 1992. Facilitation of tree seedling establishment in a sand dune succession. *Journal of Vegetation Science*, 3: 679-688
- Kendall, E. B. 1998. Estimating the magnitude of environmental stochasticity in survivorship data. *Ecological Applications*, 8: 184-193.
- Krebs, I.C. 1985. *Ecología: estudio de la distribución y abundancia*. Harla, México
- Leishman, M. y M. Westoby. 1994. The role seed size in seedling establishment in dry soil conditions-experimental evidence from semi-arid species. *Journal of Ecology*, 82: 249-258
- López-Barrera, F. 1998. Germinación establecimiento temprano de *Quercus rugosa* y sus implicaciones en la rehabilitación de hábitats pinarizados en los Altos de Chiapas, México. Facultad de Ciencias, UNAM, México

- López-Mata, L. 1994. Sobrevivencia y causas de mortalidad de plántulas de *Quercus* y *Carya* en un bosque decídúo de North Carolina, USA. VI Congreso Latinoamericano de Botánica, Mar del Plata.
- Luken, O. J. 1990. Directing Ecological Succession. Chapman and Hall, Londres.
- Maass, J.M., C. Jordan y J. Sarukhán. 1988. Soil erosion and nutrient losses in seasonal tropical agroecosystems under various management techniques. *Journal of Applied Ecology*, 25: 595-607.
- Maillette, L. 1982. Structural dynamics of silver birch. I. the fates of buds. *Journal Applied Ecology*, 19: 203-218.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En Gómez-Pompa A. y S. del Amo [eds.], Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México Vol II., 191-239 pp., INEREB, México.
- Martínez-Ramos, M., E. Alvarez-Buylla, D. Piñero y J. Sarukhán. 1988. Treefall age determination in a tropical forest: its uses in the study of gap dynamics. *Journal of Ecology*, 76: 700-716.
- Mendoza-Ochoa, A.E. 1994. Demografía e integración clonal en *Reinhardtia gracilis*, una palma tropical. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Meyer, N.E. 1973. The genus *Buddleia* in north America. En Bailey, L.H. [ed.], Hortorium of The New York, 47-103pp., College of Agriculture and Life Science, University Ithaca, Nueva York.
- Miles, J. 1987. Vegetation succession: past and present perceptions. En Gray, A.J., M.J. Crawley y P.J. Edwards [eds.], Colonization, Succession and Stability, 1-29pp., Blackwell, Oxford.
- Molofsky, J. y B.L. Fisher. 1993. Habitat and predation effects on seedling survival and growth in shade-tolerant tropical trees. *Ecology*, 74: 261-265.
- Morfín, C.D., T.J. Nahed, P.L. Soto, F.G. Jimenez, G.S. Ochoa y D.C. Grande. 1995. Evaluación del potencial forrajero del género *Buddleia* en la región de los Altos de Chiapas. Colegio de la Frontera Sur, Chiapas, México.
- Nieto de Pascual, P.C. 1987. Análisis estructural de las comunidades forestales de la Sierra del Ajusco, México. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Noble, J.C. y C. Marshall. 1983. The biology of plants with clonal growth. II. nutrient strategy and modular physiology of *Carex arenaria*. *Journal of Ecology*, 71: 865-877.
- Oksanen, L. 1993. Plant strategies and environmental stress: a dialectic approach. En Fowden, L., T. Mansfield y J. Stoddart [eds.], Plant Adaptation to Environmental Stress. Chapman and Hall Londres, 313-333 pp.
- Olf, H., M.D. Peggel, van M.J. Grootendaal y P.J. Bakker. 1994. Germination strategies during grassland succession. *Journal of Ecology*, 82: 69-77.

- Oyama, K.; Cano-Santana, Z. y Careaga, S. 1994. Estudios sobre la interacción herbívoro-planta en el pedregal de San Ángel. D.F. En Rojo, A. [ed.], Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel: Ecología. Historia Natural y Manejo, 301-322, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Parrotta, A.J.; Turnbull W.J. y Jones N. 1997. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forestry Ecology and Management* 99:1-7.
- Pearcy, R. W., J. Ehleringer, H.A. Mooney y P.W. Rundel 1994. *Plant physiology ecology*. Chapman & Hall Londres
- Pedersen, S. B. 1998. The role of stress in the mortality of midwestern oaks as indicated by growth prior to death. *Ecology* 79: 79-93.
- Peet, K. R. 1992. Community structure and ecosystem function. En Glenn-Lewin, C. D., K. R. Peet y T. T. Veblen [eds.], *Plant Succession: theory and prediction*, 103-151 pp., Chapman & Hall, Londres.
- Peet, K. R. y L.N. Christensen. 1980. Succession: a population process. *Vegetatio*, 43: 131-140
- Pickett, S. A. T. y P.S. White. 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press. Orlando 320pp.
- Pickett, S. A. T.; Kolasa, J.; Armesto, J. y Collins, S. L. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical level. *Oikos* 54:129-136
- Piñero, D., M. Martínez-Ramos y J. Sarukhán. 1984. A population models of *Astrocarium mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology*, 72: 977-991
- Pozos, H. A. B. 1991. Relaciones hídricas internas en *Senecio praecox* D. C. y *Buddleia cordata* H. B. K. de la Reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México
- Prichett, L. W. 1986. Suelos forestales, propiedades, conservación y mejoramiento. Limusa, México.
- Pyke, D. A. y J. N. Thompson 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology*, 67: 240-245
- Reid, M. D., D. F. Beall y P. R. Pharis. 1991. Environmental cues in plant growth and development. En Bidwell, S. G. R. y C. F. Steward [eds.], *Plant Physiology A Treatise: Growth and Development*, Academic Press, Inc. Georgia
- Romme, H. W. y H. D. Knight. 1981. Fire frequency and subalpine forest succession along a topographic gradient in Wyoming. *Ecology*, 62: 319-326
- Ruiz-Amato, L. C. 1996. Microsucesión bajo dos especies (*Setum oxipetalum* y *Buddleia cordata*) indicadoras de distintos estadios serales en el Ajusco Medio. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias UNAM, México

- Rykiel, E. J. 1985. Toward a definition of ecological disturbance. *Australian Journal of Ecology*, 10: 361-365
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa
- Rzedowski, J. 1994. Vegetación del Pedregal de San Ángel, Distrito Federal México. *En Rojo*. A [ed.], Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo, 9-65. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Rzedowski, J. y G. Rzedowski. 1985. Flora fanerogámica del Valle de México. *Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, I.P.N.
- Rzedowski, J. y G. Rzedowski. 2001. Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C. y CONABIO, Pátzcuaro, Michoacán México, 546-549 pp.
- Sánchez, A. M. J. 1978. La comunidad "el capulín" como parte del problema de conservación de la Sierra del Ajusco, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Sánchez-Coronado, M. E. 1993. Estudio experimental de las etapas tempranas de siete especies del género *Piper* L. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Sarukhán, J. y J.L. Harper. 1973. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus*, L. and *R. acris* L. 1. Population flux and survivorship. *Journal of Ecology*, 63: 675-716.
- Schutz, W. 1997. Are germination strategies important for the ability of cespitose wetland sedges (*Carex*) to grow in forest? *Canadian Journal Botany*, 75: 1692-1699.
- Silvertown, J. y B. Smith. 1989. Mapping the microenvironment for seed germination in the field. *Annals of Botany*, 63: 163-167.
- Silvertown, J. y D. Gordon. 1989. A framework for plant behaviour. *Annals Review Ecological System*, 20: 349-366.
- Silvertown, J. y J. Lovett-Doust. 1993. Introduction to plant population biology. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty y A. Mendoza. 1993. Comparative plant demography—relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*, 81: 465-476.
- Smith, H. 1990. Signal perception differential expression within multigene families and the molecular basis of phenotypic plasticity. *Plant Cell and Environment*, 13: 585-594.
- Soberón, J., R. de la Maza, A. Hernández, C. Bonfil, S. Careaga, J. Gamboa de Buen, H. García y G. Espinosa. 1991. reporte técnico final del primer año del proyecto "Restauración Ecológica de Lomas del Seminario". *Centro de Ecología*, UNAM y Coordinación General de Reordenación Urbana y Protección Ecológica, DDF, México.
- Stearns, C. S. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford.

- Steven, de D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth *Ecology*, 72: 1076-1088.
- Streng, R. D., S.J. Glitzenstein, y A.P. Harcombe. 1989. Woody seedling dynamics in an east Texas floodplain forest *Ecological Monographs*, 59: 177-204.
- Thompson, K. 1987. The resource ratio hypothesis and the meaning of competition. *Functional Ecology*, 1: 297-315.
- Valverde, T. 1988. Germinación de algunas especies pioneras de dunas costeras del Golfo de México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Valverde, T. 1992. Historia de vida de *Schizachyrium scoparium* var. *littoralis* en diferentes microambientes de dunas costeras. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Valverde, T., I. Pisanty y E. Rincón. 1997. Growth response of six tropical dune plant species to different nutrient regimes. *Journal of Coastal Research*, 13: 497-505.
- Valverde, T. e I. Pisanty. 1999. Growth and vegetative spread of *Schizachyrium scoparium* var. *littoralis* (Poaceae) in sand dune microhabitats along a successional gradient. *Canadian Journal Botany*, 77: 219-229.
- Valverde, T. y J. Silvertown. 1995. Spatial variation in the seed ecology of a woodland herb *Primula vulgaris* in relation to light environment. *Functional Ecology*, 9: 942-950.
- Valverde, T. y J. Silvertown. 1997. A metapopulation model for *Primula vulgaris*, a temperate forest understorey herb. *Journal of Ecology*, 85: 193-210.
- van der Maarel. 1992. Regeneration and community structure. En Glenn-Lewin, C.D., K.R. Pect y T.T. Veblen. [eds.]. *Plant Succession: theory and prediction*, 103-151pp., Chapman & Hall, Londres.
- van der Valk, G. A. 1992. Establishment, colonization and persistence. En Glenn-Lewin, C.D., K.R. Pect y T.T. Veblen [eds.], *Plant Succession: theory and prediction*, 60-92pp., Chapman & Hall Londres.
- Vázquez-Yanes, C. y A. I. Batis. 1996. La restauración de la vegetación. *Ciencias*, 43: 16-23.
- Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1982. Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree *Heliocarpus donnell-smithii* in response to diurnal fluctuation of temperature. *Physiology Plant*, 56: 295-298.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1987. Light gap detection by the photoblastic seeds of *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* two tropical rain forest trees. *Biology Plant* 29: 234-238.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1990. Ecological significance of light controlled seed germination in two contrasting tropical habitats. *Oecologia*, 83: 171-175.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco, M. Rojas, M.E. Sánchez y V. Cervantes. 1997. La reproducción de las plantas: semillas y meristemos. *La Ciencias para Todos*, 157, México.

- Veenendaal, M. E., D.M. Swaine, K.V. Agyeman, D. Blay, K.I. Abcobrese. y E.C. Mullins. 1995 Differences in plant and soil water relations in and around a forest gap in West Africa during the dry season may influence seedling establishment and survival. *Journal of Ecology*, 83: 83-90.
- Velázquez, A. 1993 Man-made and ecological habitat fragmentation: study case of the Volcano rabbit (*Romerolagus diazi*). *Z. Säugetierkund*, 58: 54-61
- Velázquez, A. 1994 Distribution and population size of *Romerolagus diazi* on El Pelado Volcano Mexico. *Journal of Mammalogy*, 73: 743-749.
- Vleeshouwers, M. L., J.H. Bouwmeester y M.C. Karssen 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology*, 83: 1031-1037
- Watkinson, A.R. 1988. Variation in the performance of individual in plant populations. *En* Davy, A.J., M.J. Hutchings y A.R. Watkinson, [eds ], *Plant population Ecology*, 393-412pp., Blackwell Scientific Publications, Londres.
- White, E. S., C.M. Reyes, R.J. Ortega y S. Jr. Valastro. 1990 El Ajusco: geomorfología volcánica y acontecimientos glaciales durante el pleistoceno superior y comparación con las series glaciales mexicanas y las de las Montañas Rocallosas. *Instituto Nacional de Antropología e Historia*, México D.F.
- Wilson, B.T. y F.T. Witkowski. 1998 Water requirements for germination and early seedling establishment in four African savanna woody plant species. *Journal of Arid Environments*, 38: 541-550
- Wilson, S.D. y D. Tilman 1991 Components of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. *Ecology*, 72: 1050-1065
- Zavala, H.A. 1986 Introducción al enfoque multivariado en estudios de vegetación. Cuadernos de Divulgación INEREB, Xalapa, Veracruz, México 57pp.



## Apéndice A

### *Microclima de las unidades de vegetación del PECM*

Evaluar las variaciones diurnas y estacionales de un ambiente determinado permite reconocer los factores del medio que limitan o favorecen la abundancia y distribución de los organismos (Krebs 1985). Tanto los factores bióticos como los abióticos del medio forman parte del escenario de establecimiento y permanencia de las plantas (Molofsky y Fisher 1993). El evaluar este escenario resulta importante sobre todo cuando se introducen plantas bajo programas de conservación y reintroducción (Barradas 1994, Kendall 1998).

Para el PECM se conocen sólo en lo general algunos aspectos del ambiente físico (Soberón et al 1991, Bonfil 1995). Bonfil y Sobcrón (1999) registraron las temperaturas máximas y mínimas, así como la disponibilidad de luz fotosintéticamente activa (RFA) del interior de bosque, del borde de bosque y de un sitio alterado dentro del matorral xerófilo en el PECM. Esta caracterización se relacionó con la dinámica de plantas jóvenes de encinos (*Quercus rugosa*) como parte de las labores de reintroducción en los sitios alterados del PECM.

En los sitios abiertos del PECM se presenta una fuerte insolación que aumenta la temperatura del aire y reduce la disponibilidad de agua del suelo. Bonfil y Soberón (1999) señalaron que la condición antes mencionada se acentúa durante la época seca del año y es la razón de la mayor mortalidad de encinos. A fin de completar la información sobre los factores del medio que afectan a la sobrevivencia y el crecimiento de las categorías iniciales de tamaño de *Buddleia cordata*, se evaluaron algunos parámetros del ambiente físico en el malpaís (MP), el borde de bosque (BB) y el bosque denso (BD). En cada una de estas unidades de vegetación se presentan lugares donde la cobertura vegetal no existe, como consecuencia del deterioro ocasionado por el asentamiento urbano irregular, así como lugares donde la cobertura vegetal aun conserva elementos arbóreos. A los sitios sin vegetación se les llamó sitios "abiertos" y a los sitios con cobertura vegetal como "cerrados". Se eligieron al azar tres repeticiones de sitios abiertos y cerrados en cada unidad de vegetación donde se midieron diversas variables ambientales (Tabla 1). Las evaluaciones de las variables ambientales se realizaron durante 12 horas del día en febrero y septiembre de 1994. Los registros se hicieron cada hora, iniciando a las 6 horas y terminando a las 18 horas, de modo que al final del día se tuvieron 72 lecturas (2 sitios x 3 repeticiones x 12 horas) para cada variable física y en cada unidad de vegetación. Con el promedio de las tres repeticiones por sitio se elaboraron marchas diurnas de cada variable en dos épocas diferentes, las secas (febrero de 1994) y las lluvias (septiembre de 1994).

**Tabla 1.** Mediciones efectuadas para describir el medio físico de las unidades de vegetación del PECM.

Variable ambiental		Equipo utilizado	Malpaís		Borde de bosque		Bosque denso	
			abierto	cerrado	abierto	Cerrado	abierto	cerrado
Humedad relativa del aire (%)	A la altura del pecho	Higrómetro	*	*	*	*	*	*
		Brannan						
Temperatura del aire C°	A la altura del pecho	Termómetro	*	*	*	*	*	*
		100 C°						
Temperatura del suelo C°	A 5cm de profundidad	Termómetro	*	*	*	*	*	*
		100 C°						

*Caracterización preliminar del ambiente físico del PECM*

La humedad del aire varió significativamente durante el día y entre las épocas del año, así como entre las unidades de vegetación y entre los micrositos, aunque estos dos últimos factores explican en menor proporción la variación en la humedad del aire. La interacción de las variaciones diurnas y estacionales entre las unidades de vegetación también fueron significativas (Tabla 2, Fig 1 a-d).

**Tabla 2.** Resultados de análisis de varianza múltiple de la humedad del aire a través del día (horas), por condición (MP, BB y BD), en dos épocas del año (secas y lluvias) y dos micrositos (abiertos y cerrados) en el PECM.

Fuente	S.C.	gl	C.M.	F	P
Horas del día (H)	32145.5	12	2678.8	105.2	0.0000
Condición (C)	1064.2	2	532.1	20.9	0.0000
Época del año (E)	40391.7	1	40391.7	1586.6	0.0000
Micrositio (M)	212.2	1	212.2	8.3	0.0041
HxC	3561.1	24	148.4	5.8	0.0000
HxE	15094.7	12	1257.9	49.4	0.0000
HxM	217.3	12	18.1	0.7	0.7407
CxE	410.8	2	205.4	8.1	0.0004
CxM	22.0	2	11.0	0.4	0.6492
ExM	19.6	1	19.6	0.7	0.3897

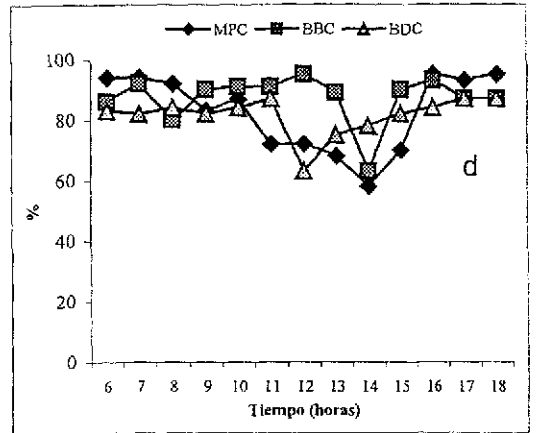
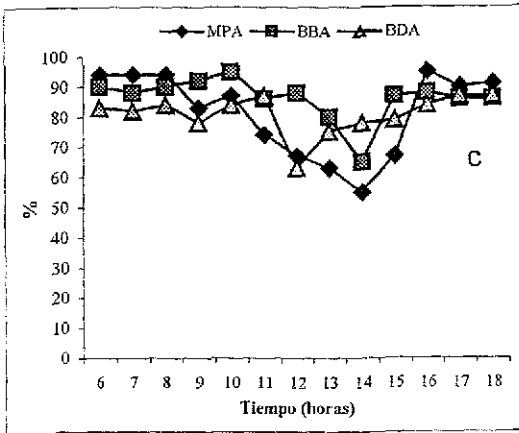
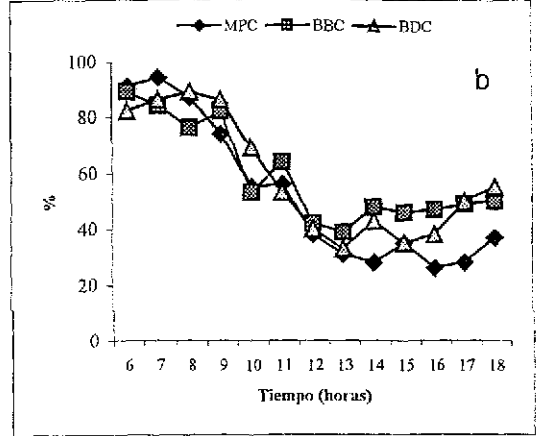
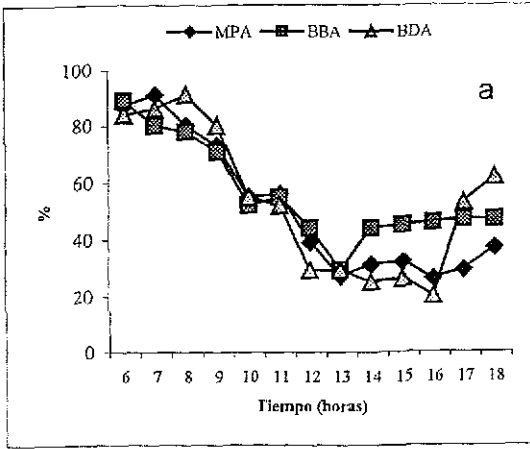


Fig. 1. Humedad del aire de tres unidades de vegetación. MP= malpais, BB= borde de bosque y BD= bosque denso, A= sitios abiertos y C= sitios cerrados a) febrero de 1994, micrositios abiertos, b) febrero de 1994, micrositios cerrados, c) septiembre de 1994, micrositios A y d) septiembre de 1994, micrositios C

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

La temperatura del aire presentó diferencias significativas durante el día y entre las épocas del año, también entre las unidades de vegetación, así como entre los micrositios. Las interacciones entre la variación diurna y estacional de la temperatura del aire junto con el efecto de la unidad de vegetación y el micrositio también fueron significativas (Tablas 3, Fig. 2 c-h)

**Tabla 3.** Resultados del análisis de varianza múltiple de la temperatura del aire a través del día (horas), por condición (MP, BB y BD), en dos épocas del año (secas y lluvias) y dos micrositios (abiertos y cerrados) en el PECM.

Fuente	S.C.	gl	C.M.	F	p
Horas del día (H)	8309.7	12	692.5	264.1	0.0000
Condición (C)	767.6	2	383.8	146.3	0.0000
Época del año (E)	276.6	1	276.6	105.4	0.0000
Micrositio (M)	24.5	1	24.5	9.3	0.0024
HC	284.5	24	11.8	4.5	0.0000
HE	1718.0	12	143.1	54.6	0.0000
HM	39.2	12	3.2	1.2	0.2486
CE	855.9	2	427.9	163.1	0.0000
CM	68.9	2	34.5	13.5	0.0000
EM	1.7	1	1.7	0.7	0.4203

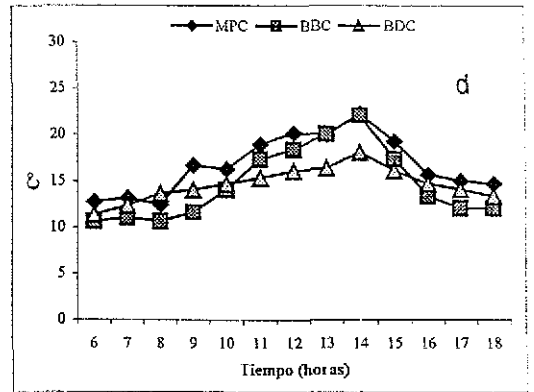
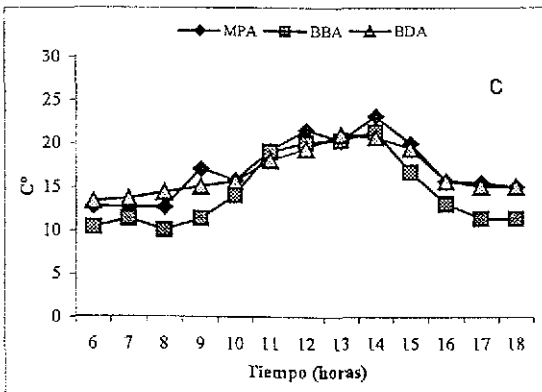
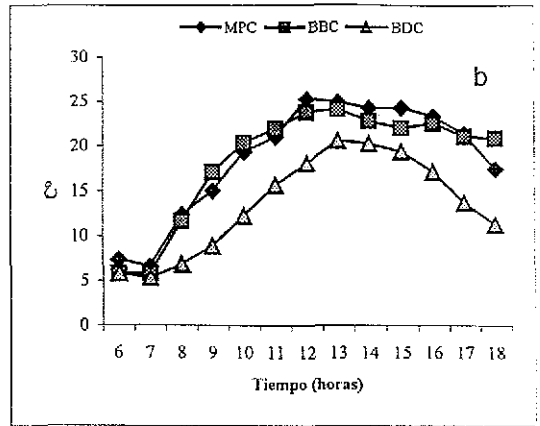
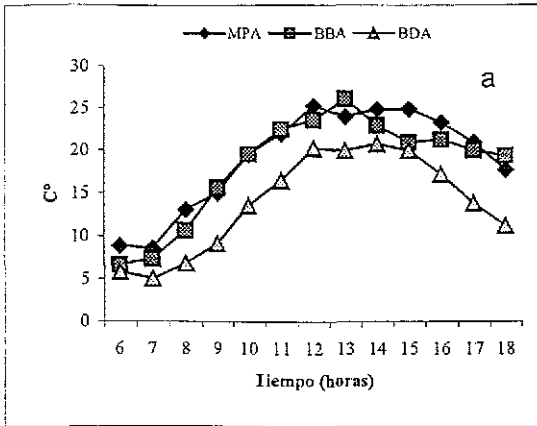


Fig. 2. Temperatura del aire de tres unidades de vegetación. MP= malpais, BB= borde de bosque y BD= bosque denso, A= sitios abiertos y C= sitios cerrados. a) febrero de 1994, micrositios abiertos, b) febrero de 1994, micrositios cerrados, c) septiembre de 1994, micrositios A y d) septiembre de 1994, micrositios C.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

La temperatura de suelo de las tres unidades de vegetación varió durante el día y también presentó contrastes marcados entre las épocas del año (secas= febrero) y (lluvias=septiembre) En el bosque denso se presentó una menor variación en las temperaturas del suelo durante el día a diferencia de las variaciones más amplias en el borde de bosque y malpaís (Fig 3).

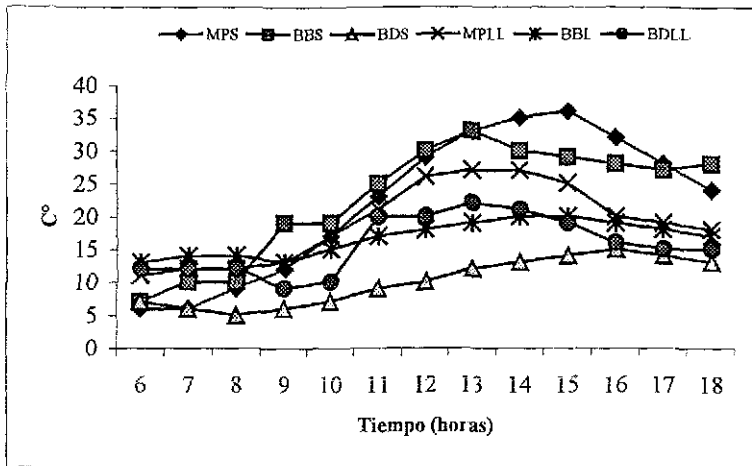


Fig. 3. Temperatura del suelo de las tres unidades de vegetación en dos épocas del año  
 MP= malpaís, BB= borde de bosque, BD= bosque denso, S= secas y LL= lluvias

## Apéndice B

### *Análisis del suelo de las unidades de vegetación del Parque Ecológico de La Ciudad de México (PECM).*

El suelo es la capa más externa de la corteza terrestre cuyo grosor varía desde unos cuantos centímetros hasta más de tres metros. Es una mezcla compleja de elementos orgánicos y minerales donde ocurre el proceso de descomposición e incorporación de nutrientes asimilables por las plantas (Pritchett 1986). La formación de suelo es un proceso lento y fuertemente influenciado por el tipo de roca madre, por los procesos de intemperización, la heterogeneidad del hábitat y por la cubierta vegetal. En los matorrales xerófilos la formación de suelo es el factor principal que determina el ritmo y rumbo de la sucesión ecológica (Cano-Santana y Meave 1996). Los disturbios naturales y provocados por el hombre ocasionan modificaciones en las características físicas, químicas y biológicas del suelo (García-Oliva y Mass 1990). El asentamiento urbano irregular que se estableció en los años ochentas en el PECM alteró el suelo y la vegetación original de la zona. Es posible suponer que el disturbio haya cambiado o modificado atributos del suelo y que estas modificaciones tengan algún tipo de efecto sobre la probabilidad de establecimiento, sobrevivencia y crecimiento de las plantas.

Con la finalidad de conocer algunas características físicas, químicas y biológicas del suelo en cada una de las unidades de vegetación descritas en el Capítulo I. Se colectaron cinco muestras de suelo, en lugares al azar del malpais, del borde de bosque y del bosque denso de los primeros 10 a 15 centímetros de profundidad. Las muestras tenían un peso aproximado de 500 gramos en promedio, en el malpais y el borde de bosque fue necesario hacer más de un hoyo para juntar esta cantidad de suelo, mientras que el suelo del bosque denso era muy fácil de sacar. Las muestras fueron colocadas en bolsas de plástico negro y se entregaron a la compañía Cultivos y Suelos Roger Maclet para la determinación y análisis de parámetros físicos y químicos. A fin de interpretar los resultados obtenidos en cada uno de los parámetros edáficos se aplicó un análisis de componentes principales (Zavala 1986).

### *Resultados del análisis del suelo de las tres unidades de vegetación del PECM.*

#### *1 Propiedades químicas.*

Las propiedades químicas del suelo fueron diferentes en cada una de las unidades de vegetación del PECM. La química de cada suelo, en particular, tiene profunda influencia sobre la vegetación y sobre los ciclos de nutrientes (Pritchett 1986, García-Oliva y Maass 1990).

El pH del suelo es la medida más común para conocer el grado de acidez del suelo, muchos suelos forestales tienen valores entre 3.5 y 6.5 (Pritchett 1986). El pH de las muestras del suelo del malpais oscilaron entre 5.2 y 6.6, las muestras colectadas en el borde de bosque los valores oscilaron entre 6.6 y 8, mientras que las muestras colectadas en el bosque denso los valores oscilaron entre 6.2 y 6.8.

En el malpais se presentaron los suelos más ácidos mientras que en el borde de bosque los más básicos. Los primeros al parecer presentan una más intensa formación de ácidos orgánicos como resultado de la descomposición de la hojarasca y una menor capacidad de retención de base y los segundos acumulan en mayor medida estas bases quizá como consecuencia de la presencia de minerales de origen calcáreo y un mayor grado de desarrollo del suelo. El pH del suelo tendrán distintos efectos sobre la capacidad de asimilación de los macro y micro nutrientes por las plantas

Las plantas absorben cationes como el calcio, magnesio, potasio, amonio, sodio, aluminio, hierro e hidrógeno cargados positivamente de modo que los coloides del suelo cargados negativamente los atraen. La cantidad de cationes atraídos de esta forma expresado en forma de miliequivalentes por 100 gramos de suelo secado al horno se conoce como capacidad de intercambio catiónico. Se ha reportado que valores entre 30 y 100 meq/100 g de suelo son cantidades normales entre los suelos forestales (Pritchett 1986).

En cuanto al suelo de las distintas unidades de vegetación, la capacidad de intercambio catiónico del malpais varió de 24.1 a 32.5 meq/100g; la del borde de bosque osciló entre 19.4 y 37.4 meq/100g, mientras que el suelo del bosque denso osciló entre 18.8 y 32.4 meq/100g. Estos valores sugieren que el suelo del PECM tiene una deficiencia en la retención de nutrientes esenciales y quizá ello dificulte el crecimiento y sobrevivencia de las plantas en cada una de las unidades de vegetación.

Los elementos esenciales son aquellos que toman las plantas, para producir su alimento, durante la fotosíntesis. El carbono, el hidrógeno y el oxígeno los obtienen del bióxido de carbono y el agua que son utilizados para formar carbohidratos simples, mientras que con el nitrógeno, el fósforo y el azufre se forman aminoácidos, proteínas y protoplasma.

Los suelos del PECM presentaron valores muy contrastantes en las concentraciones de nitrógeno desde cantidades traza hasta valores muy altos (Tabla 1)

Tabla 1. Concentraciones de nitrógeno en el suelo del PECM

Unidad de vegetación	Nitrógeno nítrico		Nitrógeno amoniacal		Nitrógeno total	
	Mín ppm	Máx	Mín ppm	Máx	Mín ppm	Máx
Malpais	3.3	84.6	47.6	100.5	55.7	162.7
Borde de bosque	Trazas	5.2	2.7	31.5	2.7	36.8
Bosque denso	Trazas	11	17.2	33.2	18.5	33.2



Los valores altos de nitrógeno del malpaís se deben a la acumulación de la materia orgánica que viene de la hojarasca de la vegetación pionera (tepozanes y compuestas) que colonizaron el matorral después del disturbio humano. La materia orgánica y los ácidos orgánicos se acumularon entre los primeros 10 a 15 centímetros y ello favoreció un pH ácido. Además y de acuerdo con Pritchett (1986) la nitrificación se incrementa notablemente en el suelo del bosque cuando las fluctuaciones de temperatura son amplias o después de la apertura del bosque. Los suelos del borde de bosque y del bosque denso presentaron valores más estables debido a que en estas condiciones la perturbación humana fue de menor amplitud.

El fósforo es un elemento esencial que interviene en la transferencia de energía en muchos procesos fisiológicos de las plantas. El fósforo por lo general tiene bajas concentraciones sobre todo en suelos arenosos donde se percola con facilidad (Pritchett 1986).

En el caso de las muestras de suelo colectadas en el PECM las concentraciones de fósforo medido en medio ácido y la fijación de fósforo oscilaron entre bajos y medianamente altos (Tabla 2). Es posible que la acumulación de materia orgánica en el suelo del malpaís haya favorecido la presencia de fósforo de origen orgánico a niveles relativamente altos semejantes a los suelos con más tiempo de desarrollo.

**Tabla 2.** Concentraciones de fósforo en el suelo del PECM.

B= bajo, MB= medianamente bajo, MA= muy alto

Unidad de vegetación	Fósforo en medio ácido		Fijación de fósforo		
	Mín	Máx	Mín	ppm	Máx
Malpaís	5.1 B	19.1 MB	16.1 MB		37.6 MA
Borde de bosque	10.9 MB	15 MB	22 MB		30.1 MA
Bosque denso	13.6 MB	29.5 MB	19 MB		34.2 MA

El potasio es un elemento esencial que actúa como catalizador de muchas funciones fisiológicas. Al parecer es un mineral abundante y que se origina de la intemperización de la roca madre del tipo de los feldspatos y micas (Pritchett 1986). En los suelos del PECM las concentraciones de potasio presentaron valores de medianamente altos a muy altos. En el malpaís las concentraciones en partes por millón (ppm) oscilaron entre 32.4 (mediano) a 100.9 (muy alto), en el borde de bosque fue de 39.1 (mediano) a 91.9 (muy alto) y en el bosque denso fue de 112.1 (muy alto) a 132.7 (muy alto). Al parecer este mineral no es limitante en los suelos del PECM.

La concentración de sales en el malpais medida como mmh/cm osciló entre 0.337 a 0.673; en el borde de bosque los valores estuvieron entre 0.19 y 0.466, mientras que en el bosque denso los valores fueron 0.182 y 0.25. Es importante señalar que el malpais presenta el mayor grado de salinización quizá como consecuencia de una intensa nitrificación.

## 2 Propiedades físicas

Los suelos presentan atributos estructurales como la dureza, la textura, la porosidad y su drenaje que han adquirido gran relevancia en el estudio de los suelos y como condición que determina el crecimiento y sobrevivencia de las plantas.

La textura del suelo se define como la distribución proporcional de los diferentes tamaños de partículas minerales. Las arenas son partículas que tienen tamaños entre 0.05 y 2 milímetros de diámetro, se dividen en muy gruesas, gruesas, medianas, finas y muy finas. Los limos tienen tamaños entre 0.002 y 0.05 milímetros de diámetro y las arcillas son menores de 0.002 milímetros de diámetro. La distribución proporcional de estas partículas permite saber su clase textural, por ejemplo los suelos arenosos presentan más del 70% de arenas, los arcillosos por su parte tienen más del 40% de arcillas y la combinación entre arcillas, limos y arenas forman suelos mezclados.

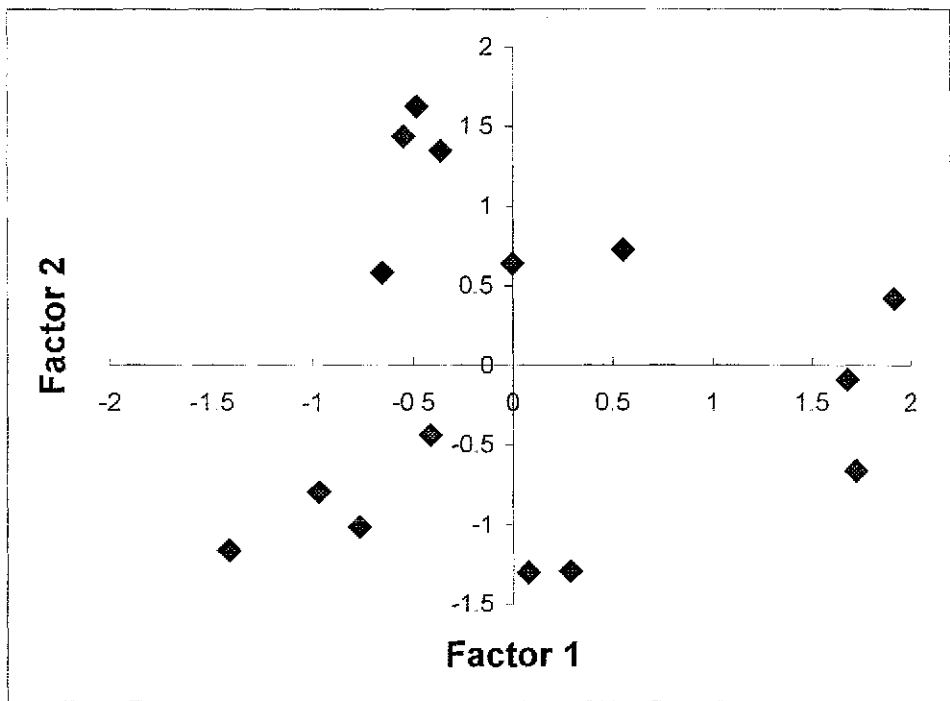
En el Parque Ecológico de la Ciudad de México las muestras de suelo colectadas presentaron diferentes relaciones proporcionales de partículas. En el malpais la textura varió de limo-arenoso-humífero a humo-limo-arenoso, es decir, suelos con partículas relativamente grandes. En el borde de bosque la textura varió de areno-limoso-humífero a limo-arenoso-humífero, es decir, suelos arcno-margosos. En el bosque denso la textura osciló entre humo-areno-limoso a limo-arenoso-humífero. Las cantidades mínimas y máximas de arenas, limos y arcillas en cada tipo de suelo se presentan en la Tabla 3. Cabe señalar que la empresa de análisis de suelo sólo reporta el valor para arenas finas y se desconocen las proporciones de otros tamaños de arenas, además las cantidades de arcillas fueron siempre muy bajas.

Tabla 3. Proporciones de arenas, limos y arcillas en el suelo del PECM.

Unidad de vegetación	Arenas			Limos			Arcillas		
	Mín	%	Máx	Mín	%	Máx	Mín	%	Máx
Malpais	34.4		39.9	26.1		39.2	0.2		1.6
Borde de bosque	60.3		74.4	18		30.4	0.3		1.7
Bosque denso	53.7		77.3	16.3		29.8	0.2		1.7

### 3 Análisis de componentes principales aplicado a los parámetros edáficos

Los análisis de componentes principales pertenecen a la familia de métodos multivariados del tipo de las ordenaciones. Este análisis busca transformar las variables originales en un nuevo conjunto de variables no correlacionadas entre sí, de las cuales se obtienen factores que explican distintos niveles de varianza (Zavala 1986). Los resultados del análisis mostraron que el pH, la concentración de sales, el nitrógeno y el potasio son las variables edáficas que principalmente permiten diferenciar a los tres tipos de suelo de las unidades de vegetación del PECM. De manera gráfica se presentan grupos o puntos aislados dentro del plano de coordenadas con donde cada eje representa un factor que explica una proporción de la varianza, en este caso el factor 1 y el factor 2 explican del modelo el 76.1% y 10.1% respectivamente. Se desconoce hasta el momento a que tipo de factores edáficos pudieran relacionarse los factores mencionados (Fig. 1).



**Figura 1.** Análisis de componentes principales aplicado a las muestras de suelo del Parque Ecológico de la Ciudad de México. Los números del 1 al 5 son muestras del malpaís, los del 6 al 10 son muestras del borde de bosque y del 11 al 15 son muestras del bosque denso. El factor 1 explica el 76.1% de la varianza y el factor 2 explica el 10.1% de la misma, la variación restante se encuentra en los factores 3 y 4 no presentados aquí por explicar cada uno menos del 10% de la varianza.