



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

ESTUDIO DEMOGRAFICO DE *Sedum oxypetalum*
H.B.K. (CRASSULACEAE) EN LOMAS DEL
SEMINARIO, AJUSCO MEDIO, D. F.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
(ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES)

P R E S E N T A :
EDUARDO MARTINEZ ROMERO

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



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.

A Flor Aimée, por todo el apoyo, el respeto, la compañía, el conocimiento, la aceptación y el amor que me ha brindado para terminar este trabajo. Gracias por ser como eres. Te amo.

"el amor maduro significa unión a condición de preservar la propia integridad, la propia individualidad. El amor es un poder activo en el hombre; un poder que atraviesa las barreras que separan al hombre de sus semejantes y lo une a los demás; el amor lo capacita para superar su sentimiento de aislamiento y separatidad, y no obstante le permite ser él mismo, mantener su integridad. En el amor se da la paradoja de dos seres que se convierten en uno y, no obstante, siguen siendo dos.....Los elementos del amor son: el cuidado, responsabilidad, respeto y conocimiento."

Erich Fromm.

Agradecimientos.

Agradezco al comité de sinodales, formado por la M. en C. Irene Pisanty Baruch, la Dra. Ana Mendoza Ochoa, el Dr. Jorge Meave del Castillo, el Dr. Jorge Soberón Mainero, la Dra María Teresa Valverde Valdes, el Dr. Miguel Guillermo Franco Baqueiro y el Dr. Arturo Flores Martínez, por la revisión tan cuidadosa y exhaustiva de este trabajo. Gracias por sus observaciones y sugerencias.

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA) por el apoyo económico (beca, salidas al campo, material, equipo de cómputo, viáticos, etc.) al proyecto IN-209292, sin el cual no hubiera sido posible realizar este trabajo.

Al laboratorio Especializado de Ecología de la Facultad de Ciencias, por ser el lugar donde mi formación académica y profesional se inició y se consolidó durante 5 años. Gracias por todos esos buenos momentos.

A mi familia Silvia, Luis Eduardo, Celia, Román, Magda y Nacho por ser parte de lo que he sido, de lo que soy y de lo que seré. Gracias por su apoyo.

A mi otra familia Irene, Joel, Lina, Roberto, Eva, José Juan, Belinda, Beto y David por aceptarme y compartir su amor y respeto.

A mis amigos Gilberto, Aurora, Juan Guillermo, Lourdes, Alejandro, Miriam, Aldo, Alberto, María Elena, Adriana Flores y Chucho.

A mi "miss" (Irene Pisanty) por ser una de las personas más importantes en mi formación académica y profesional, y por ser amiga. Gracias por todo lo que me enseñaste y causarme una adicción incurable por la ecología.

A mi "trapito" (Tere Valverde) por ser otra de las personas más importantes en mi formación académica y profesional. Por ser un ejemplo de dedicación y disciplina por el trabajo. Gracias por ser mi amiga.

A los ajuqueros, Magda, Carmen, Pedro, Juan Carlos, Andrea, Esther y Rosalva por todos esos momentos agradables en el cerro. A Mariana Hernández.

A los cuates del Laboratorio de Ecología.

ÍNDICE

Resumen	1
1. Introducción.	3
1.1 El sur de la Cuenca de México.	3
1.2 Un proyecto de ecología de poblaciones para la restauración ecológica del PECM.	4
1.3 Antecedentes	6
1.3.1 Ecología de poblaciones.	7
1.3.2 Demografía vegetal.	9
1.3.3 Sucesión ecológica y demografía.	13
1.3.4 Restauración ecológica.	19
1.4 Objetivos e hipótesis.	20
2. Área de estudio y especie.	22
2.1 El Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM).	22
2.1.1 El matorral xerófilo.	25
2.2 <i>Sedum oxypetalum</i> Kunth (Crassulaceae).	29
2.2.1 Morfología y dispersión vegetativa.	29
2.2.2 Fenología.	31
2.2.3 Distribución y relaciones biogeográficas.	31
2.2.4 Metabolismo Ácido Crasuláceo (MAC) y el género <i>Sedum</i> .	33
2.2.5 Estudios ecológicos en el género <i>Sedum</i> .	34
2.2.6 Utilidad.	35
3. Método	36
3.1 Elección de sitios de muestreo y ubicación de cuadros permanentes.	36
3.1.1 Elección de los matorrales.	36
3.1.2 Cuadros permanentes	37
3.2 Densidad, patrón de distribución y registro de datos.	37
3.2.1 Censo y marcaje.	37
3.2.2 Registro de datos.	38

3.3 Modelos poblacionales de proyección matricial.	38
3.3.1 Gráfica del ciclo de vida y matrices de proyección poblacional.	40
3.3.2 El modelo básico.	42
3.3.3 Tasa de crecimiento poblacional (λ).	43
3.3.4 Estructura estable de estadios y valor reproductivo.	44
3.4 Estructura poblacional.	44
3.4.1 Elección de la variable de estado.	44
3.4.2 Definición de los estadios.	46
3.5 Construcción de la matriz poblacional de <i>Sedum oxypetalum</i>.	47
3.5.1 Permanencia y crecimiento de los individuos de las categorías reproductivas.	49
3.5.2 Fecundidad.	50
3.5.3 Banco de semillas y establecimiento de plántulas	54
3.5.4 Crecimiento del estadio plántula.	56
3.5.5 Permanencia y crecimiento del estadio juvenil.	58
3.5.6 Clonación (formación de ramets).	61
3.5.7 Ejemplo: matriz de proyección poblacional del matorral conservado para el período 1993-1994	62
3.6 Análisis de sensibilidad y elasticidad.	63
3.6.1 Análisis de sensibilidad.	63
3.6.2 Análisis de elasticidad.	64
3.6.3 Triángulo demográfico.	65
3.7 Experimento de formación de raíces adventicias.	67
3.8 Análisis estadísticos.	71
3.8.1 Distribución espacial.	71
3.8.2 Estructura poblacional.	71
3.8.3 Intervalos de confianza de λ .	72
3.8.4 Análisis de varianza múltiple para el experimento factorial de formación de raíces adventicias.	73
4. Resultados.	74
4.1 Estimación de densidad y patrones de distribución.	74
4.2 Estructura poblacional observada.	75
4.3 Modelos matriciales de proyección poblacional.	78
4.3.1 Matrices de proyección poblacional.	78

4.3.2 Tasa finita de crecimiento (λ).	79
4.3.3 Estructuras estables vs observadas.	80
4.3.4 Valor reproductivo.	84
4.3.5 Mortalidad.	84
4.3.6 Análisis de sensibilidad.	86
4.3.7 Análisis de elasticidad.	87
4.4 Experimento de formación de raíces adventicias.	94
5. Discusión.	96
5.1 Demografía descriptiva.	96
5.2. Modelos de proyección matricial.	99
5.3 Formación de raíces adventicias.	104
5.4 Sucesión ecológica y demografía.	106
6. Conclusiones.	108
7. Literatura citada.	110

Índice de tablas.

1.1. Atributos poblacionales que se modifican ante un evento de perturbación.....	18.
3.1 Estadios reproductivos y no reproductivos.....	47.
3.2 Matriz de transición tipo Lefkovitch basada en la figura 3.2.....	49.
3.3 Frecuencias de los individuos reproductivos.....	50.
3.4 Matriz de probabilidad de transición de los individuos reproductivos.....	51.
3.5 Cálculo de la fecundidad promedio de los individuos de las cuatro categorías para la población del matorral conservado 1993-1994.....	54.
3.6 Estimación de la proporción de ramets establecidos en el matorral conservado 1993-1994.....	62.
3.7 Matriz de transiciones del matorral conservado para el periodo 93-94.....	63.
3.8 Los nueve tratamientos para el experimento de formación de raíces adventicias, creados pro la interacción de los tres niveles de tamaño de rama y de régimen de lluvia.....	68.
3.9 Cálculo de la tasa de precipitación diaria aplicada al tratamiento experimental.....	69.
4.1 Densidad (número de individuos por un m ²) de plántulas, juveniles y reproductivos en julio de 1993 y 1994.....	74.
4.2 Resultados del análisis de los patrones de distribución del individuos de distintos estadios de <i>Sedum oxypetalum</i> en julio de 1993 y 1994.....	75.
4.3 Número de individuos en cada estadio.....	76.

4.4 Comparaciones entre las estructuras poblacionales observadas.....	76.
4.5 Matrices de proyección poblacional.....	78.
4.6 Intervalos de confianza de λ	80.
4.7 Estructura estable de categorías.....	83.
4.8 Comparaciones entre las estructuras poblacionales observadas y estables.....	83.
4.9 Matrices de sensibilidad.....	86 y 87.
4.10 Matrices de elasticidad.....	88 y 89.
4.11 Peso (g) de las raíces adventicias formadas en <i>Sedum oxypetalum</i>	94.
4.12. Análisis de varianza múltiple para el experimento de raíces adventicias.....	95.
Índice de figuras.	
2.1 Ubicación del Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM).....	23.
2.2 Ubicación y acceso al Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM).....	24.
2.3 Climograma del Ajusco Medio.....	26.
2.4 <i>Sedum oxypetalum</i> H.B.K.....	30.
2.5 Distribución geográfica del género <i>Sedum</i>	32.
3.1 Diagrama hipotético del ciclo de vida de un organismo clonal.....	41.
3.2 Construcción de la matriz de transición basado en la figura 3.1.....	41.
3.3. Gráfica del ciclo de vida de <i>Sedum oxypetalum</i> (intervalo de un año).....	48.

3.4 Triángulo demográfico.....	66.
4.1 Estructuras poblacionales observadas y estables de dos poblaciones de <i>Sedum oxypetalum</i> en el PECM.....	77.
4.2 Intervalos de confianza al 95% para las tasas de crecimiento poblacional.....	81.
4.3 Comportamiento transitorio de las tasas de crecimiento poblacional y su relación con el cociente de amortiguamiento (P).....	82.
4.4. Valor reproductivo por categorías.....	85.
4.5 Probabilidad de mortalidad por categorías.....	85.
4.6 Elasticidad de los parámetros demográficos de dos poblaciones de <i>Sedum oxypetalum</i> en el PECM.....	90.
4.7 Ubicación de las poblaciones de <i>Sedum oxypetalum</i> estudiadas en los dos periodos en la gráfica triangular de elasticidad.....	92.
4.8 Elasticidades de los parámetros demográficos por estadio.....	93.

Resumen

Se estudió la demografía de dos poblaciones de *Sedum oxypetalum* en zonas contrastantes del Parque Ecológico de la Ciudad de México: un matorral xerófilo conservado y un matorral xerófilo perturbado durante los periodos de 1993-1994 y 1994-1995. En cada sitio de estudio se delimitaron dos áreas, en las que se establecieron al azar 23 cuadros permanentes de 2 x 2 m, donde se realizaron los censos y marcajes de los individuos. Se identificaron los estadios de plántula y juvenil; y se categorizaron los individuos reproductivos de acuerdo a su volumen, el cual se utilizó como variable de estado en los modelos matriciales. El análisis demográfico se basó en el modelo matricial de proyección poblacional tipo Lefkovich.

La densidad de plántulas, juveniles y reproductivos de *Sedum oxypetalum* fue mayor en la población del matorral conservado que en la del perturbado en ambos periodos. El patrón de distribución de individuos fue agregado en ambos sitios y años; sin embargo, la población del matorral perturbado presentó un índice de agregación mayor que la población del matorral conservado. Se encontraron diferencias, tanto entre sitios como entre años, en las estructuras poblacionales observadas. La tasa de crecimiento poblacional (λ) fue mayor en la población conservada que en la perturbada en ambos periodos. En el periodo 94-95 λ fue mayor que en el periodo 93-94. Se encontraron diferencias en las estructuras poblacionales observadas y las estables tanto entre sitios como entre años. En la mayoría de los casos los valores reproductivos por estadio fueron mayores en la población del matorral perturbado que en la del matorral conservado para los dos periodos. Los valores reproductivos y los valores de fecundidad aumentaron

conforme aumenta el tamaño de la planta. La mortalidad disminuyó conforme aumenta el tamaño de la planta.

La transición de semilla a plántula resultó ser la parte más sensible del ciclo de vida de *Sedum oxypetalum*. La población del matorral conservado presentó un índice de sensibilidad mayor que la población del matorral perturbado para los dos periodos. El periodo 93-94 tuvo un índice de sensibilidad mayor que el periodo 94-95 en las dos poblaciones. En la mayoría de los casos los valores de sensibilidad aumentaron conforme disminuye el tamaño de la planta. Los componentes demográficos que contribuyeron de manera más importante a la determinación del valor de λ en la población del matorral conservado fue el crecimiento, mientras que en la población del matorral perturbado fue la sobrevivencia. En condiciones de invernadero, la humedad, el tamaño de la rama y las interacciones de estos dos factores afectaron significativamente la formación de raíces adventicias en las ramas de *Sedum oxypetalum*.

Los resultados sugieren que *Sedum oxypetalum* se comporta como una herbácea perenne colonizadora de hábitats abiertos, y es posible que las perturbaciones pequeñas y frecuentes favorezcan la permanencia y el crecimiento de sus poblaciones. El comportamiento demográfico de *Sedum oxypetalum* se encuentra fuertemente influenciado por el estado seral de la vegetación en la que se encuentra inmerso.

1. Introducción.

1.1 El sur de la Cuenca de México.

La Cuenca de México ha perdido desde la época colonial más del 70% de sus zonas boscosas y más del 98% de los cuerpos de agua. El 20% de su superficie total ha sido transformada de manera irreversible en asfalto, el 50% de los suelos se encuentran erosionados de moderada a gravemente, sus acuíferos subterráneos se encuentran sobreexplotados y el aire rebasa por más de 1500 horas al año la norma de calidad de ozono (Bravo *et al.* 1991; Ezcurra 1992; Aguilar *et al.* 1995)

A pesar del acelerado proceso de colonización y desplazamiento de los ecosistemas naturales por el sistema urbano, la parte sur de la Cuenca de México aún es una región relativamente bien conservada y de suma importancia ecológica. Esta zona permite la recarga de mantos freáticos fundamentales para el abastecimiento de agua potable y presenta un conjunto de comunidades sumamente heterogéneas en cuanto a biodiversidad se refiere (Ceballos y Galindo 1984; Benítez 1986; Herrera y Almeida 1994; Aguilar *et al.* 1995; Carrillo 1995).

Debido al acelerado crecimiento de la zona metropolitana, el establecimiento de asentamientos humanos representa un grave riesgo para la conservación de la zona sur de la Cuenca de la Ciudad de México. Al igual que en muchas otras partes de la cuenca, la ocupación de áreas no urbanizadas en esta zona es tristemente común. La construcción de residencias, edificios de oficinas, centros educativos y recreativos, y el asentamiento de colonias precaristas han afectado severamente. Ante la constante degradación ambiental y la importancia biótica de la región, el Gobierno del Departamento del Distrito

Federal respondió a una fuerte iniciativa de un grupo de investigadores de la UNAM y decretó la formación del Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM) en el Ajusco Medio (Diario Oficial de la Federación 1989).

El PECM se estableció a través de un decreto de expropiación expedido en junio de 1989 y forma parte del sistema de áreas naturales protegidas, clasificada como zona sujeta a conservación ecológica (Diario Oficial de la Federación 1989; LGEEPA 1988). El PECM se encuentra ubicado en el suroeste del Distrito Federal y tiene una extensión de 728 hectáreas que abarca parte del predio conocido como Lomas del Seminario. Este predio, con un área de 350 hectáreas, fue altamente perturbado por eventos de origen antropogénico, en particular por asentamientos humanos tanto de fraccionadores como de precaristas. La perturbación consistió en la remoción de la mayor parte de la cubierta vegetal, por lo que sólo restan algunos fragmentos de matorral xerófilo original. Actualmente, esta área se encuentra en un estado sucesional temprano, en donde el proceso de regeneración natural apenas comienza (Soberón *et al.* 1991).

1.2 Un proyecto de ecología de poblaciones para la restauración ecológica del PECM.

Una vez que se constituyó el PECM, se creó un convenio entre la Delegación de Tlalpan y el instituto de Ecología de la UNAM con el objetivo de realizar medidas conjuntas para la conservación y la restauración ecológica del PECM. Como antecedente se realizó un estudio prospectivo de los principales elementos descriptivos del PECM. Se identificaron diferentes comunidades vegetales a nivel de paisaje y se realizaron estudios de las características

edáficas como textura, materia orgánica y nutrientes (el nitrógeno, el fósforo y el potasio). Se encontraron diferencias significativas en la composición de las especies herbáceas y arbustivas de cada tipo de comunidad. Estas diferencias se manifiestan por la presencia y/o ausencia de unas cuantas especies denominadas como "indicadoras". *Salvia mexicana* y *Salvia fulgens* son las especies más frecuentes en el bosque de encinos tanto abierto y cerrado. *Sedum oxypetalum* es la especie más frecuente del matorral xerófilo conservado y *Buddleia cordata* del matorral xerófilo perturbado (Soberón *et al.* 1991).

Posteriormente, investigadores del Centro de Ecología y la Facultad de Ciencias de la UNAM generaron un proyecto financiado por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA, IN-209292), para llevar a cabo un estudio sobre los principales aspectos del proceso de regeneración natural de la vegetación a partir de una óptica poblacional. El objetivo del proyecto fue describir el comportamiento demográfico de las tres especies indicadoras arriba mencionadas y su efecto en la sucesión en el PECM, Ajusco Medio. Se esperaban identificar las diferencias importantes en la demografía de las especies indicadoras, dependiendo del microambiente en el que se encontraran y de las especies vecinas (Flores-Vázquez en preparación; Martínez-Ballesté 1995).

El proyecto también contempló enfoques a nivel de comunidad. Por ejemplo, se describió parte de la dinámica microsucesional y probar el posible papel facilitador de la microsucesión de *Sedum oxypetalum* y *Buddleia cordata* bajo dos regímenes de perturbación: denudación profunda y superficial (Ruíz Amaro 1996). Por otra parte, se describieron los patrones fenológicos de las especies herbáceas y arbustivas en las diferentes comunidades del PECM

(Martínez-Romero M.M. 1997). Se estudió el crecimiento y la sobrevivencia de plántulas de *Buddleia cordata* en ambientes contrastantes en el PECM (Mendoza en preparación). A nivel ecofisiológico se realizó un experimento en un invernadero donde se estudió el crecimiento y la sobrevivencia de plántulas de *Salvia fulgens* y *Salvia mexicana* con diferentes regímenes de luz y nutrientes (Vázquez-Stupp en preparación). El propósito del proyecto a mediano plazo es establecer estrategias de regeneración concordantes con el proceso sucesional de la zona. Al poner en práctica estas estrategias será posible restituir, en cierta medida, los procesos ecológicos que han sido altamente perturbados, y realizar un proyecto de restauración ecológica del PECM.

Este trabajo parte de la base de que la sucesión es un proceso demográfico, es decir, los cambios en una comunidad son consecuencia de la dinámica poblacional de las especies que la componen (Peet y Christensen 1980). El conocimiento demográfico de las especies indicadoras de esta comunidad permitirá conocer su importancia dentro del proceso sucesional y generar las bases científicas para la planeación y el manejo de sus poblaciones con el objetivo de restaurar el matorral xerófilo perturbado del PECM. El estudio demográfico de *Sedum oxypetalum* permitirá conocer qué tan sensible es la especie a eventos de perturbación antropogénica y qué estadios del ciclo de vida son los más adecuados para llevar a cabo manipulaciones de recolonización en la zona perturbada.

1.3 Antecedentes

1.3.1 Ecología de poblaciones.

Una población es un conjunto de individuos de una especie que habitan en la misma área (Krebs 1978). La ecología de poblaciones estudia la estructura (la heterogeneidad entre los individuos) y la dinámica (los cambios numéricos) de las poblaciones a través del tiempo y del espacio (Franco 1990; Brewer 1994). Esta área de estudio se ha preocupado por entender los factores causales que influyen en las tasas de migración, de reproducción, de crecimiento y de sobrevivencia de las poblaciones. Esto ha permitido el planteamiento de hipótesis e inferencias que explican la distribución de las especies, los mecanismos de regulación numérica de las poblaciones y sus posibles consecuencias evolutivas (Begon y Mortimer 1986; Soberón 1989; Silvertown y Lovett Doust 1993).

El concepto de población de Krebs (1978) plantea dos componentes íntimamente relacionados: uno genético (organismos de la misma especie) y otro espacial (coexistencia en la misma zona). Sin embargo, las poblaciones no son ni genética ni espacialmente homogéneas. En este sentido, se presentan diferencias intra e interpoblacionales de diversos tipos: genética, espacial y de edades o de tamaños (Silvertown y Lovett Doust 1993).

La estructura genética describe la heterogeneidad genotípica entre los individuos como consecuencia de la variación en las frecuencias génicas y alélicas de la población. La estructura espacial se refiere a la variación en la densidad y los patrones de distribución de los individuos en una determinada área. La estructura de tamaños describe la abundancia relativa de los individuos en los diferentes estadios o edades y su comportamiento

demográfico diferencial (Hutchings 1986; Silvertown y Lovett Doust 1993). La heterogeneidad estructural en las poblaciones es consecuencia de las interacciones ecológicas y de las fuerzas evolutivas que se han presentado en el pasado. Ecológicamente, la estructura de las poblaciones es consecuencia del flujo numérico entre los diferentes estadios y se encuentra estrechamente relacionada con el comportamiento demográfico de cada uno de estos (crecimiento, sobrevivencia y fecundidad) (Harper 1980). Evolutivamente, la estructura de una población es reflejo de diferentes presiones de selección que han moldeado la historia de vida de la especie como consecuencia de las interacciones bióticas y abióticas a través del tiempo (Stearns 1992). Uno de los principales objetivos de la ecología de poblaciones es explicar el origen de los diferentes tipos de estructuras poblacionales y la forma en que se relacionan, así como las razones por las que cambian a través del tiempo (Franco 1990; Silvertown y Lovett Doust 1993).

En un estudio de ecología de poblaciones es básico identificar las diferentes etapas de desarrollo por las que pasan los organismos de una especie a través de su vida, ya que existe una estrecha relación entre la dinámica poblacional y el ciclo de vida del organismo (Begon y Mortimer 1986). Cada ciclo de vida es diferente dependiendo de las condiciones ambientales particulares y de la especie, por lo que el método para estudiar su dinámica poblacional también difiere (Caswell 1989). La **demografía** es el conjunto de métodos que utilizan los investigadores para estudiar la estructura y la dinámica de las poblaciones a través del análisis numérico de su comportamiento (Franco 1990). Los métodos demográficos permiten obtener los patrones de crecimiento, sobrevivencia y fecundidad diferenciales según las categorías de edad o de estadio de los organismos de una población. Estos datos tienen un significado ecológico y

evolutivo, ya que pueden ser interpretados como componentes de la adecuación relacionados con factores ambientales y con características de historias de vida específicas. En otras palabras, si se conocen los efectos demográficos de distintos factores ambientales se pueden explicar las causas del flujo numérico y sus posibles consecuencias evolutivas (Solbrig 1980; Bradshaw 1984 a; Stearns 1992).

Los métodos demográficos permiten conocer no sólo el número de individuos de una población sino cómo y por qué este número cambia en el tiempo. El estudio de la dinámica de una población nos permite conocer tres aspectos fundamentales: 1) la tasa de crecimiento de la población como resultado de los nacimientos, las muertes, la inmigración y la emigración; 2) los atributos de historia vida de los organismos de una población, por ejemplo, la edad a la primera reproducción, el número de eventos reproductivos a través del ciclo de vida, la asignación diferencial de energía para el crecimiento y la longevidad máxima, etc; y 3) el futuro de la población en caso de que las condiciones iniciales permanecieran constantes, a través de una proyección (Franco 1990).

1.3.2 Demografía vegetal.

Los estudios sobre la dinámica y estructura de las poblaciones vegetales tienen su origen en trabajos de tipo forestal y agrícola (Harper y White 1970, 1974; Snaydon 1980). Posteriormente, el análisis del ciclo de vida completo de los organismos de una población se convierte en un método útil para estudiar la ecología y evolución de las plantas. Es posible plantear dos tipos de explicaciones al realizar un estudio en poblaciones vegetales: una próxima o ecológica que se refiere al comportamiento del flujo numérico de la población y las posibles causas que lo determinan, y una última o evolutiva donde

determinados parámetros demográficos pueden maximizar la adecuación de una población y generar un patrón de historia de vida particular (Bradshaw 1984 a; Gatsuk *et al.* 1980; Harper 1990; Stearns 1992).

Los individuos de una población de plantas pueden dividirse en fases o estadios que presentan diferentes características demográficas (crecimiento, sobrevivencia y fecundidad). Así, en un estudio de ecología de poblaciones vegetales es importante evaluar, por ejemplo: 1) la dispersión, la sobrevivencia (banco de semillas) y germinación del estadio semilla, 2) el crecimiento y la sobrevivencia del estadio plántula, 3) el crecimiento y la permanencia de los individuos no reproductivos (*i.e.* juveniles), 4) el crecimiento, la permanencia y la fecundidad de los individuos reproductivos y 5) la dispersión vegetativa (clonación) (Harper y White 1970; 1974; Solbrig 1980).

En poblaciones de plantas perennes el tamaño o estadio, más que la edad absoluta, está frecuentemente relacionado con el destino demográfico de los individuos, es decir, el tamaño se encuentra generalmente asociado a la fecundidad, al crecimiento y a la sobrevivencia (Caswell 1989). En un análisis demográfico se parte de la base de que cada estadio está formado por un conjunto de individuos que presentan un comportamiento demográfico relativamente homogéneo que difiere entre estadios (Gatsuk *et al.* 1980; Harper 1990; Silvertown y Lovett Doust 1993).

Las plantas son organismos con crecimiento de tipo modular, es decir, el crecimiento involucra la acumulación de una serie de unidades estructurales equivalentes o también llamados módulos (Harper 1978, 1980, 1981; White 1980; Cook 1985). La conexión física entre módulos adyacentes implica un sistema estructuralmente estable con cierto grado de integración fisiológica. Un

conjunto de módulos pueden dar lugar a un individuo fisiológicamente independiente, cuando la integración fisiológica entre módulos no es alta (Hardwick 1986; Sackville-Hamilton *et al.* 1987). Las partes que tienen la capacidad de separarse de la planta progenitora y establecerse dando lugar a un individuo fisiológicamente independiente se han llamado ramets, mientras que los individuos genéticos que surgen de un cigoto se conocen como genets (Harper 1981, 1985; Watkinson y White 1985).

Como consecuencia del crecimiento modular, en las poblaciones de especies vegetales los eventos demográficos se pueden presentar en dos niveles, pues los nacimientos y las muertes ocurren tanto a nivel de individuos unitarios como a nivel de módulos. En una población de organismos unitarios, la dinámica se describe a través de los cambios de tamaño de la población total de individuos. Un organismo con crecimiento modular es considerado una población de módulos, cuya dinámica depende de los cambios numéricos en el nacimiento y muerte de éstos. Por otra parte, la estructura de una población de organismos modulares puede ser descrita tanto a través de las edades o estadios de genets como de las edades o estadios de los módulos. La dinámica de una población de módulos en las plantas refleja su crecimiento, que ocurre con base en una arquitectura determinada genéticamente y es además, una forma de exploración y explotación del hábitat que depende en grado sumo de las interacciones ecológicas (Bell 1976, 1991; Cook 1983, 1985; Harper 1980, 1981; Hutchings y Bradbury 1985; Mc Graw y Garbutt 1990).

En una población vegetal el establecimiento de individuos nuevos por vía sexual (genets) o vegetativa (ramets) debe ser diferenciado, ya que demográficamente son dos formas de reclutamiento que tienen un efecto

diferencial en la dinámica y estructura de la población (Watkinson 1986; Harper 1990; Silvertown y Lovett Doust 1993).

Una herramienta importante en el estudio de la ecología de poblaciones de plantas son los modelos matriciales de proyección poblacional, que fueron desarrollados originalmente por Leslie (1945) y Lefkovitch (1965) para poblaciones de animales. El modelo de Leslie fue diseñado para realizar proyecciones de poblaciones estructuradas por edades. El modelo de Lefkovitch permite trabajar con poblaciones estructuradas en estadios o categorías de tamaño y reconocen las diferencias existentes entre las etapas del ciclo de vida de las plantas (van Groenendael *et al.* 1988). Uno de los trabajos pioneros en la utilización de modelos matriciales en poblaciones de plantas fue el desarrollado por Sarukhán y Gadgil (1974) con tres especies del género *Ranunculus*.

En general, los modelos matriciales de proyección poblacional describen el crecimiento de una población para un instante dado y permiten proyectar el futuro de la población, es decir, permiten predecir los cambios numéricos si las condiciones se mantuvieran constantes a largo plazo.

A través de las propiedades asintóticas del modelo se obtienen la estructura estable de estadios o edades de la población, la tasa de crecimiento poblacional (λ) y el valor reproductivo por estadios. Por otro lado, el análisis de sensibilidad mide el impacto de pequeños cambios en las entradas de la matriz sobre λ . Este tipo de análisis permite evaluar las presiones de selección sobre uno o varios rasgos de historia de vida del organismo estudiado. Asociado al concepto de sensibilidad se encuentra el de elasticidad, que mide la contribución proporcional de cada entrada de la matriz a λ . La

elasticidad nos permite realizar comparaciones de los patrones demográficos entre las poblaciones de la misma o diferentes especie en ambientes distintos o a través del tiempo (Law 1983; de Kroon *et al.* 1987; van Groenendael *et al.* 1988; Caswell 1989; Silvertown y Lovett Doust 1993). En el Capítulo 3 se explicará con más detalle los aspectos relacionados con el análisis matricial.

En los últimos 25 años se han llevado a cabo un conjunto de trabajos sobre poblaciones de plantas que han utilizado modelos matriciales de proyección poblacional como una herramienta para estudiar aspectos tales como su dinámica poblacional y las presiones de selección sobre algunas características de historias de vida, además de generar planes de manejo y conservación (Sarukhán y Harper 1973; Sarukhán y Gadgil 1974; Hubbell y Werner 1979; Bierzychudek 1982; Law 1983; Callaghan *et al.* 1984; Kingsolver 1986, de Kroon *et al.* 1987; Martínez-Ramos *et al.* 1988; Mc Graw y Garbutt 1990; Menges 1990; Álvarez-Buylla y García-Barrios 1991; Hernández 1992; Larson 1992; Mendoza 1994; Pavlik 1994; Valverde 1995).

1.3.3 Sucesión ecológica y demografía.

Los cambios en la composición y estructura de una comunidad después de una perturbación o de la creación de sitios abiertos susceptibles de colonización se ha definido como sucesión ecológica (Odum 1969; Drury y Nisbet 1973; White y Pickett 1985; Brewer 1994). A continuación se presentan en forma sintética los principales modelos e hipótesis acerca de la sucesión ecológica. El objetivo de esta sección es dar una visión general de esta vertiente de la ecología y en particular de la demografía como una herramienta en el estudio de la sucesión.

El concepto de sucesión fue acuñado originalmente por Warming en 1896 y por Cowles en 1899 (Krebs 1978), mismos que realizaron estudios de los cambios de las comunidades de dunas templadas en el lago Michigan. Los estudios de Cowles se consideran una aportación clásica a los conceptos de sucesión vegetal. Posteriormente Clements (1916) definió la sucesión como un proceso de eventos graduales y recurrentes que tienden a llevar a las comunidades al equilibrio y es conocida como la hipótesis del monoclimax. Clements plantea que la sucesión empieza con una perturbación o con un sitio abierto, posteriormente llegan especies pioneras que modifican condiciones tanto abióticas como bióticas facilitando el establecimiento de nuevas especies y así sucesivamente hasta obtener una comunidad estable en el tiempo, determinada por las condiciones climáticas predominantes. Por otra parte, Gleason (1926) propuso la "teoría individualista", de acuerdo con la cual la sustitución de especies en el proceso sucesional no tiene una secuencia determinística, ya que cada especie responde de manera específica a las interacciones abióticas y bióticas del habitat. Según esta visión, la sucesión tiene un carácter más individualista, menos predecible y por ende las comunidades no siempre convergen hacia un clímax particular.

Watt (1947) propuso el concepto de sucesión cíclica, el cual postula que las comunidades se encuentran en equilibrio y que los cambios que experimentan no se deben a procesos sucesionales sino a eventos cíclicos a pequeña escala, es decir, una comunidad vegetal presenta un mosaico dinámico de diferentes fases sucesionales.

Engler (1954) contrastó dos modelos sucesionales. El primero es el llamado "florística de relevo", que consiste en el reemplazamiento de una comunidad vegetal por otra. El segundo, conocido como el "composición florística inicial",

que establece que todas las especies diferentes de una comunidad se encuentran presentes, desde el inicio del proceso sucesional, en forma de semilla o propágulo, cada una con una tasa diferencial de establecimiento, crecimiento, reproducción y sobrevivencia a través del tiempo. Es decir, la composición y estructura de la comunidad varía gradualmente sin que exista un reemplazo total de una comunidad por otra.

Whittaker (1975) planteó el concepto de "patrón climático" derivado de la hipótesis clementsiana del monoclímax: en un área con un régimen climático dominante se identifican condiciones climáticas a menor escala (*i.e.* en una zona, una localidad o un microsítio), que se originan de la combinación de un conjunto de factores como son el clima, el suelo, la topografía y los eventos de perturbación. El resultado de la interacción es el conjunto de comunidades vegetales que varían a través de un gradiente ambiental o un patrón climático.

Horn (1976) desarrolló el modelo conocido como "reemplazamiento árbol por árbol", el cual permite predecir los cambios en la composición y estructura de una comunidad arbórea basándose en dos aspectos: 1) la probabilidad que tiene un individuo de ser reemplazado por otro de la misma o de diferente especie en un intervalo de tiempo determinado, y 2) en el supuesto de que, independientemente de la composición inicial de especies, las comunidades convergen hacia una condición de estabilidad.

Connell y Slatyer (1977) plantearon tres posibles mecanismos para el proceso sucesional: la facilitación, la tolerancia y la inhibición. Según el mecanismo de facilitación, las especies pioneras se establecen inicialmente y modifican las condiciones ambientales del medio, generando condiciones adecuadas para

la entrada de otras especies que resultan competitivamente superiores. El mecanismo de tolerancia postula que las especies tardías logran establecerse al mismo tiempo que las pioneras debido a que requieren bajos niveles de recursos para sobrevivir. Las especies pioneras y las tardías coexisten durante un cierto tiempo sin afectarse unas a las otras, sin embargo. Llegará un momento en que las tardías desplazan a las pioneras a través de la competencia. Finalmente, la inhibición es el mecanismo mediante el cual una especie o un conjunto de ellas logran establecerse pero no pueden llegar al estado adulto en presencia de otras, pues es posible que las pioneras inhiban la sobrevivencia de las tardías o viceversa.

El marco teórico en el que se encuentra ubicado este trabajo, considera que el conocimiento detallado de los procesos poblacionales de las especies involucradas en la sucesión es una herramienta para el estudio de los cambios temporales en la estructura y composición de una comunidad (Peet y Christensen 1980). El cambio en las condiciones abióticas y bióticas del medio durante un proceso sucesional provoca modificaciones tanto en la dinámica y estructura de las poblaciones como en la composición de las comunidades. El avance de los procesos sucesionales a través del tiempo trae como consecuencia una serie de cambios en las características físicas, químicas y biológicas ante los cuales las poblaciones responden tanto en un tiempo ecológico como evolutivo. La sucesión ecológica es el resultado de los procesos demográficos de las poblaciones que forman parte de las comunidades en diferentes etapas serales: es decir, los cambios que se llevan a cabo en una comunidad son el resultado de las modificaciones que se originan en las poblaciones de las diferentes especies que las componen. Sin embargo, los estudios sobre sucesión generalmente no toman en cuenta los

parámetros demográficos de las diferentes especies vegetales involucradas. Esto se traduce en un vacío de información sobre el comportamiento de las poblaciones vegetales y su efecto en los diferentes mecanismos y vías sucesionales (Gleason 1927; Peet y Christensen 1980; Thompson 1985; Pickett et al. 1987; Luken 1990; Martínez-Ramos y Samper en prensa).

El estudio de las perturbaciones y la dinámica de claros en las comunidades naturales es un aspecto fundamental en el estudio de la sucesión. Las perturbaciones pequeñas y frecuentes, que abren espacios de colonización dentro de una comunidad, generan un mosaico de parches con diferentes estados sucesionales al interior de la misma. Los sistemas naturales son dinámicos en el tiempo y la frecuencia y la escala de los eventos de perturbación pueden influir de manera decisiva en los procesos sucesionales. El estudio de las perturbaciones y su dinámica nos permite entender su efecto sobre las poblaciones, las comunidades y los ecosistemas a través del proceso sucesional (White y Pickett 1985).

Las perturbaciones son importantes en el proceso sucesional de una comunidad, ya que afectan a las poblaciones que la componen (Tabla 1.1). Las consecuencias de las perturbaciones en la composición y la estructura de una comunidad pueden explicarse a través del estudio demográfico de las poblaciones que la conforman (Bazzaz 1983).

La frecuencia e intensidad de las perturbaciones en una comunidad pueden determinar el ritmo de la sucesión; así, es factible comparar el comportamiento demográfico de poblaciones en zonas con diversos grados de perturbación dentro de una comunidad e identificar las posibles especies clave del proceso sucesional (Paine y Levin 1981; Gross y Werner 1982; Bazzaz

1983; Jacquard y Heim 1983; van Hulst 1992). En este trabajo se considera una especie clave como aquella que genera condiciones y recursos para el establecimiento de otras especies o de sí misma durante el proceso de regeneración de una zona después de una perturbación (Larmuth y Harvey 1978).

Tabla 1.1 Atributos poblacionales que se modifican ante un evento de perturbación (tomado de Bazzaz 1983).

Densidad (número de individuos por unidad de área).

Tasa de crecimiento (λ).

Parámetros demográficos de permanencia, crecimiento y fecundidad.

Estructura genética.

Estructura espacial (patrones de dispersión).

Estructura poblacional (abundancia relativa por edad o estadio).

Interacciones ecológicas (competencia, depredación, mutualismo, etc.).

En este trabajo se toma el concepto de perturbación como fue definido por Pickett *et al.* (1989), es decir, como el cambio en la estructura mínima de un nivel de organización causado por un factor externo. La estructura mínima corresponde a los componentes que forman un nivel de organización o sistema y la manera en que interactúan. Un factor externo se refiere a elementos o agentes que no pertenecen al sistema, incluso de niveles de organización superior. Rykiel (1985) plantea la diferencia entre disturbio y perturbación; el primero es la causa o el agente externo que origina un cambio en un sistema y la segunda es la respuesta de los componentes de un sistema ante un agente externo o disturbio.

1.3.4 Restauración ecológica.

La sucesión es el marco conceptual en el que se basa la restauración ecológica (Jordan III *et al.* 1990). Las comunidades que han sido perturbadas por eventos naturales o de origen antropogénico presentan procesos de sucesión. El objetivo de la restauración ecológica es obtener una comunidad biológica semejante a la original, a través de la manipulación de los procesos sucesionales. Dependiendo de una serie de factores como la acción del hombre, la presencia o ausencia de dispersores y el tiempo relativo de colonización de ciertas especies claves, la comunidad resultante puede reunir una serie de características deseables, como una alta biodiversidad, o indeseables, como una baja tasa de formación de suelo. Así, la restauración constituye también una manipulación del medio para llevar a una comunidad hacia la dirección que se considere conveniente en un momento dado (Bradshaw 1990; Jordan III *et al.* 1990; Soberón 1990; Soberón *et al.* 1991; Martínez Romero 1996).

Realizar una restauración ecológica implica poner a prueba la teoría de la sucesión (Bradshaw 1983) o lo que Harper *et al.* (1990) y Ewel (1990) llaman la "Prueba Ácida" de nuestro conocimiento. Entender eventos tales como la sucesión primaria, la sucesión secundaria, los diferentes mecanismos que se han propuesto para explicar la invasión de especies, la importancia del banco de semillas en la regeneración de comunidades, la identificación de especies clave en el proceso sucesional y su comportamiento demográfico, los procesos fenológicos, el papel que desempeñan las perturbaciones y la formación de claros en la estructura de una comunidad y la dinámica de ciclos biogeoquímicos, nos permitirá identificar los factores más relevantes del proceso y posteriormente su manipulación para acelerar la vía sucesional que

recupere, en lo posible, la composición de especies y las interacciones ecológicas del ecosistema original (Bradshaw 1983, 1990).

El conocimiento de los procesos sucesionales a través de diferentes enfoques (como el ecofisiológico, el poblacional y el sinecológico) permite generar un plan de manejo para llevar a cabo una restauración ecológica (Baines 1989; Luken 1990). Un estudio de ecología de poblaciones de las especies clave de la sucesión en una comunidad determinada generará hipótesis para predecir las posibles vías sucesionales y en última instancia, manipularlas.

1.4 Objetivos e hipótesis.

El presente trabajo es un estudio demográfico comparativo de dos poblaciones de *Sedum oxypetalum* dos ambientes contrastantes en el PECM ubicado en el Ajusco Medio: un matorral xerófilo conservado y uno perturbado. Se describen los patrones de comportamiento demográfico en los diferentes estadios del ciclo de vida y se explora el efecto de dichos patrones sobre la estructura, la dinámica y la tasa de crecimiento en los dos matorrales. El estudio permite comparar la demografía de las dos poblaciones en sitios con diferente grado de perturbación y sugerir el posible papel que juega *Sedum oxypetalum* en el proceso de la sucesión natural de la zona.

Objetivo general.- Describir el comportamiento poblacional de *Sedum oxypetalum* en un matorral xerófilo conservado y uno perturbado, con el fin de analizar el efecto de una perturbación sobre la demografía de la especie y generar hipótesis sobre el papel que ésta desempeña en el proceso sucesional de la zona.

Objetivos particulares:

- 1) Cuantificar la densidad y el patrón de distribución de los individuos, y describir la estructura poblacional en los dos matorrales.
- 2) Modelar, a través de una matriz de proyección poblacional, la demografía de las poblaciones en los dos matorrales con el fin de estimar la tasa de crecimiento (λ), la estructura estable de estadios y el valor reproductivo por estadio.
- 3) Establecer las partes del ciclo de vida que contribuyen de manera más importante en la determinación del valor de λ y determinar cuál es la contribución relativa de los parámetros demográficos a λ .
- 4) Identificar experimentalmente el efecto de algunos factores (i.e. humedad, grosor del tallo) sobre la formación de raíces adventicias que permiten el establecimiento de ramets, como proceso relevante en el comportamiento demográfico de *Sedum oxypetalum*.

2. Área de estudio y especie.

2.1 El Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM).

El PECM se localiza al suroeste del Distrito Federal en la porción norte de la delegación Tlalpan y se encuentra dentro del área de Conservación Ecológica del Distrito Federal. EL PECM se encuentra ubicado en la porción superior del derrame del Xitle que a su vez, forma parte de la serranía media del Ajusco entre los 19° 14' y 19° 16' de latitud norte y los 99° 15' y 99° 10' de longitud oeste, y entre las cotas altitudinales de 2400 y 2900 m.s.n.m (Fig. 2.1: Soberón *et al.* 1991) .

El PECM está parcialmente delimitado por malla ciclónica y cuenta con tres grupos de policía montada que se encargan de la vigilancia. La vía principal de acceso al Parque es por la carretera Picacho-Ajusco y existen dos entradas, una a la altura del km 5.7 que es conocida como la "Primavera" y la otra como la entrada de "Lomas" que se encuentra en el km 6 (Fig. 2.2). Dentro del PECM se encuentra un predio conocido como Lomas del Seminario que estuvo sujeto a la invasión de precaristas, la cual generó asentamientos irregulares. Como consecuencia resultaron fuertemente alteradas 350 ha de vegetación original (DDF 1989).

La zona de estudio pertenece a la provincia fisiográfica del Eje Neovolcánico Transversal y tiene su origen a partir de dos unidades geológicas. La primera es de origen volcánico y corresponde a la Formación Chichinautzin, del Pleistoceno-Holoceno, que en la zona está representada por la actividad de los volcanes Xitle, Xicontle y Cuazontle. La segunda pertenece a la Formación de las Cruces, del Plioceno, esta unidad es la más antigua dentro del Parque, con una edad aproximada de 8 millones de años. Esta montaña está formada

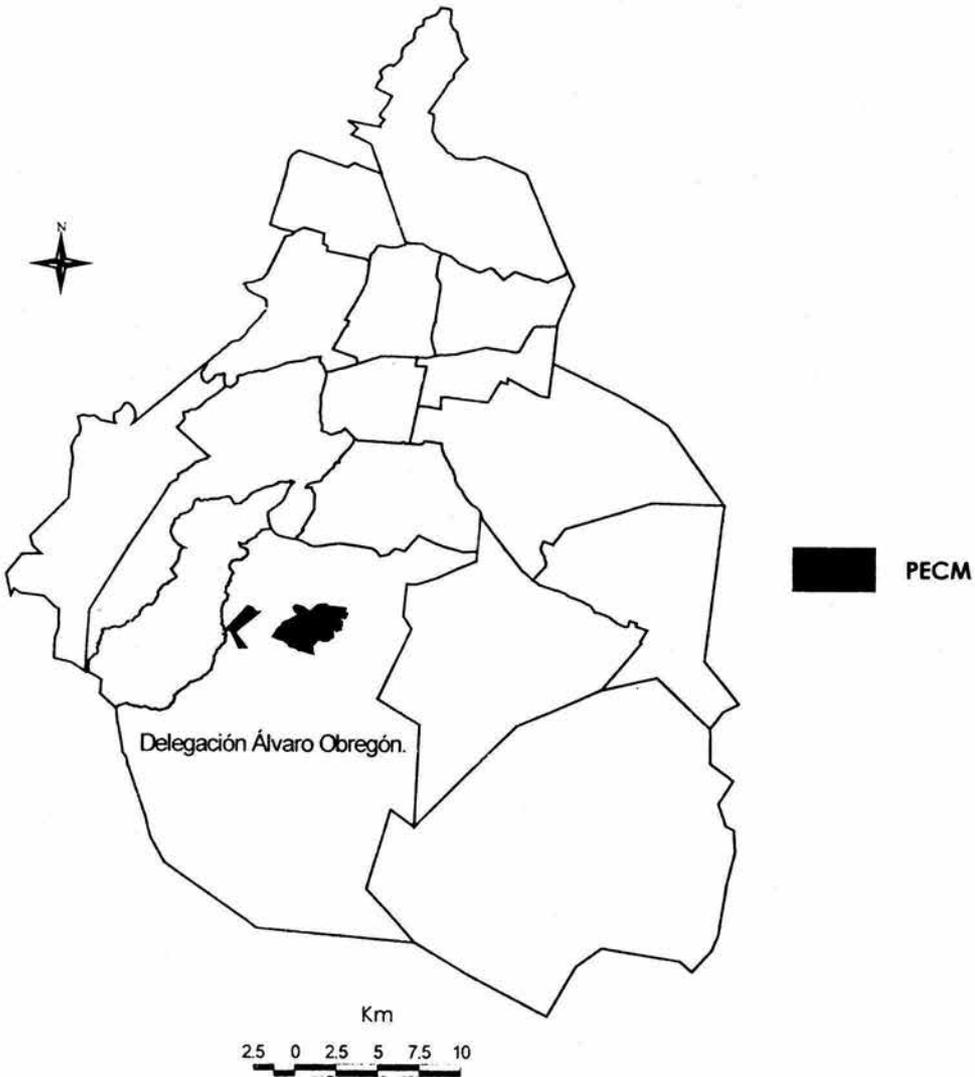


Figura 2.1. Ubicación del Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM).



Figura 2.2. Ubicación y acceso al Parque Ecológico de la Ciudad de México (PECM).

por rocas eruptivas de andesita, de textura uniforme y color rosado. En el área que hoy abarca el PECM, las erupciones del Xitle y de conos adyacentes, cubrieron de tobas en forma digitada a la formación pliocénica hace aproximadamente 2000 años, dando origen a un patrón sumamente heterogéneo de sustratos (Enciso de la Vega 1970; Lugo-Hubp 1984; Vázquez y Jaimes 1989).

Según Álvarez (1992) el clima de la zona es Cb'(w²)(w)ig o templado semifrío, el más húmedo de los subhúmedos, con lluvias en verano y marcha tipo ganges (García 1981). La precipitación promedio anual es de 1200 mm, que corresponde a una de las pluviosidades más altas de la Cuenca de México. La época de lluvias abarca de junio a octubre y la seca es de noviembre a mayo. La temperatura media anual es de 18°C, siendo la época más calurosa durante los meses de marzo a junio (Fig. 2.3). El PECM forma parte del área principal de recarga del sistema de acuíferos del Valle de México, debido principalmente a la permeabilidad del sustrato de composición basáltica y/o andesítica (Cortés *et al.* 1989).

2.1.1 El matorral xerófilo.

Entre los tipos de vegetación que se distinguen en el PECM se encuentran el bosque de pino-encino, el bosque de encino y el matorral xerófilo. Las características distintivas de los matorrales xerófilos son la fisonomía arbustiva y las adaptaciones de las plantas a la aridez. El matorral xerófilo del PECM es clasificado por Rzedowski (1954) como una asociación llamada *Senecionetum praecosis*, donde la especie dominante y más típica del estrato arbustivo es *Senecio praecox*. En las áreas de matorral xerófilo el sustrato es de origen

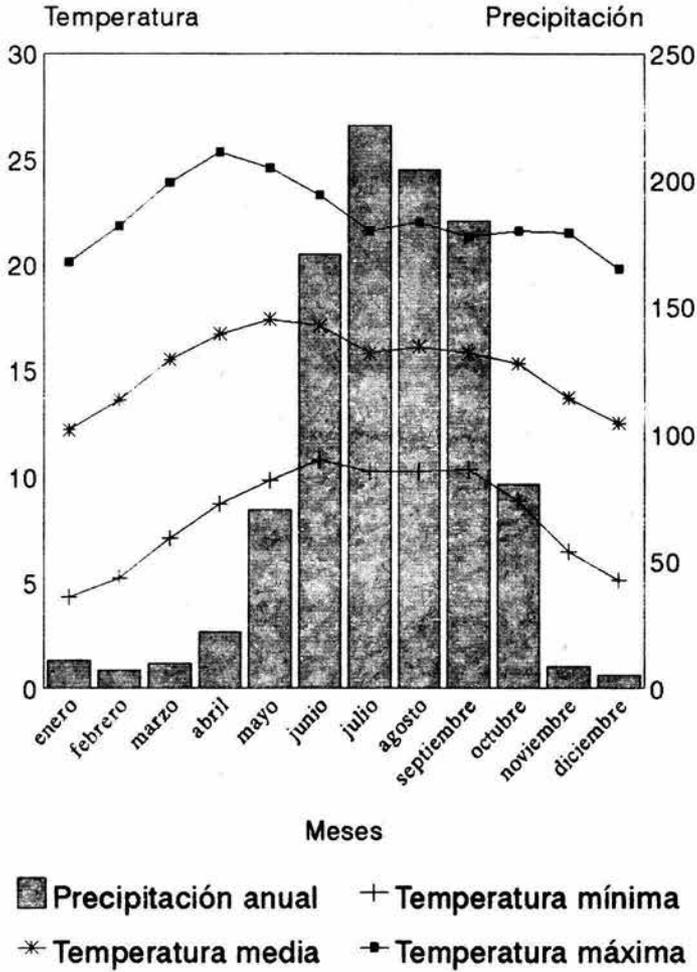


Figura 2.3. Climograma del Ajusco Medio. Datos obtenidos de la estación meteorológica "Desviación Alta al Pedregal" (2600 msnm, latitud N 19° 17' y longitud W 99° 15') para un periodo de 22 años (Álvarez 1992).

volcánico, con una alta heterogeneidad topográfica y con escasa formación de suelo, lo que determina la aridez de la zona.

En la comunidad de *Senecio praecox* están muy bien representados los estratos rasante (líquenes como *Buellia* sp, *Lecarona* sp, *Parmelia digitulata*), herbáceo (*Muhlenbergia robusta*, *Loeselia mexicana*, *Ipomoea hirsutula*) y arbustivo (*Senecio praecox*, *Sedum oxypetalum* y *Wigandia* sp.) mientras que el estrato arbóreo no se encuentra representado (Rzedowski 1954).

El matorral xerófilo del PECM pertenece a la comunidad vegetal que se estableció en el derrame volcánico del Xitle, es decir, el *Senecionetum praecosis* del Pedregal de San Angel. Sin embargo, la parte del derrame donde se encuentra el PECM se ha desarrollado en condiciones de altitud, de tipo de clima y de tipo de sustrato diferentes en comparación con el Pedregal de San Angel. La altitud del matorral del Pedregal de San Angel es de 2250 m.s.n.m y la del matorral del PECM es 2600 m.s.n.m. El clima en el Pedregal de San Angel es menos frío y húmedo que el del matorral del PECM (Álvarez 1992). Las diferencias en cuanto al tipo de lava son la textura y la composición química: en el matorral del Pedregal San Angel el tipo de lava es pahoehoe y en el matorral del PECM el tipo de lava es ah-ah (Carrillo 1995). Estos aspectos han generado diferencias en cuanto a la composición y la abundancia de las especies entre los dos matorrales, por ejemplo, *Sedum oxypetalum* es la especie más frecuente del estrato arbustivo del matorral xerófilo en el PECM (Soberón et al. 1991), mientras que en el Pedregal de San Angel es *Senecio praecox* (Rzedowski 1954).

De acuerdo a su estado de conservación se distinguen dos tipos de matorrales xerófilos en el PECM: el matorral xerófilo conservado y el matorral xerófilo

perturbado. El matorral conservado se localiza en las laderas y en las zonas altas del parque, donde existe escasa formación de suelo, y alcanza una altura promedio entre 1.5 y 2 m. Es un matorral muy denso en el que domina la "siempre viva" (*Sedum oxypetalum*). En menor densidad se encuentran algunos individuos de "palo loco" (*Senecio praecox*) y magueyes (*Agave* sp.). Aproximadamente el 30% de los individuos muestreados en esta zona pertenecen a *Sedum oxypetalum*. Otras especies que se encuentran con frecuencia en este matorral son *Lamourouxia* sp, "mirtos" (*Salvia mexicana*), nopales (*Opuntia* sp.) y helechos de varias especies (Soberón et al. 1991).

El matorral perturbado ocupa aproximadamente 350 hectáreas y se caracteriza por presentar una vegetación poco densa. La perturbación se originó por el establecimiento en 1986 de asentamientos humanos irregulares que dañaron en forma severa la zona de matorral xerófilo y parte del bosque de encino. La perturbación consistió en la remoción de la vegetación y la alteración del sustrato, para dar entrada a equipo y material de construcción. En 1988 la zona fue desalojada por el Departamento del Distrito Federal y la Delegación de Tlalpan; en algunas partes quedaron restos de material, escombros, y trazos de caminos y veredas. A pesar del evento de perturbación, la zona aún contiene fragmentos aislados de matorral original.

Actualmente, el matorral perturbado se encuentra en un estado de sucesión temprana dominada en su mayor parte por tepozanes (*Buddleia cordata*); árboles secundarios comunes en el Valle de México. También son frecuentes los nopales (*Opuntia* sp.), los magueyes (*Agave* sp.) y el chapulixtle (*Dodonaea viscosa*). En el estrato herbáceo se encuentran el jarrito (*Penstemon roseus*), las dalias (*Dahlia* sp.), el mirto (*Salvia mexicana*), la begonia (*Begonia gracilis*), el

gordolobo (*Gnaphalium oxyphyllum*) y la flor azteca (*Sprekelia formosissima*) (Soberón et al. 1991).

2.2 *Sedum oxypetalum* Kunth (Crassulaceae).

2.2.1 Morfología y dispersión vegetativa.

Sedum oxypetalum es un arbusto perenne, suculento y de porte erecto. El tallo principal tiene un diámetro aproximado de 20 a 40 cm, es de color café rojizo y de corteza exfoliante, y las ramas se dividen dicotómicamente. Las inflorescencias se producen en cimas terminales con pocas o muchas flores y las infrutescencias son deciduas después de la época de fructificación. Las hojas tienen una forma oblanceolada y son de textura papilosa; su disposición en las ramas es alternada y son deciduas después de la floración (Fig. 2.4; Clausen 1959; Rzedowski y Rzedowski 1985). La mayoría de las especies del género *Sedum* presentan células secretoras de taninos (idioblastos) que se encuentran en el parénquima y en la epidermis (Esau 1977).

La formación de raíces adventicias se ha observado en gran parte de las especies del género *Sedum* y su desarrollo es sumamente importante en la propagación vegetativa de tallos y hojas (Clausen 1959, 1975; Esau 1977). La formación de ramets es un evento frecuente en el ciclo de vida de *Sedum oxypetalum*. Las ramas se fragmentan a causa de un daño mecánico, y caen en sitios cercanos al individuo que las formó. Las ramas fragmentadas de *Sedum oxypetalum* tienen la capacidad de producir raíces adventicias, lo que permite el establecimiento de un individuos fisiológicamente independientes o ramets. La producción de raíces adventicias generalmente es favorecida en la

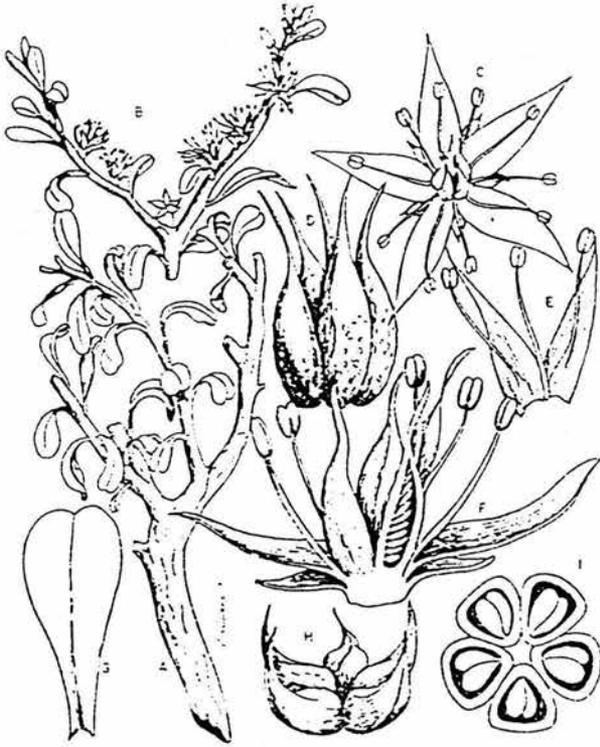


Figura 2.4. *Sedum oxypetalum* H.B.K. A, una rama; B, inflorescencia; C, flor; D, carpelos; E, estambres; F, corte de una flor; G, hoja; H, folículos; I, corte de ovario; (Sánchez 1974)

época de lluvias y permite el establecimiento de ramets incluso sobre los troncos de encinos (obs. pers.).

2.2.2 Fenología.

El período de crecimiento y de floración empieza con la época de lluvias. La floración se presenta de junio a agosto y la fructificación de agosto a octubre. La caída de las hojas y las puntas de las ramas, junto con la dehiscencia de los frutos, se presenta de noviembre a marzo. El tipo de flor es actinimórfica (división radial), el fruto es un aquenio, el síndrome de dispersión es esclerócoro (por viento) y se sugiere que las flores pueden ser polinizadas por abejas (Martínez Romero M.M 1997).

2.2.3 Distribución y relaciones biogeográficas.

Sedum oxypetalum es endémica del Eje Neovolcánico Transversal (Fig. 2.5). Se localiza desde el oeste de la Sierra Nevada hasta la región volcánica de Michoacán (Clausen 1959). Ha sido registrada en la parte sur del Valle de México, en Texcoco, San Bartolo, Contreras, las delegaciones de Tlalpan, Coyoacán (el Pedregal de San Angel), Milpa Alta y en Amecameca, entre las cotas altitudinales de 2300 y 2700 m.s.n.m (Rzedowski 1954; Barocio 1963; Rzedowski y Rzedowski 1985). Se encuentra en zonas con un sustrato de origen volcánico, preferentemente en las hondonadas y huecos que se formaron en la roca. También lo podemos encontrar, aunque con mucho menor frecuencia, en bosques de encino y de coníferas (Clausen 1959; Rzedowski y Rzedowski 1985).

La vegetación del derrame del Xitle desde un punto de vista biogeográfico, pertenece a la Provincia de la Altiplanicie de la Región Xerófitica Mexicana del Reino Neotropical en la división florística de México propuesta por Rzedowski



Figura 2.5. Distribución geográfica del género Sedum (Clausen 1959).

(1991). Sin embargo, *Sedum oxypetalum* tiene un origen biogeográfico, que difiere de la provincia a la que pertenece, es un elemento de origen holártico (Herrera y Almeida 1994). Clausen (1959, 1975) menciona que a pesar de que el género *Sedum* es de origen nortño, el endemismo en el Eje Neovolcánico Transversal (29 especies endémicas en 97,000 km²) es mayor que en Norte América (30 especies endémicas en 21,000,000 km²).

2.2.4 Metabolismo Ácido Crasuláceo (MAC) y el género *Sedum*.

La gran mayoría de las crasuláceas presentan el Metabolismo Ácido Crasuláceo (MAC). El contenido de ácido málico en el tejido fotosintético se acumula durante la noche, es decir, cuando el potencial hídrico disminuye, por lo tanto se presenta un balance positivo de absorción de CO₂ y una tasa de transpiración de agua mucho menor. En las especies vegetales que presentan el MAC el ahorro de agua es más eficiente que en plantas que no lo presentan. Las plantas con MAC presentan un conjunto de características tanto ecofisiológicas como ecológicas que les permiten establecerse en hábitats con una alta deficiencia hídrica. Una característica anatómica de las crasuláceas es la succulencia, que es la tendencia de incrementar el cociente volumen/superficie, ya sea en tallos o en hojas (Kluge y Ting 1978).

Para el género *Sedum* se ha registrado la presencia del MAC, lo que parece estar relacionado con su capacidad para habitar zonas donde la humedad es un factor limitante para la sobrevivencia y el crecimiento (Clausen 1959, 1975; Kluge y Ting 1978). Gurevitch *et al.* (1986) y Kalisz y Teeri (1986) encontraron que *Sedum wrightii* es una especie donde la eficiencia del MAC varía dependiendo de la disponibilidad de humedad en el medio, es decir, en hábitats donde la humedad no es un factor limitante la eficiencia del MAC es sumamente baja, y en hábitats con una deficiencia hídrica la mayor parte del

año el MAC presenta una alta eficiencia. Gravatt y Craig (1992) realizaron un estudio comparativo sobre el metabolismo fotosintético de cinco especies del género *Sedum*. *S. integrifolium* y *S. ternatum* son especies que presentaron un MAC facultativo, es decir, en condiciones de saturación de humedad no se presentó el MAC, a diferencia de lo que ocurrió en condiciones de deficiencia hídrica. En *S. telephioides* y *S. nuttallianum* se presenta el MAC: sin embargo, su eficiencia se modifica dependiendo de las condiciones hídricas. *S. wrightii* presentó MAC tanto en condiciones secas como húmedas.

2.2.5 Estudios ecológicos en el género *Sedum*.

Los estudios ecológicos con un enfoque poblacional en el género *Sedum* son escasos. En la revisión bibliográfica sólo se encontró un trabajo donde se estudió el comportamiento poblacional de *Sedum smallii*, una crasulácea anual (Sharitz y McCormick 1973). Una de las conclusiones importantes de ese estudio fue que *Sedum smallii* puede establecerse en habitats donde se presentan niveles de humedad bajos y con formación de suelo escasa. Las características anteriores permiten a *Sedum smallii* colonizar habitats abiertos donde los procesos de sucesión apenas inician. Otra especie de éste género, *Sedum acre*, se establece en habitats abiertos (i.e. dunas costeras), es colonizadora de zonas con poco suelo y bajo contenido de humedad, es decir, Ise ha clasificado como una especie tolerante el "estrés" (Grime et al. 1989). Mazzoleni y Ricciardi (1993) encontraron que *Sedum cepea* fue una de las especies primarias en la colonización del derrame volcánico del Vesuvio. Por otro lado, *Sedum acre* fue la única planta vascular dentro de una comunidad dominada por líquenes y briofitas, donde el proceso de sucesión primaria apenas iniciaba (Baur et al. 1995)

Soberón *et al.* (1991) reconocen en su estudio de la vegetación del área principal del PECM a *Sedum oxypetalum* como **especie indicadora** del matorral conservado y del bosque abierto, mientras que en el matorral perturbado se encuentra con mucha menor frecuencia.

2.2.6 Utilidad.

En el Códice Badiano se reconocen al menos dos especies del género que son *Sedum dendroideum* (tetzmittl) y *Sedum oxypetalum* (texiyotl). En el código se menciona que *Sedum oxypetalum* se utilizaba para la desinflamación de las mejillas y como loción en el caso de quemaduras (Clausen 1959).



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

3. Método

Este estudio se llevó a cabo durante dos años y medio, de enero de 1993 a octubre de 1995. El trabajo de campo se efectuó en las siguientes fases: elección de sitios, ubicación de cuadros permanentes, marcaje, censos, toma de datos anualmente, colecta de inflorescencias y semillas. En marzo de 1994 se realizaron experimentos de germinación en cámaras de ambientes controlados y de formación de raíces adventicias en el invernadero. A continuación se describirá de manera detallada cada una de las fases del trabajo de campo, así como las propiedades de los modelos poblacionales de proyección matricial y la forma como se construyeron las matrices poblacionales.

3.1 Elección de sitios de muestreo y ubicación de cuadros permanentes.

3.1.1 Elección de los matorrales.

La zona del PECM en la que se realizó este trabajo, en lo sucesivo denominada zona principal, abarca una superficie de unas 70 hectáreas y está delimitada al sur por la vía del ferrocarril, al norte por el camino llamado Periodistas y al oeste por Tlalpuente.

En la zona principal se encuentra el matorral xerófilo perturbado que contiene remanentes del matorral original. Al sur del parque, fuera de la zona perturbada; se encuentra un matorral xerófilo conservado denominado matorral de *Sedum oxypetalum* por Soberón *et al.* (1991). Se eligieron dos sitios para describir la demografía de *Sedum oxypetalum*: uno en el matorral conservado y otro en el matorral perturbado. En cada sitio se delimitó una zona

para realizar el muestreo: para el matorral conservado fue de 50 x 80 m, delimitada por un fragmento de bosque abierto de encinos, y para el matorral perturbado fue de 70 x 80 m, correspondiente a una ligera depresión. Es importante aclarar que en gran parte del matorral perturbado no se encuentran individuos de *Sedum oxypetalum*, por lo que era importante elegir un sitio donde sí se encontraran individuos de la especie. Los dos matorrales tienen características semejantes en cuanto a la topografía y al sustrato, sin embargo difieren en su estado de conservación.

3.1.2 Cuadros permanentes

Las áreas de muestreo de los dos sitios fueron divididas en cuadros de 2 x 2 m y se eligieron al azar 23 cuadros por sitio. Es decir, el área total censada fue de 92 m² por sitio. Para ubicar los cuadros, se colocaron estacas en las esquinas. Las estacas se enumeraron, en grupos de cuatro, del 1 al 23, lo que permitió identificar cada cuadro al realizarse los censos y los muestreos.

3.2 Densidad, patrón de distribución y registro de datos.

3.2.1 Censo y marcaje.

Se realizó un censo en junio de 1993, contando el número total de individuos de *Sedum oxypetalum* dentro de cada cuadro. Estos individuos fueron etiquetados y numerados con marcas de "dymo" para su posterior identificación. Los datos resultantes permitieron obtener el número absoluto de individuos, la densidad y el patrón de distribución para cada sitio.

3.2.2 Registro de datos.

En el mes de julio de 1993 se obtuvieron la cobertura y la altura para cada individuo marcado. Estas medidas permitieron establecer los estadios de crecimiento para analizar el comportamiento demográfico de *Sedum oxypetalum* en los dos matorrales. La medición de estos parámetros se llevó a cabo anualmente, en julio de 1994 y de 1995, como se explica a continuación:

La cobertura se estimó tomando dos medidas ortogonales del diámetro de la copa de la planta (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974). Se colocaron dos marcas con pintura que se ubicaron exactamente en línea recta debajo del punto de partida donde se medía cada uno de los diámetros. A partir de estas marcas fue posible volver a medir la cobertura en el mismo punto al siguiente año.

La altura se tomó de la base del arbusto a la punta de la copa. Al inicio del estudio se marcó la base del arbusto con una muesca pintada con un plumón de tinta indeleble. Al cabo de un año, gracias a esta marca fue posible determinar cuánto había crecido cada individuo. Algunos de los individuos evaluados se ramificaban desde la base y en este caso la muesca se ubicaba en la base de la rama más alta del arbusto.

3.3 Modelos poblacionales de proyección matricial.

Los modelos matriciales de crecimiento poblacional fueron desarrollados inicialmente por Bernardelli (1941 en Caswell 1989) y por Lewis (1942 en Caswell 1989), sin embargo su aplicación en el área de ecología de poblaciones se debe a Leslie (1945). La matriz de Leslie reconoce a los individuos de una

población estructurada por edades. Posteriormente Lefkovitch (1965) propuso un modelo general en el que clasifica a los individuos de una población en función de alguna categoría de estado (*i.e.* estadio o tamaño).

Los modelos matriciales de proyección poblacional permiten analizar la dinámica de poblaciones estructuradas, es decir, reconocen las diferencias en el comportamiento demográfico entre individuos de diferente tamaño, edad y/o estadio. Estos modelos se basan en un conjunto de supuestos, como considerar que los recursos son ilimitados, que el ambiente es constante y que la población es cerrada. Por otro lado, ignoran la estocasticidad demográfica y no incluyen aspectos de denso-dependencia. Estos modelos permiten proyectar la dinámica poblacional bajo un conjunto de condiciones dadas y reconocer las características de historias de vida que pueden ser utilizadas para evaluar las consecuencias, a largo plazo, de cambios hipotéticos en el ciclo de vida (van Groenendael *et al.* 1988; Caswell 1989).

Las matrices son herramientas matemáticas que permiten manipular una gran cantidad de datos en forma resumida (Begon y Mortimer 1986). Una matriz es un arreglo rectangular de símbolos con dimensiones $m \times n$, donde m es el número de renglones y n es el número de columnas. Los elementos de una matriz de proyección poblacional resumen los diferentes procesos demográficos que se presentan a lo largo del ciclo de vida de un organismo, por lo que existe una correspondencia entre la gráfica del ciclo de vida del organismo seleccionado y su representación a través de un modelo matricial de crecimiento poblacional (Caswell 1989).

Una de las propiedades asintóticas de las matrices es la ergodicidad la cual consiste en que el comportamiento de una población a largo plazo es

independiente de las condiciones iniciales. La convergencia a una tasa constante de crecimiento poblacional (λ) y a una estructura estable de edades o estadios son consecuencia del comportamiento ergódico de las matrices de proyección poblacional. El objetivo de una proyección matricial es examinar el comportamiento de una población en el futuro bajo el supuesto de que las condiciones permanecen constantes a través del tiempo (Caswell 1989).

3.3.1 Gráfica del ciclo de vida y matrices de proyección poblacional.

Los procesos demográficos de una población estructurada por categorías o por tamaños se pueden representar a través de una gráfica del ciclo de vida. En la gráfica del ciclo de vida cada círculo representa a uno de los estadios o categorías de tamaño, y las flechas son las posibilidades de vinculación entre las diferentes categorías, es decir, las transiciones o contribuciones de un estadio a otro a través del crecimiento, la sobrevivencia y la fecundidad (Hubbell y Werner 1979; Caswell 1989; Fig 3.1).

Una matriz de proyección poblacional sintetiza las probabilidades de crecimiento, de permanencia, de propagación clonal y de fecundidad de los individuos de cada una de los estadios del ciclo de vida de un organismo. Cada entrada de la matriz representa las probabilidades de transición o las contribuciones de una categoría a otra del tiempo t al tiempo $t+1$. Sobre la diagonal principal de la matriz se presenta la probabilidad que tienen los individuos de cada categoría de permanecer en ella durante el intervalo de tiempo t al tiempo $t+1$. Los elementos que se ubican debajo de la diagonal principal contienen las probabilidades de transitar de una categoría a otra posterior en este mismo intervalo. Los elementos ubicados por encima de la diagonal principal representan las probabilidades de contribuir una categoría

anterior (a través de la formación de ramets o de la disminución de tamaño). Por último, el primer renglón contiene las contribuciones de fecundidad de cada una de las categorías reproductivas a la primera categoría (Silvertown *et al.* 1993; Fig. 3.2).

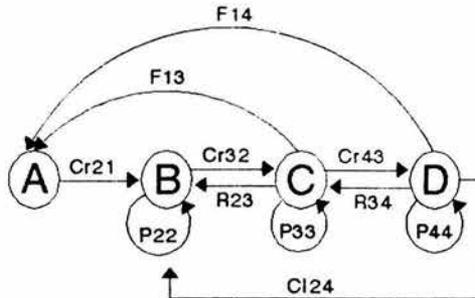


Figura 3.1. Diagrama hipotético del ciclo de vida de un organismo clonal. F=fecundidad, Cr=crecimiento, P=permanencia, R=retrocesión y Cl=clonación.

		t			
		Fecundidad			
		A	B	C	D
t+1	A	0	0	F13	F14
	B	Cr21	P22	R23	Cl24
	C	0	Cr32	P33	R34
	D	0	0	Cr43	P44
		Crecimiento		Sobrevivencia	

Figura 3.2. Construcción de la matriz de transición basada en la Fig. 3.1. P_{ij} = sobrevivencia, Cr_{ij} = crecimiento, Cl_{ij} = contribución de ramets, R_{ij} = retrocesión y F_{ij} = contribución reproductiva. En líneas punteadas se presentan las regiones de la matriz que se toman en cuenta para construir el triángulo demográfico propuesto por Silvertown *et al.* 1992.

3.3.2 El modelo básico.

El modelo matricial básico que describe el crecimiento poblacional está dado por la ecuación:

$$\mathbf{n}_{(t+1)} = \mathbf{A}\mathbf{n}_{(t)} \dots \dots \dots (\text{ec 3.1})$$

donde \mathbf{A} es una matriz cuadrada (de dimensiones $m \times m$, donde m es el número de categorías), no negativa (cuyas entradas son iguales o mayores de 0); $\mathbf{n}(t)$ y $\mathbf{n}(t+1)$ son los vectores poblacionales que describen la abundancia relativa de los individuos en cada categoría en los tiempos t y $t+1$, respectivamente. Cada entrada a_{ij} de la matriz \mathbf{A} , es la contribución promedio per cápita de la categoría de tamaño j al tiempo t a la categoría de tamaño i al tiempo $t+1$. Según el modelo de Lefkovich cada una de las categorías de la población puede contribuir potencialmente a cualquier categoría incluyendo la suya (van Groenendael *et al.* 1988).

Se multiplica la matriz de transición \mathbf{A} por el vector que contiene las abundancias de cada uno de los estadios del ciclo de vida al tiempo t obtienen las abundancias relativas de estas mismas categorías al tiempo $t+1$ (Caswell 1989). Suponiendo que los elementos a_{ij} de la matriz \mathbf{A} permanecen constantes, la matriz se puede multiplicar reiteradamente (*i.e.* iterar) por cada uno de los vectores resultantes (\mathbf{n}_t) cuantas veces se quiera:

$$\begin{aligned} \mathbf{n}_{t+1} &= \mathbf{A}\mathbf{n}_t \\ \mathbf{n}_{t+2} &= \mathbf{A}\mathbf{n}_{t+1} \\ \mathbf{n}_{t+3} &= \mathbf{A}\mathbf{n}_{t+2} \\ &\downarrow \\ \mathbf{n}_{t+1} &= \mathbf{A}\mathbf{n}_t \dots \dots \dots (\text{ec.3.2}) \end{aligned}$$

3.3.3 Tasa de crecimiento poblacional (λ).

Si se repite el proceso de iteración de la matriz un número de veces suficiente la población llegará a cambiar en el tiempo a una tasa de crecimiento constante y las abundancias relativas por estadio se mantienen constantes, es decir, la población adquiere una estructura estable de categorías o estadios. La tasa de crecimiento poblacional (λ) es un valor escalar que se define como el valor propio dominante de la matriz **A**. El tamaño de la población (N) al tiempo $t+1$ es igual a su tamaño inicial multiplicado por la tasa de crecimiento poblacional:

$$N_{t+1} = \lambda N_t \dots \dots \dots (\text{ec.3.3}).$$

Esto permite reconocer si la población está creciendo ($\lambda > 1$), disminuyendo en tamaño ($\lambda < 1$) o bien, si se encuentra en equilibrio ($\lambda = 1$). Una matriz cuadrada ($m \times m$) tiene un conjunto de m valores propios; entre ellos que hemos llamado dominante o λ_1 . El segundo valor propio en magnitud absoluta también es relevante demográficamente, pues se utiliza para definir el cociente de amortiguamiento:

$$p = \lambda_1 / \lambda_2 \dots \dots \dots (\text{e.c.3.4})$$

donde λ_1 es el valor propio dominante y λ_2 el segundo valor propio. El cociente de amortiguamiento determina la tasa a la que la población converge hacia la estructura estable de categorías. El comportamiento transitorio de λ está relacionado con la convergencia a la estructura estable de estadios, es decir, el número de iteraciones necesarias para llegar a la estabilidad tanto de λ como de la estructura poblacional (Caswell 1989).

3.3.4 Estructura estable de estadios y valor reproductivo.

Algunas de las propiedades asociadas a λ son el vector propio derecho (\mathbf{w}) y el vector propio izquierdo (\mathbf{v}).

El vector propio derecho (\mathbf{w}) esta asociado a λ y representa la estructura estable, es decir, corresponde a la proporción relativa de individuos en cada categoría cuando la población este creciendo a una tasa de crecimiento poblacional constante (λ). Este vector tiene la siguiente propiedad:

$$\mathbf{A} \mathbf{w} = \lambda \mathbf{w} \dots \dots \dots (\text{e.c. 3.5})$$

es decir, existe un vector tal que resulta lo mismo multiplicar la matriz por ese vector que el vector por un escalar, que en este caso es λ .

El vector propio izquierdo (\mathbf{v}) representa la distribución del valor reproductivo. Este vector presenta la siguiente propiedad:

$$\mathbf{v}' \mathbf{A} = \lambda \mathbf{v}' \dots \dots \dots (\text{e.c. 3.6})$$

donde \mathbf{v}' indica el vector \mathbf{v} transpuesto. El valor reproductivo por categoría se interpreta como el valor presente de la progenie futura de un individuo promedio de esa categoría (van Groenendael *et al.* 1988; Caswell 1989).

3.4 Estructura poblacional.

3.4.1 Elección de la variable de estado.

Para construir las matrices de proyección poblacional fue necesario subdividir a la población en categorías para poder estimar las pobabilidades de

transición entre estas y cuantificar la fecundidad promedio de los individuos de cada de ellas. A continuación se describe el criterio que se utilizó para definir las categorías:

La variable de estado que se eligió fue el volumen de los individuos. Este se obtuvo como el volumen de un cono circular recto, utilizando las medidas de cobertura y altura de la siguiente forma:

$$V = \frac{1}{3}\pi r^2 h \dots\dots\dots (\text{ec } 3.7)$$

donde V es el volumen del cono, r es el radio y h es la altura. En la ecuación 3.1 el área del círculo (πr^2) y la altura (h) son equivalentes a la medida de cobertura y altura respectivamente de un individuo de *Sedum oxypetalum*. Al sustituir en el lado derecho de la ecuación 3.1 el área del círculo por la medida de cobertura se tiene que el volumen de un individuo de *Sedum oxypetalum* se obtiene de la siguiente manera:

$$V = \frac{1}{3}ch \dots\dots\dots (\text{ec.3.8})$$

donde c es la cobertura y h es la altura.

El supuesto en el que se basa esta elección es que el volumen, interpretado como indicador de la biomasa de todo el individuo, es el resultado del crecimiento, y en ese sentido es una medida de su "éxito" en la detección, la captura y el aprovechamiento de recursos (Hutchings 1986). Por lo tanto, el volumen de los individuos tiene una interpretación biológica y pueden utilizarse para describir el comportamiento demográfico de una población (Harper 1977; Solbrig 1981).

3.4.2 Definición de los estadios.

Es importante aclarar que existen dos métodos analíticos para la obtención del número y amplitud de las categorías de tamaño (Vandermeer 1978; Moloney 1986). Estos métodos disminuyen dos fuentes de error que son inevitables al establecer el número y la amplitud de las categorías de tamaño; es decir, la probabilidad de transición de un estadio a otro puede ser sobre o subestimada dependiendo del tamaño y del número de categorías. En primer lugar, si el número de estadios es pequeño, la amplitud de cada categoría será grande, por lo que la distribución de los individuos dentro de una categoría puede estar sesgada y afectar las probabilidades de transición entre estadios ("baja resolución demográfica"). En segundo lugar, si el número de categorías es grande, la amplitud de cada categoría será pequeña, por lo que surge un error relativo al muestreo: si el tamaño de la muestra es pequeño o sesgado es posible obtener categorías con muy pocos individuos (van Groenendael *et al.* 1988).

Los métodos de Vandermeer (1978) y Moloney (1986) no fueron utilizados en este trabajo, ya que, el número y la amplitud de las categorías de tamaño de los individuos reproductivos de *Sedum oxypetalum* se establecieron con base en el conocimiento del ciclo de vida de la especie obtenido en el campo. Es importante mencionar que se llegó a la clasificación que a continuación se describe después de proponer otras diferentes en cuanto al número y amplitud de las categorías. La clasificación propuesta en este trabajo nos permitió analizar de manera clara y efectiva el comportamiento demográfico de las poblaciones en los dos matorrales. Los individuos de la población fueron clasificados inicialmente en no reproductivos y reproductivos. Los individuos no reproductivos se clasificaron en estadios con base a su fase de desarrollo

como semilla, plántula y juvenil (tabla 3.1; Gatsuk *et al.* 1980). Se establecieron cuatro categorías de tamaño, las dos primeras con intervalos menores que agrupan a individuos de menor volumen. Una tercera categoría con un intervalo relativamente mayor que agrupa individuos con un volumen intermedio; y por último una categoría con un intervalo abierto que agrupó a los individuos de mayor volumen (Tabla 3.1).

Tabla 3.1 Estadios reproductivos y no reproductivos.

<u>Estadios (no reproductivos)</u>	<u>Característica</u>
semilla	
plántula	presencia de hojas cotiledonarias
juvenil	entre 2 y 15 cm de altura, sin ramificación y no reproductivo
<u>Categorías (reproductivas)</u>	<u>intervalo (volumen cm³)</u>
A	200-2000
B	2001-4000
C	4001-10000
D	>10001

3.5 Construcción de la matriz poblacional de *Sedum oxypetalum*.

Con el objetivo de describir cómo se construyeron las matrices de transición, en esta sección se presenta un ejemplo detallado de los cálculos de las probabilidades de permanencia, de transición, de clonación y la estimación de la fecundidad con los datos del matorral conservado para el periodo 1993-1994.

La construcción de la matriz se basó en la gráfica del ciclo de vida de *Sedum oxypetalum* para ese período y matorral (Fig. 3.3). Los datos demográficos

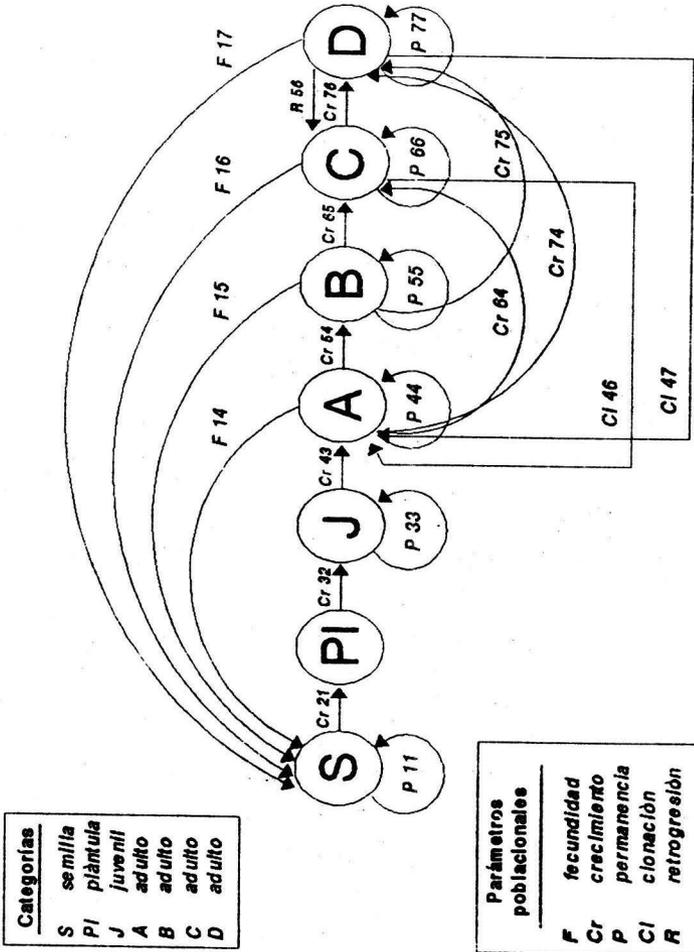


Figura 3.3. Gráfica del ciclo de vida de *Sedum oxypetalum* (Intervalo de un año).

obtenidos se incorporaron a un modelo matricial del tipo Lefkovitch que permite realizar análisis de poblaciones estructuradas por categorías de tamaño (Tabla 3.2).

Tabla 3.2 Matriz de transición tipo Lefkovitch basada en la figura 3.2. P_j = probabilidad de permanencia en la misma categoría, CR_j = probabilidad de transición de la categoría j a la y , CL_j = probabilidad de clonación o contribución de ramets de la categoría j a la i , R_j = probabilidad de retroceder de la categoría j a la y y F_j = contribución reproductiva de la categoría j a la i .

Categoría en t+1	Categorías en t						
	Semilla	Plántula	Juvenil	A	B	C	D
Semilla	P_{11}	0	0	CR_{14}	CR_{15}	CR_{16}	CR_{17}
Plántula	CR_{21}	0	0	0	0	0	0
Juvenil	0	CR_{32}	P_{33}	0	0	0	0
A	0	0	CR_{43}	P_{44}	0	CL_{46}	CL_{47}
B	0	0	0	CR_{54}	P_{55}	R_{56}	0
C	0	0	0	CR_{64}	CR_{65}	P_{66}	R_{67}
D	0	0	0	CR_{74}	CR_{75}	CR_{76}	P_{77}

3.5.1 Permanencia y crecimiento de los individuos de las categorías reproductivas.

El destino de los individuos reproductivos se obtuvo a través de una tabla de frecuencias, que se construye tomando en cuenta el estado de cada planta en t y su destino en $t+1$ (Tabla 3.3).

Tabla 3.3 Frecuencias de los individuos reproductivos.

Destino $t+1$	Categoría inicial			
	A	B	C	D
A	45	0	0	0
B	18	27	3	0
C	3	39	51	0
D	3	3	51	96
muerte	15	1	9	0
N(t)	84	70	114	96

Posteriormente, a partir de la tabla de frecuencias se obtuvo la matriz de probabilidades de transición y la mortalidad por categoría. Para esto se calculó la proporción de los individuos de cada estadio que compartieron un mismo destino respecto al total de esa misma categoría (Tabla 3.4). En este caso ningún individuo del estadio D murió o pasó a un estadio distinto. Al incorporar esto en la matriz los individuos parecen inmortales. Para evitar lo anterior y partir de una base más realista, se consideró que los individuos de la categoría D tenían una mortalidad del 0.05 por lo que su probabilidad de permanencia fue de 0.95.

3.5.2 Fecundidad.

La estimación de la fecundidad se obtuvo a través del cálculo del número de semillas producidas por individuo promedio de cada categoría. Se utilizó un enfoque determinista para estimar la fecundidad, el cual consiste en analizar específicamente cada uno de los procesos involucrados en la fecundidad

como la formación de flores, la producción de frutos, la producción de semillas y los patrones de germinación (Alvarez-Buylla 1986; Mengues 1990).

Tabla 3.4 Matriz de probabilidad de transición de los individuos reproductivos.

Destino t+1	Categoría inicial t			
	A	B	C	D
A	0.54	0.0	0.0	0.0
B	0.22	0.39	0.03	0.0
C	0.04	0.56	0.45	0.0
D	0.04	0.04	0.45	0.95
Qx	0.16	0.01	0.07	0.05
x_i	1.0	1.0	1.0	1.0

Para calcular la fecundidad por categoría se tomaron en cuenta cuatro aspectos: el número promedio de inflorescencias por individuo, el número promedio de frutos por inflorescencia, el número promedio de semillas producidas por un fruto y el porcentaje de semillas viables a través de una prueba de germinación. En primer lugar y dada la gran dificultad de contar todas las flores en cada individuo, se eligió al azar un cuarto de cobertura por cada individuo marcado. La elección de esta fracción de la cobertura se realizó utilizando números al azar entre 0 y 360°; una vez elegido el número en cuestión se sumaban 90° para definir la parte de la cobertura en la que se realizaría el conteo de las inflorescencias. Se contó el número de inflorescencias en esa fracción y se multiplicó por cuatro para estimar el número total de inflorescencias por individuo. Las poblaciones de *Sedum oxypetalum* florecen de junio a agosto, por lo que el conteo de flores se realizó una vez al año.

En cuanto al número promedio de frutos por infrutescencia, se colectó una muestra de 30 infrutescencias en cinco individuos diferentes de cada estadio, es decir, 150 infrutescencias por estadio. Tanto las infrutescencias como los individuos se eligieron al azar fuera de los sitios de estudio. Finalmente se tomó una muestra al azar de 25 frutos por estadio, se contó el número de semillas y se obtuvo un promedio del número de semillas por fruto.

Posteriormente se realizó una prueba de germinación, con las mismas semillas colectadas para estimar la fecundidad, con objetivo de evaluar qué proporción de las semillas producidas eran viables. Se tomaron 1000 semillas que fueron almacenadas en bolsas de papel durante un período de dos meses (de diciembre de 1993 a enero de 1994). Las semillas se separaron en grupos de 50 y se colocaron en 20 cajas de Petri que contenían un medio de cultivo de agar-agar al 10%. Las condiciones en las cámaras de germinación fueron de 25°C de temperatura con un fotoperíodo de 12 horas luz/12 horas oscuridad. Las semillas se revisaron dos veces a la semana durante un mes para contar el número de semillas germinadas. Se consideró a la aparición de la radícula como criterio de germinación. Durante estas pruebas se observó la morfología de la plántula, lo que permitió reconocerla de manera más precisa en el campo.

Al final del experimento no fue posible aplicar ninguna prueba de viabilidad (v.gr., flotación o tetrazolium) a las semillas que no germinaron debido a su minúsculo tamaño. En su lugar, se realizó una inspección de las semillas con el microscopio estereoscópico. Se consideraron semillas inviables aquellas que presentaban algún daño físico. Algunas de las semillas que no germinaron presentaban una testa de textura rugosa, eran sumamente delgadas y de color café claro. Se realizó una disección de estas semillas y se observó que no

presentaban cotiledones ni embrión y por lo tanto se consideraron inviábiles. La fracción restante de semillas se consideró viable, con posibilidad posterior de germinar y formar una plántula.

Los porcentajes de la prueba de germinación fueron los siguientes: 10% las semillas que germinaron, 47% las semillas viables aunque no hayan germinado y 43% las no viables. Experimentos de germinación realizados por la Dra. Orozco del Instituto de Ecología de la UNAM (com.per) confirman este resultado, donde gran parte de las semillas producidas por *Sedum oxypetalum* son inviábiles. Por lo tanto, al estimar la fecundidad por categoría se supone que sólo el 57% de las semillas viables (10% de las semillas que germinaron + 47% de las semillas viables).

La fecundidad de *Sedum oxypetalum* por cada categoría se estimó a partir de la siguiente ecuación:

$$F_i = (\text{No promedio de inflorescencias}) \times (\text{No promedio de frutos por infrutescencia}) \times (\text{No promedio de semillas por fruto}) \times (\text{porcentaje de semillas viables}). (\text{e.c. 3.9})$$

De esta manera, se obtuvo el número promedio de semillas producidas para cada categoría (Tabla 3.5). El cálculo de la fecundidad se realizó para las poblaciones de los dos matorrales y en los dos años de estudio.

Tabla 3.5 Cálculo de la fecundidad promedio de los individuos de las cuatro categorías para la población del matorral conservado 1993-1994 (error estandar).

<u>VARIABLES CONSIDERADAS</u>	<u>Categoría</u>			
	<u>A</u>	<u>B</u>	<u>C</u>	<u>D</u>
No promedio de inflorescencias	12(1.93)	92(1.75)	263(1.59)	855(1.84)
No promedio de frutos por infrutescencia	15(1.09)	12(1.46)	20(1.16)	27(1.33)
No promedio de semillas por fruto	75(1.89)	81(1.45)	79(1.94)	77(1.64)
Total de semillas producidas	13500	89424	415540	1777545
Porcentaje de viabilidad	0.57 para todas las categorías			
Fecundidad	7695	50971	236858	1013200

3.5.3 Banco de semillas y establecimiento de plántulas.

Una fracción de las semillas de *Sedum oxypetalum* no germina debido a una latencia profunda (Dra. Orozco com. per) y es muy posible que esta fracción se integre al banco de semillas. La matriz de transición incluye la probabilidad de permanencia en el estadio de semilla (banco de semillas) (Tabla 3.2).

Un segundo supuesto que se tomó en cuenta para la construcción de la matriz fue que la probabilidad de permanencia en la categoría de semilla es de 25% según pruebas de germinación realizadas por la Dra. Orozco (com.per). Esta probabilidad se consideró como constante para las cuatro matrices construidas.

Por lo tanto, el tercer supuesto en el que se basa este modelo, es que el 75% de las semillas producidas germinan de t a $t+1$ y tienen probabilidades de establecerse como plántulas. La probabilidad de transición de semilla a

plántula se determinó como el cociente del número total de plántulas censadas en el campo en julio de 1994 entre la fracción de semillas viables que no quedan en el banco de semillas. Un ejemplo de este cálculo para el matorral conservado durante el periodo 1993-1994 se presenta a continuación:

Total de semillas producidas por los individuos marcados en los cuadros permanentes en 1993: 75,608,000.

Fracción de semillas viables: $75,608,000 \times 0.57 = 43,096,560$

Fracción de semillas viables que germinarán en 1994: $43,096,560 \times 0.75 = 32,322,420$.

Total de plántulas censadas en los cuadros permanentes en julio de 1994: 192.

Probabilidad de transitar de semilla a plántula: $192/32,322,420 = 0.00000594$

Es posible que este valor se encuentre sobre o subestimado debido a que los porcentajes de germinación en campo seguramente son diferentes de los obtenidos en las cámaras de ambiente controlado y a la germinación de semillas de años posteriores que se encontraban en el banco.

Otro aspecto que se tomó en cuenta en el establecimiento de plántulas es la posibilidad de que algunas semillas germinaran ese año y no formaran parte del banco. Esta transición se calculó a partir del número de semillas viables producidas por estadio reproductivo multiplicado por la probabilidad de transición de semillas a plántula. Un ejemplo para el cálculo de la transición del número de semillas promedio producidas por categoría reproductiva a

plántula para la población del matorral conservado 1993-1994 se presenta a continuación:

Estadio A $7695 * 0.00000594 = 0.045$.

Estadio B $50971 * 0.00000594 = 0.308$.

Estadio C $236,858 * 0.00000594 = 1.406$.

Estadio D $1013200 * 0.00000594 = 6.018$.

3.5.4 Crecimiento del estadio plántula.

Foster y Gifford (1974) definen a una plántula como un individuo que conserva sus cotiledones. En el caso de *Sedum oxypetalum* las semillas miden aproximadamente entre 3 y 5 mm de largo y las plántulas en el PECM miden al menos aproximadamente 1 cm de altura cuando se les puede identificar en el campo. Es importante mencionar que los cotiledones de *Sedum oxypetalum* se consumen antes de que sea posible identificar a las plántulas en el campo. Al realizar las pruebas de germinación fue posible observar que los cotiledones se colapsan inmediatamente después de la germinación. Sin embargo el primer par de hojas es morfológicamente diferente de las hojas de individuos juveniles o adultos, por lo que su forma fue la característica principal que nos permitió identificar a las plántulas recién emergidas en el campo.

A finales de julio de 1993 se llevó a cabo un conteo del número de plántulas emergidas dentro de los cuadros permanentes en los dos matorrales. Para estimar la sobrevivencia de las plántulas sólo se marcaron y siguieron las que se encontraron en un cuarto de cuadro permanente elegido al azar. Lo anterior se debió a que en ocasiones en un solo cuadro emergían más de 300

plántulas, lo que dificultaba su marcaje y seguimiento. Se intentó marcar las cohortes de los meses siguientes, sin embargo esto no fue posible debido a su diminuto tamaño. Además, una vez avanzada la época de lluvias fue sumamente complicado distinguirlas con certeza entre la vegetación e identificarlas como plántulas de *Sedum oxypetalum*. Por lo tanto, sólo fue posible evaluar la sobrevivencia de las cohortes del mes de julio de 1993 y de julio de 1994.

Mensualmente se evaluó la sobrevivencia y la altura de las plántulas marcadas. Se visitaban los cuadros permanentes en los dos matorrales y se contaba el número de plántulas vivas y muertas. Los criterios para evaluar si una plántula estaba viva fueron que las raíces se encontraran firmemente afianzadas al sustrato y que el tallo no estuviera seco. Cabe señalar que en algunos casos las plántulas no se volvían a encontrar de un mes a otro, por lo tanto se consideraron como individuos muertos.

En este trabajo se considera que las plántulas que sobrevivieron un año ingresaron al estadio juvenil. La probabilidad de permanencia en el estadio de plántula es 0. La probabilidad de crecimiento de plántula a juvenil equivale a la sobrevivencia de las plántulas durante el periodo en cuestión. Esta transición se calculó para nuestro ejemplo 1993-1994, de la siguiente manera:

Número de plántulas marcadas en un cuarto de los cuadros permanentes en julio de 1993 = 75.

Número de plántulas marcadas en un cuarto de los cuadros permanentes que sobrevivieron hasta junio de 1994 = 23.

Probabilidad de transición de plántula a juvenil en un año $(23/75) = 0.306$

3.5.5 Permanencia y crecimiento del estadio juvenil.

El estadio juvenil fue representado por individuos no ramificados que aún no presentaban estructuras reproductivas. El crecimiento de estos individuos fue sumamente lento y su altura varió entre 2 y 15 cm. En la matriz, estos individuos no pueden ubicarse en las categorías definidas por el volumen, debido a que al no estar ramificados, no tienen medida de cobertura; por lo tanto, estos individuos se considerarán como un estadio por sí mismo, al igual que las plántulas (Gatsuk *et al.* 1980).

En junio de 1993 se realizó un conteo del número de juveniles en los cuadros. En aquellos cuadros donde se encontraron individuos juveniles, se eligieron al azar el 30% y se marcaron para su posterior evaluación. La sobrevivencia se evaluó mensualmente y el crecimiento en altura anualmente. En cuanto a la sobrevivencia, se visitaba cada cuadro y se contaba el número de juveniles marcados vivos. Los criterios para evaluar si un juvenil estaba vivo fueron que las raíces se encontraran firmemente afianzadas al sustrato y que el tallo no estuviera seco. Por otro lado, para evaluar el crecimiento se midió la altura en junio de 1993 y posteriormente en julio de 1994.

Ninguno de los individuos del estadio juvenil transitó a categorías clasificadas por volumen (i.e. individuos ramificados) durante los dos años del estudio, y la probabilidad de transición de juvenil a la categoría A fue de 0. Cabe señalar que tener un 0 en una entrada de la subdiagonal principal de una matriz de proyección tiene implicaciones tanto conceptuales como metodológicas. Conceptualmente, lo anterior implica que a partir de ese estadio no se presentan reclutamientos a la categoría inmediata superior, por lo que la población no crece. Demográficamente tener un cero en alguna de las casillas de la subdiagonal principal de la matriz, significa que la población no

alcanzará el equilibrio (Caswell 1989). En este trabajo el cálculo de las probabilidades de transición del estadio juvenil a la categoría A se realizó a partir del incremento anual en altura, la sobrevivencia y el límite superior de altura donde se observan individuos ramificados y reproductivos. Esta transición se calculó, para nuestro ejemplo, de la siguiente manera:

Número de juveniles marcados en los cuadros permanentes en junio de 1993: 96.

Número de juveniles marcados que sobrevivieron en los cuadros permanentes hasta junio de 1994: 91.

Sobrevivencia de juveniles de junio de 1993 a junio de 1994 = $(91/96) = 0.95$.

Altura promedio de los individuos juveniles marcados en los cuadros permanentes en junio de 1993= 4.5 cm.

Altura promedio de los individuos juveniles marcados que sobrevivieron hasta junio de 1994= 6.0 cm.

Altura promedio de ramificación= 15 cm.

Diferencia de altura promedio entre 1993 y 1994= 1.5 cm.

Diferencia entre la altura de ramificación y la altura promedio en junio de 1994 $(15-6) = 9$ cm.

Se estimó el tiempo promedio que tardaría un individuo juvenil en transitar a la primera categoría reproductiva (Mendoza 1994):

1 año—1.5 cm

X años—9 cm

$$1 \text{ año} \times 9 \text{ cm} / 1.5 \text{ cm} = 6 \text{ años.}$$

por lo tanto, 1/6 de los individuos juveniles, en promedio, pasarían a la siguiente categoría cada año.

$$1/6 = 0.16$$

Se supuso que la distribución de los individuos juveniles en el estadio era homogénea, por lo que la probabilidad de pasar a la categoría A es la misma para todos. Esta probabilidad, multiplicada por la sobrevivencia para ese periodo, nos dio la probabilidad de transición del estadio juvenil a la categoría A.

$$0.16 * 0.95 = 0.16.$$

Finalmente la probabilidad de permanencia en el estadio juvenil fue calculada como la diferencia de la sobrevivencia menos la probabilidad de transición de juvenil a plántula:

$$0.95 - 0.16 = 0.79$$

Se realizaron cálculos similares para cada zona y en cada año.

3.5.6 Clonación (formación de ramets).

Las ramas fragmentadas de *Sedum oxypetalum* tienen la capacidad de producir raíces adventicias, lo que permite el establecimiento de un individuo fisiológicamente independiente o un ramet. Con el objetivo de evaluar la probabilidad de formación de ramets, en junio de 1993 se contó el número de ramas de todos los individuos por categoría, se señaló cada rama con un número temporal y se eligieron al azar el 20% de éstas. Cada rama elegida se marcó y mensualmente se revisó para determinar si se había fragmentado o seguía unida al individuo. En el caso de haberse fragmentado se observó la rama mensualmente y se registró si había o no formación de raíces adventicias. Se consideró que se había formado un ramet cuando se observó la formación de raíces adventicias y su permanencia en la siguiente temporada de lluvias. La formación de ramets se evaluó durante dos años, de junio de 1993 a junio de 1994 y de junio de 1994 a junio de 1995. Como el número de ramets observados sólo representó el 20% de las ramas de los individuos de cada categoría, se multiplicó por 5 para tener un número estimado de ramets formados por categoría. La formación de un ramet implica la contribución de individuos fisiológicamente independientes a una categoría de menor volumen, por lo que, todos los ramets formados fueron incorporados a la categoría A.

Se incorporó la posibilidad de formación de ramets en el modelo matricial y se le denominó como clonación. Se calculó el valor de la clonación como el número estimado de ramets formados por categoría dividido entre el número total de individuos de esa categoría (Tabla 3.6).

Tabla 3.6 Estimación de la proporción de ramets establecidos en el matorral conservado

1993-1994

<u>Categorías</u> <u>clones</u>	<u>Número de ramets</u> <u>establecidos</u>	<u>Número de ramets</u> <u>estimados</u>	<u>Probabilidad de</u> <u>formación de</u>
A	0	0	0
B	0	0	0
C	16	80	0.70
D	16	80	0.83

3.5.7 Ejemplo: matriz de proyección poblacional del matorral conservado para el período 1993-1994

Como se señaló en las secciones anteriores con las probabilidades obtenidas, se construyó la matriz de transición del matorral conservado para el periodo 1993-1994 (Tabla 3.7). Con los mismos criterios se construyeron las otras tres matrices y se obtuvo un total de cuatro matrices de transición correspondientes a los dos sitios, el matorral perturbado y el matorral conservado y a los dos intervalos de tiempo, 1993-1994 y 1994-1995.

A partir de las matrices de transición construidas se obtuvieron las tasas de crecimiento poblacional, las estructuras estables de estadios y los valores reproductivos por estadio, utilizando el programa de la Dra. Elena Álvarez-Buylla. El valor propio subdominante (λ_2) de la matriz de proyección se obtuvo con el programa MATLAB.

Tabla 3.7 Matriz de transiciones del matorral conservado para el período 1993-1994.

Categoría(1994)	Categorías(1993)						
	Semilla	Plántula	Juvenil	A	B	C	D
Semilla	0.25	0	0	7695	50971	236858	1013200
Plántula	5.94×10^{-5}	0	0	0.04	0.30	1.40	6.01
Juvenil	0	0.30	0.79	0	0	0	0
A	0	0	0.16	0.54	0	0.7	0.83
B	0	0	0	0.22	0.39	0.03	0
C	0	0	0	0.04	0.56	0.45	0
D	0	0	0	0.04	0.04	0.45	0.95

3.6 Análisis de sensibilidad y elasticidad.

3.6.1 Análisis de sensibilidad.

Dado que λ es una función de todas las entradas, a_{ij} de la matriz de proyección **A**, un cambio en cualquiera de las entradas produciría un cambio en λ . La sensibilidad de λ a cambios en las a_{ij} es proporcional al producto del i -ésimo elemento del valor reproductivo por el j -ésimo elemento del vector de la estructura estable de estadios. Generalizando para todas las entradas de la matriz, tenemos que la matriz de sensibilidades (**S**) tiene sus elementos definidos por:

$$s_{ij} = v_i w_j / \langle \mathbf{wv} \rangle \dots\dots\dots (\text{e.c. 3.10}).$$

donde w_j son los elementos j del vector derecho (**w**) de la matriz **A**, v_i son los elementos i del vector izquierdo (**v**) de la matriz **A** y $\langle \mathbf{wv} \rangle$ denota un producto

escalar. Estas sensibilidades miden el efecto sobre λ de un cambio infinitesimal en la transición a_{ij} relativas a cambios de igual magnitud en otros elementos de **A** (de Kroon *et al.* 1986). El índice de sensibilidad (**I.S**) mide la sensibilidad de λ a cambios en el ciclo de vida completo de la planta. El índice de sensibilidad se obtiene como la raíz cuadrada de la suma de los valores de las entradas de la matriz de sensibilidad (Caswell 1989).

Los cambios en las entradas de la matriz pueden interpretarse como cambios en el ciclo de vida del organismo y por lo tanto el análisis de sensibilidad permite evaluar las diversas presiones de selección natural sobre las características de historias de vida del organismo. Estos cambios pueden tener una repercusión de tipo evolutivo o ecológico. A través del análisis de sensibilidad es posible evaluar las tasas de selección natural o cuantificar la importancia de cierto parámetro demográfico en el crecimiento poblacional (Caswell 1989).

3.6.2 Análisis de elasticidad.

Las sensibilidades (s_{ij}) miden la sensibilidad absoluta de λ a cambios absolutos de cada entrada a_{ij} de la matriz. Sin embargo, debido a que los valores de fecundidad y supervivencia de la matriz de proyección son medidas dadas en diferentes escalas, no es posible efectuar comparaciones directas entre las sensibilidades de las distintas entradas de la matriz, o entre diferentes poblaciones (de Kroon, *et al.* 1986). Por lo anterior, se propuso una medida de la aportación relativa de cada uno de los valores de de la matriz **A**, conocida como la elasticidad. La elasticidad es una medida analítica de sensibilidad proporcional, de tal manera que la suma de las elasticidades de todos los elementos de la matriz sea igual a 1. Así, la elasticidad del elemento a_{ij} es :

$$e_{ij} = (a_{ij} / \lambda) (s_{ij}) \dots \dots \dots (e.c. 3.11)$$

La elasticidad mide la contribución proporcional de a_i a λ y es una herramienta para comparar los patrones demográficos de distintas poblaciones. Mediante un análisis de los valores de elasticidad se puede evaluar la contribución relativa de cada elemento de la matriz **A** a λ (de Kroon *et al.* 1986; Caswell 1989).

Tanto las matrices de sensibilidad (**S**) como las de elasticidad (**E**) se obtuvieron a través del programa elaborado por la Álvarez-Buylla.

3.6.3 Triángulo demográfico.

Los valores de elasticidad permiten evaluar, qué parámetros demográficos del ciclo de vida de un organismo contribuyen más a λ . Es posible agrupar los parámetros demográficos en tres componentes principales que son crecimiento, la permanencia y fecundidad. El parámetro de crecimiento compuesto por los valores de elasticidad de crecimiento y clonalidad (**CR=CR+CL**). El parámetro de permanencia esta compuesto por los valores de permanencia y retrogresión (**P=P+R**). El parámetro de fecundidad esta compuesto por los valores de fecundidad y de reclutamiento plántulas (**F=F+PL**) (Franco y Silvertown 1996). Con estos componentes demográficos es posible construir un espacio triangular (el triángulo demográfico), que permite comparar el comportamiento demográfico y los patrones de historias de vida entre poblaciones de la misma especie o entre especies diferentes.

En este trabajo la matriz de elasticidad se dividió en tres regiones correspondientes a los parámetros de crecimiento (**CR=CR+CL**), de permanencia (**P=P+R**) y de fecundidad (**F=F**) y se construyó el triángulo demográfico para graficar y poder comparar a las poblaciones de *Sedum oxypetalum* de los dos matorrales y con otras especies (Fig. 3.4).

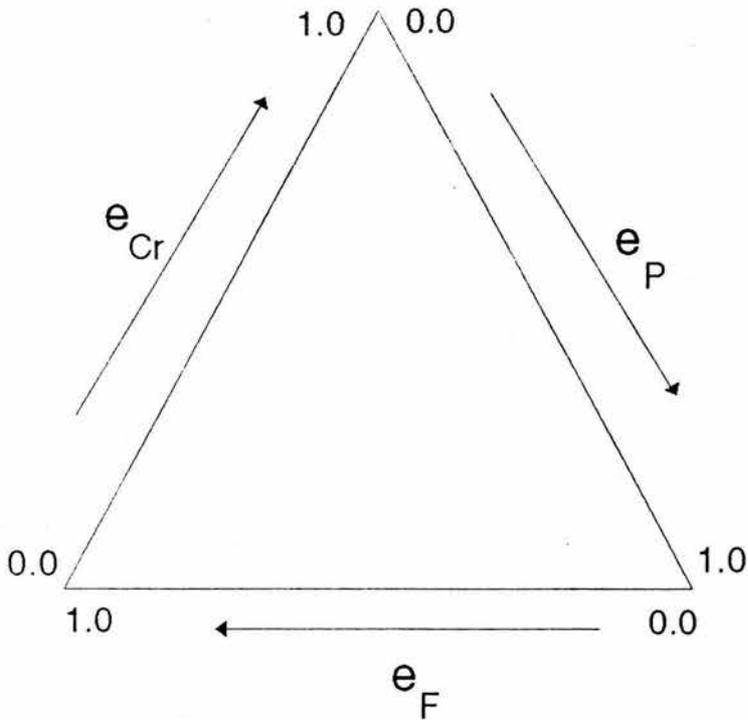


Figura 3.4. Triángulo demográfico (e_{Cr} = elasticidad del crecimiento, e_P = elasticidad de la permanencia y e_F = elasticidad de la fecundidad).

3.7 Experimento de formación de raíces adventicias.

Se realizó un análisis del efecto que tienen algunos factores sobre la formación y el establecimiento de ramets a partir de partes seccionadas de *Sedum oxypetalum* lo que permitirá definir la importancia que tienen los procesos de clonación y/o dispersión vegetativa en la ocupación del espacio por parte de esta especie. Para investigar este fenómeno, se efectuaron experimentos en el invernadero, con el objetivo de reconocer las condiciones en las que una parte fragmentada llega a producir raíces adventicias que le permitan establecerse.

Las raíces adventicias son las que posibilitan el establecimiento de ramets de *Sedum oxypetalum*, por lo que es importante caracterizar los factores ambientales que favorecen su formación. Según algunas observaciones preliminares de campo, la humedad es un factor importante para la formación de este sistema radicular. Así mismo, la probabilidad de formación y establecimiento de raíces adventicias debe estar afectado por el diámetro de la rama es cuestión, ya que involucra aspectos como biomasa (compuesto de reserva: carbohidratos, proteínas y agua) y el área de contacto del tallo para la activación de meristemos intercambiales formadores del sistema radicular adventicio.

Por lo tanto, se diseñó un experimento para conocer el efecto de la humedad y el diámetro de las ramas sobre la formación de raíces adventicias en fragmentos de ramas de *Sedum oxypetalum*. En el experimento se propició la formación de raíces adventicias en el invernadero tratando de simular las condiciones de campo con diferentes niveles de humedad en ramas de

diferentes grosores. Las condiciones de humedad intentaron imitar la temporalidad estacional (de lluvias y secas) que se presenta en esa zona.

El diseño experimental se basó en nueve tratamientos, cada uno con 10 repeticiones, y una cosecha final. El diseño experimental consistió en un arreglo factorial de 3^2 por agrupamiento simple en bloques al azar (Cochran y Cox 1983; Montgomery 1991). Los factores fueron la humedad y el diámetro de las ramas, y cada factor contó con tres niveles diferentes. Los nueve tratamientos se forman por la interacción de los tres niveles y los dos factores (Tabla 3.8).

Tabla 3.8 Los nueve tratamientos para el experimento de formación de raíces adventicias, creados por la interacción de los tres niveles de tamaño de rama y de régimen de lluvia.

grosor de ramas	Régimen de riego		
	sin riego (s/r)	régimen de secas (s)	régimen de lluvias (ll)
delgadas (d)	s/r-d	s-d	ll-d
medias (m)	s/r-m	s-m	ll-m
grandes (g)	s/r-g	s-g	ll-g

Para el factor humedad se aplicaron tres niveles experimentales: uno sin humedad y otros dos que simulan la temporadas de secas y la de lluvias. La cantidad y la frecuencia de riego de agua destilada necesaria para crear las condiciones de secas y lluvias se obtuvieron de los datos de precipitación en el suroeste del Distrito Federal (Álvarez 1992).

Para calcular el riego por estación se dividió la cantidad de precipitación de lluvias y de secas entre el número de días de cada época y se obtuvo la cantidad de lluvia diaria. Esta cantidad, dada en milímetros, se transformó a

litros por cm^2 . A través de una regla de tres se obtuvo la tasa de precipitación por día que cae en 176.7 cm^2 que es el área que tiene la entrada de una bolsa para maceta (Tabla 3.9).

La frecuencia de riego se estableció un día sí y un día no, es decir en días alternados y la cantidad de agua que se aplicaba en cada riego era la tasa de precipitación acumulada del día que no se aplicó, es decir, 260 ml para la época de lluvias y 40 ml para la época de secas.

Tabla 3.9 Cálculo de la tasa de precipitación diaria aplicada al tratamiento experimental.

<u>1204 mm de precipitación anual</u>	
<u>Estación de lluvias</u>	<u>Estación de secas</u>
912mm	292mm
de junio a septiembre= 120 días	de octubre a mayo= 240 días
912 mm/ 120 días= 7.6 mm/día	291.7 mm/ 240 días= 1.2 mm/día
1m ² = 10000 cm ²	1m ² = 10000 cm ²
7.6 mm de precipitación = 7.6 l / m ²	1.2 mm de precipitación = 1.2 l / m ²
176.7 cm ² área de una bolsa para maceta	176.7 cm ² área de una bolsa para maceta
7.6 l ----- 10000 cm ²	1.2 l ----- 10000 cm ²
x 1 ----- 176.7 cm ²	x 1 ----- 176.7 cm ²
0.131 l / cm ² = 130 ml / cm ² diarios	0.021 l / cm ² = 130 ml / cm ² diarios

Con respecto al diámetro de las ramas experimentales, se utilizaron tres categorías que se definieron a partir de la posición de la rama en un individuo. La primera categoría se formó con puntas de las ramas (0.6-1.5 cm de diámetro). La categoría de ramas medianas se formó con fragmentos

obtenidos de la parte intermedia (1.6-3.5 cm de diámetro). La tercera categoría se integró con fragmentos de la base de las ramas (>3.6 cm de diámetro). Una vez establecidas las tres categorías se realizó una colecta de ramas en el campo. Para ello, se estableció un transecto de 50 m de longitud en el matorral xerófilo conservado y cada 5 m se tomó una muestra. De cada punto de muestreo se tomaron 3 fragmentos de diferentes ramas para cada una de las clases, es decir, nueve ramas por punto y diez puntos a través del trasecto hasta coleccionar 90 ramas en total (30 por clase). La longitud de cada fragmento de rama fue entre de 10 a 15 centímetros.

El experimento se montó en las mesas del invernadero de la Facultad de Ciencias, por agrupamiento simple en bloques al azar: se formaron diez grupos (repeticiones) y en cada uno de ellos se ubicaron al azar los nueve tratamientos. El objetivo de este diseño fue que los tratamientos se dividieran en grupos, cada uno de los cuales consistió en una sola prueba o repetición, de tal manera que se disminuyera el error experimental causado por la heterogeneidad en las condiciones del invernadero.

Se utilizaron bolsas de plástico negro de 1.5 kg, las cuales se llenaron con arena de sílica de tamaño 20/30 (0.6-0.8 mm). La rama se colocó dentro de la bolsa sobre la arena en posición horizontal y se regó con agua destilada. El experimento fue montado el 23 de marzo y duró hasta finales del mes de junio de 1994. Al final del experimento se realizó una cosecha donde se obtuvo el peso seco de las raíces adventicias, a 80 grados centígrados durante tres días.

3.8 Análisis estadísticos.

3.8.1 Distribución espacial.

Este análisis permitió conocer el patrón de distribución de los individuos de *Sedum oxypetalum* en los dos tipos de matorrales. Los patrones de distribución espacial se analizaron a través de un índice de dispersión que se basa en la distribución de Poisson. Se compara la distribución del número promedio de individuos esperado con el observado para cada cuadro y la hipótesis nula es que la distribución es aleatoria; esto se realiza a través de una prueba de. El patrón de distribución puede ser agregado (varianza > media) o uniforme (varianza < media) dado por el índice de dispersión (ID= varianza/media): si el ID es mayor que la unidad el patrón de distribución es agregado, cuando es menor que que la unidad, este es uniforme (Krebs 1989). El índice de dispersión (I) se calcula de la siguiente manera

$$I = S^2/x (n-1).....(e.c. 3.12)$$

donde S^2 es la varianza y x es la media. Posteriormente se compara el índice de dispersión con una prueba de χ^2 para obtener la significancia del patrón de distribución.

3.8.2 Estructra poblacional.

Las diferencias entre las estructuras poblacionales, las observadas y las predichas por el vector \mathbf{w} fueron analizadas a través de una prueba de G, que es una alternativa mucho más robusta que la χ^2 para comparar distribuciones (Zar 1996). La G se calcula como:

$$G = 4.60517 [\sum f_i \log f_i - \sum f_i \log f_i'].....(e.c. 3.13)$$

donde f_i es la i -ésima frecuencia observada y f_i' es la i -ésima frecuencia calculada. K es el número de estadios o categorías de la población y $K-1$ grados de libertad. Las comparaciones que se realizaron entre las estructuras poblacionales observadas fueron entre sitios (MC vs MP 93-94 y MC vs MP 94-95) y entre años (93-94 vs 94-95 MC y 93-94 vs 94-95 MP). Además, se llevaron a cabo comparaciones entre las estructuras poblacionales observadas y estables para cada sitio y año.

3.8.3 Intervalos de confianza de lambda (λ).

La estimación analítica de los intervalos de confianza para la tasa finita de crecimiento poblacional se calculó a partir de la ecuación definida por Álvarez-Buylla y Slatkin (1991, 1994):

$$V(\lambda) = \sum_j (\delta\lambda/\delta \alpha_j)^2 V(\alpha_j) + \sum_{i,j;k,l} (\delta\lambda/\delta \alpha_i) (\delta\lambda/\delta \alpha_{kj}) \text{COV}(\alpha_i, \alpha_{kj}) \dots \dots \dots (\text{e.c. 3.14})$$

La primera parte de la ecuación es la propuesta por Lande (1988) y Caswell (1988) para estimar la varianza de λ . Como α_i son probabilidades de transición y por lo tanto muestran una distribución binomial, su varianza se calcula como:

$$V(\alpha_i) = \alpha_i(1-\alpha_i)/n \dots \dots \dots (\text{e.c. 3.15})$$

La segunda parte de la ecuación toma en cuenta las covarianzas entre pares de probabilidades de transición de una misma categoría (α_i y α_{kj}). Estas covarianzas se distribuyen de manera multinomial y se calculan como:

$$\text{COV}(\alpha_i, \alpha_{kj}) = -(\alpha_i \alpha_{kj})/n \dots \dots \dots (\text{e.c. 3.16})$$

Las correlaciones entre pares de probabilidades de transición de una misma categoría son negativas, debido a que, por ejemplo, si existe una

sobreestimación de la probabilidad de permanecer en una categoría, esto conduce a una subestimación de la probabilidad de transitar a otra.

El error o la desviación estándar (σ) de se calculó como la raíz cuadrada de la varianza de λ y los intervalos de confianza al 95% se estimaron como $\pm 2 \sigma$. Los λ de dos poblaciones se consideran estadísticamente diferentes si una se encuentra fuera del intervalo de confianza de otra (Caswell 1989; Álvarez-Buylla y Slatkin 1991, 1993, 1994).

3.8.4 Análisis de varianza múltiple para el experimento factorial de formación de raíces adventicias.

Para el experimento factorial se realizó un análisis de varianza múltiple para detectar si hubo un efecto significativo del diámetro de la rama, la humedad y la interacción de ambos factores sobre la producción de raíces adventicias (Montgomery 1991).

4. Resultados.

4.1 Estimación de densidad y patrones de distribución.

La densidad de plántulas, juveniles y reproductivos fue mayor en el matorral conservado que en el matorral perturbado en los dos años. En julio de 1994 la densidad de plántulas fue mucho mayor que en julio de 1993 en los dos matorrales. La densidad de juveniles y reproductivos fue ligeramente mayor en julio de 1994 que en julio de 1993. En el período 94-95 se presentó una establecimiento 10 veces mayor de plántulas que en el período 93-94 (Tabla 4.1).

Tabla 4.1 Densidad (número de individuos por un m²) de plántulas, juveniles y reproductivos en julio de 1993 y 1994. MC = matorral conservado y MP = matorral perturbado.

año	Estadio del ciclo de vida					
	plántulas		juveniles		reproductivos	
	MC	MP	MC	MP	MC	MP
1993	2.08	1.26	3.46	1.27	3.94	3.09
1994	22.80	25.30	3.50	1.30	4.69	3.19

Para los dos años y en los dos matorrales el patrón de distribución para las plántulas fue agregado. El patrón de distribución tanto para individuos juveniles como para reproductivos en junio de 1993 resultó ser agregado en los dos matorrales (Tabla 4.2).

En julio de 1994 no fue necesario analizar el patrón de distribución de los individuos juveniles y reproductivos, ya que su posición dentro de los cuadros permanentes no varía sustancialmente de un año a otro.

Tabla 4.2 Resultados del análisis de los patrones de distribución de individuos de distintos estadios de *Sedum oxypetalum* en julio de 1993 y 1994.

Estadio	Año	χ^2	p<	S ² /x	Patrón
<u>Matorral conservado</u>					
plántula	1993	89.32	0.05	4.06	agregado
plántula	1994	342.82	0.05	15.58	agregado
juvenil	1993	831.36	0.05	37.78	agregado
reproductivo	1993	123.15	0.05	5.59	agregado
<u>Matorral perturbado</u>					
plántula	1993	251.90	0.05	11.45	agregado
plántula	1994	1034.66	0.05	47.03	agregado
juvenil	1993	353.15	0.05	16.05	agregado
reproductivo	1993	70.73	0.05	3.21	agregado

4.2 Estructura poblacional observada.

El número de individuos en cada estadio fue mayor en el matorral conservado que en el matorral perturbado. En julio de 1995 el número de individuos por estadio fue mayor que en julio de 1994 (Tabla 4.3). Las estructuras poblacionales observadas fueron comparadas entre sitios y entre años (Tabla 4.4). Se encontraron diferencias significativas en las estructuras poblacionales observadas tanto entre matorrales como entre años (Fig. 4.1).

Tabla 4.3 Número de individuos en cada estadio.

<u>Estadio</u>	<u>Matorral conservado</u>		<u>Matorral perturbado</u>	
	<u>1994</u>	<u>1995</u>	<u>1994</u>	<u>1995</u>
Plántula	192	2100	16	491
Juvenil	319	325	117	120
A	84	144	105	96
B	70	48	63	54
C	114	87	69	72
D	96	53	48	72
N	875	2875	518	905

Tabla 4.4 Comparaciones entre las estructuras poblacionales observadas. El valor crítico de G con 5 g.l es de 11.07

<u>Comparaciones</u>	<u>G</u>	<u>p<</u>
MP vs MC 93-94	21.03	0.05
MP vs MC 94-95	90.55	0.05
MP 93 vs 94	62.24	0.05
MC94 vs 95	135.75	0.05

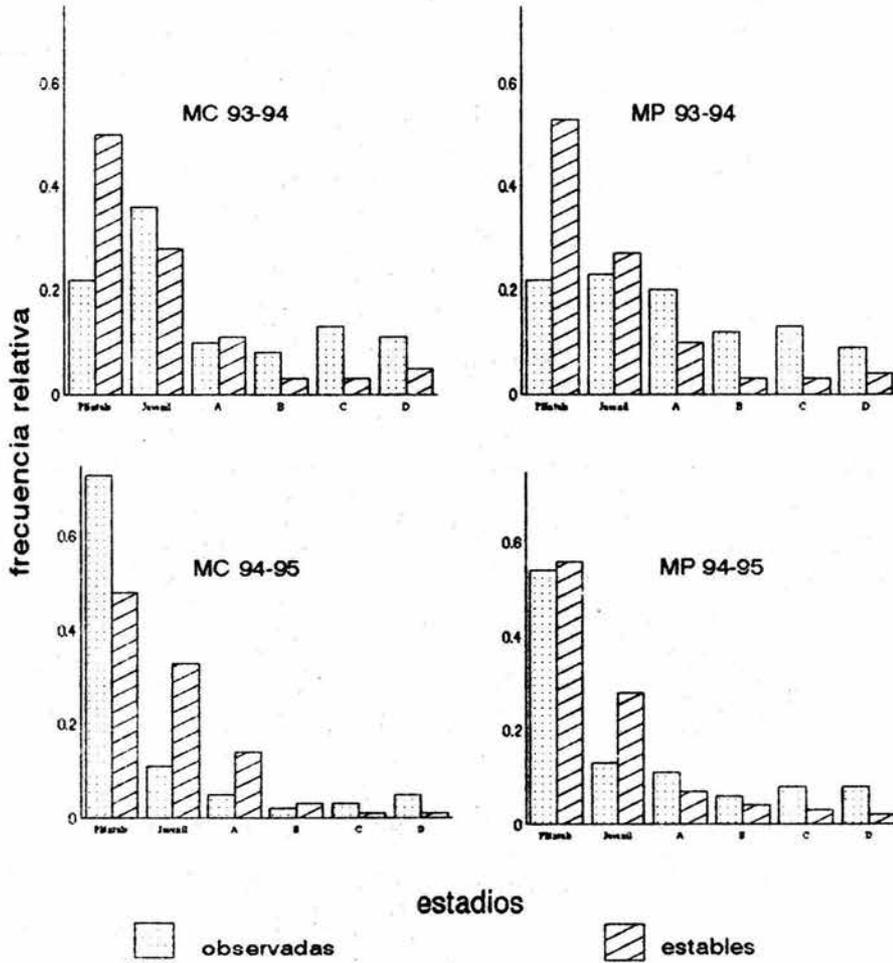


Figura 4.1. Estructuras poblacionales observadas y estable de dos poblaciones de *Sedum oxypetalum* en el PECM.

4.3 Modelos matriciales de proyección poblacional.

4.3.1 Matrices de proyección poblacional.

Se construyeron cuatro matrices de transición correspondientes a los dos matorrales y a los dos periodos analizados. En la tabla 4.5 se presentan estas matrices junto con las tasas finitas de crecimiento (λ).

Tabla 4.5 Matrices de proyección poblacional. En el extremo superior izquierdo se presenta la λ resultante. NE = no estimado.

<u>Matorral conservado 1993-1994</u>							
$\lambda=1.32$	Semilla	Plántula	Juvenil	A	B	C	D
Semilla	0.25	0	0	7695	50971	236858	1013200
Plántula	5.94×10^{-6}	0	0	0.04	0.30	1.40	6.01
Juvenil	0	0.30	0.79	0	0	0	0
A	0	0	0.16	0.54	0	0.7	0.83
B	0	0	0	0.22	0.39	0.03	0
C	0	0	0	0.04	0.56	0.45	0
D	0	0	0	0.04	0.04	0.45	0.95
Qx	N.E	0.70	0.05	0.16	0.01	0.07	0.05
<u>Matorral perturbado 1993-1994</u>							
$\lambda=1.21$	Semilla	Plántula	Juvenil	A	B	C	D
Semilla	0.25	0	0	6681	93621	210262	765636
Plántula	8×10^{-6}	0	0	0.05	0.75	1.68	6.15
Juvenil	0	0.22	0.79	0	0	0	0
A	0	0	0.08	0.57	0	0.22	0.96
B	0	0	0	0.26	0.33	0	0
C	0	0	0	0	0.62	0.52	0
D	0	0	0	0	0	0.39	0.95
Qx	N.E	0.78	0.13	0.17	0.05	0.09	0.05

<u>Matorral conservado 1994-1995</u>							
$\lambda=1.31$	Semilla	Plántula	Juvenil	A	B	C	D
Semilla	0.25	0	0	6840	43776	113902	544537
Plántula	8.6×10^{-5}	0	0	0.58	3.77	9.81	46.91
Juvenil	0	0.31	0.7	0	0	0	0
A	0	0	0.23	0.69	0	0.46	0.72
B	0	0	0	0.13	0.75	0.03	0
C	0	0	0	0	0.19	0.79	0.16
D	0	0	0	0	0	0.1	0.82
Qx	N.E	0.69	0.07	0.18	0.06	0.06	0.02
<u>Matorral perturbado 1994-1995</u>							
$\lambda=1.18$	Semilla	Plántula	Juvenil	A	B	C	D
Semilla	0.25	0	0	5623	22448	61494	213597
Plántula	1×10^{-5}	0	0	0.50	2.02	5.54	19.24
Juvenil	0	0.19	0.76	0	0	0	0
A	0	0	0.1	0.58	0	0.35	1.32
B	0	0	0	0.21	0.72	0.08	0
C	0	0	0	0	0.17	0.71	0.13
D	0	0	0	0	0.05	0.17	0.87
Qx	N.E	0.89	0.14	0.21	0.06	0.04	0

4.3.2 Tasa finita de crecimiento (λ).

El valor de λ en la población del matorral conservado fue más alta que en el matorral perturbado para los dos periodos. La λ fue mayor para el periodo 93-94 que para el periodo 94-95 en los dos tipos de matorrales. Según Álvarez-Buylla y Slatkin (1993, 1994) Los valores de λ de dos poblaciones son estadísticamente diferentes si una se encuentra fuera del intervalo de

confianza de la otra. Se observaron diferencias significativas entre el valor de λ del matorral conservado y del matorral perturbado en los dos periodos. Los valores de λ para la población del matorral conservado no difieren significativamente entre los dos periodos, lo mismo sucedió para la población del matorral perturbado (Fig. 4.2, Tabla 4.6).

Tabla 4.6. Intervalos de confianza de λ , σ = error estándar, LI= límite inferior, LS = límite superior, MC = matorral conservado y MP = matorral perturbado.

matorral y periodo	$\lambda \pm 2\sigma$	LI	LS
MC 93-94	1.32 \pm 0.08	1.24	1.40
MP 93-94	1.21 \pm 0.08	1.13	1.29
MC 94-95	1.31 \pm 0.06	1.25	1.37
MP 94-95	1.18 \pm 0.1	1.08	1.28



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

El cociente de amortiguamiento (p) de λ y de la estructura de estadios son diferentes tanto entre sitios como entre años. La población del matorral perturbado presentó una convergencia más rápida a la estabilidad que la población matorral conservado para los dos periodos. La convergencia a la estabilidad fue mayor para el periodo 93-94 que para el periodo 94-95 en los dos tipos de matorrales (Fig.4.3).

4.3.3 Estructuras estables vs observadas.

El estadio de semilla tuvo abundancias relativas del 99% en todos los casos, por lo que no fue tomado en cuenta al realizar las comparaciones, ya que esto no permitía reconocer diferencias entre las categorías de los individuos

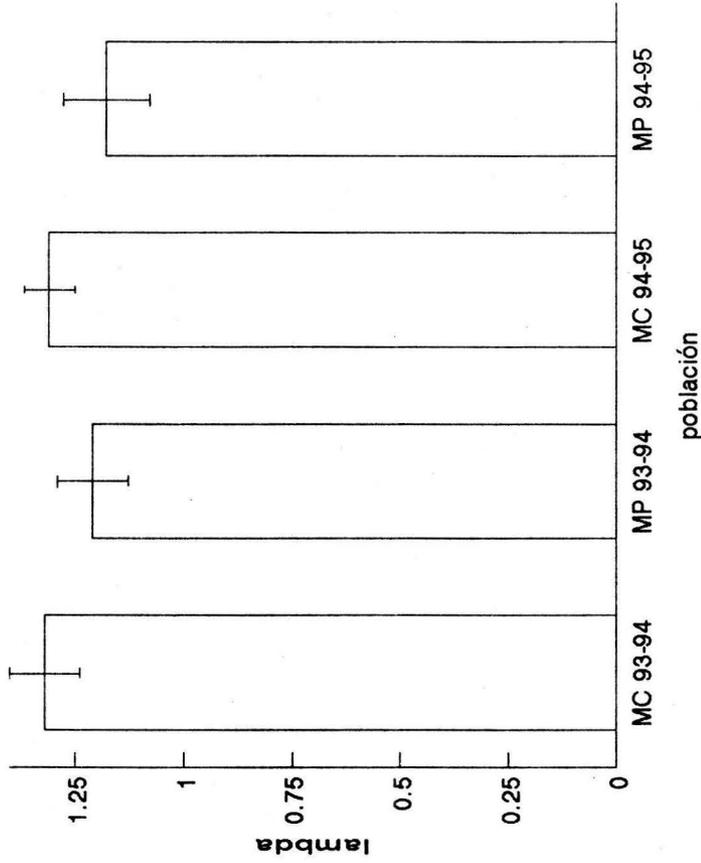


Figura 4.2. Intervalos de confianza al 95% ($\lambda \pm 2$) para las tasas de crecimiento poblacional. Existen diferencias entre sitios, sin embargo estas no se presenta entre años.

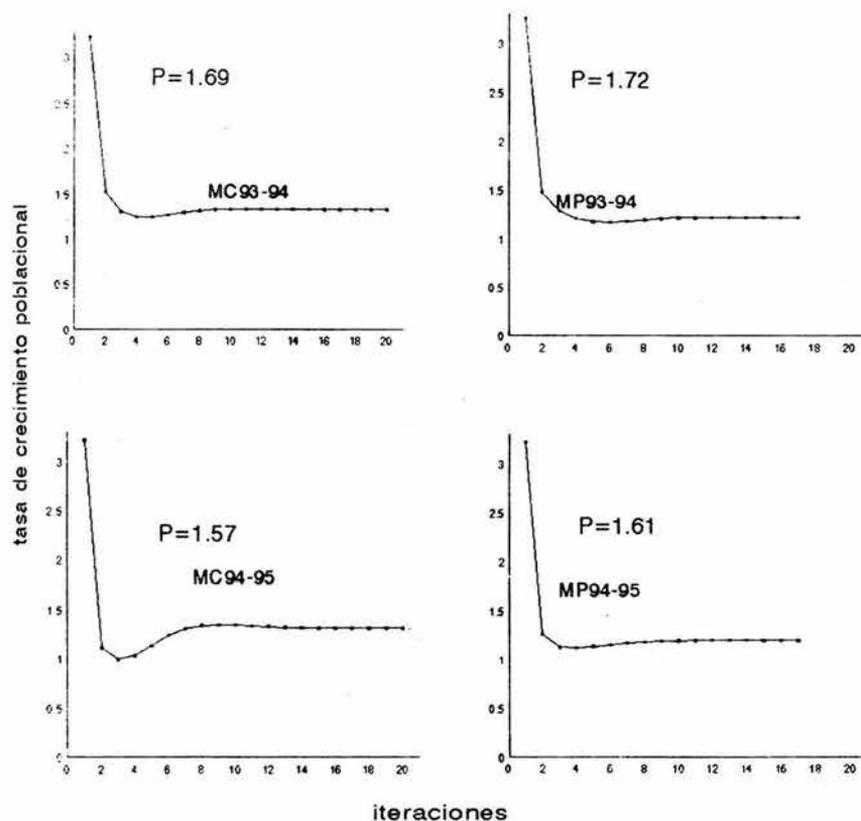


Figura 4.3. Comportamiento transitorio de las tasas de crecimiento poblacional y su relación con el cociente de amortiguamiento(P).El proceso de iteración se detuvo cuando el valor de lambda se estabilizó en tres decimales.

establecidos. Una vez hecho este ajuste, resultó que la mayor parte de los individuos se agruparon en los estadios de plántulas y juveniles, y los individuos reproductivos formaron una fracción de la población mucho menor (Tabla 4.7). Las estructuras observadas y estables fueron significativamente diferentes tanto para el matorral conservado como para el perturbado en los dos periodos de estudio (Fig. 4.1, Tabla 4.8).

Tabla 4.7. Estructura estable de categorías. Las abundancias relativas se ajustaron debido a que no se tomó en cuenta la categoría de semilla.

Categoría	Matorral conservado		Matorral perturbado	
	93-94	94-95	93-94	94-95
Plántula	0.50	0.48	0.53	0.56
Juvenil	0.28	0.33	0.27	0.28
A	0.11	0.14	0.10	0.07
B	0.03	0.03	0.03	0.04
C	0.03	0.01	0.03	0.03
D	0.05	0.01	0.04	0.02

Tabla 4.8. Comparaciones entre las estructuras poblacionales observadas y estables. El valor crítico de G (95%) con 5 g.l. es de 11.07.

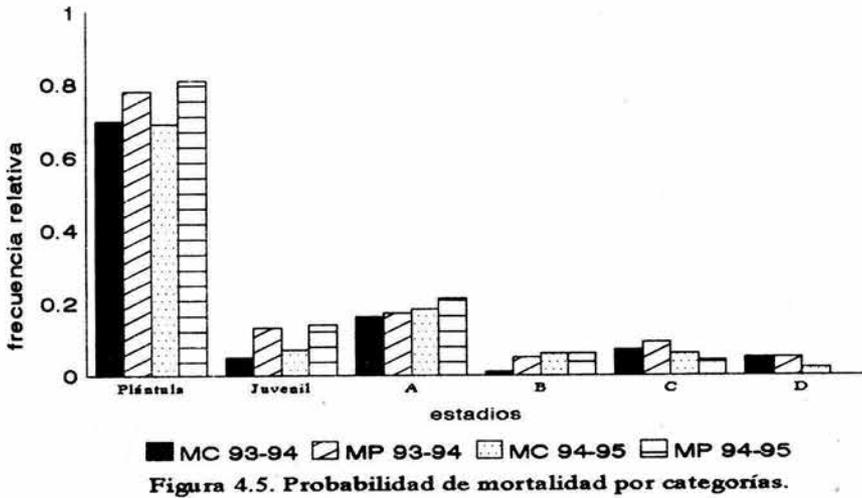
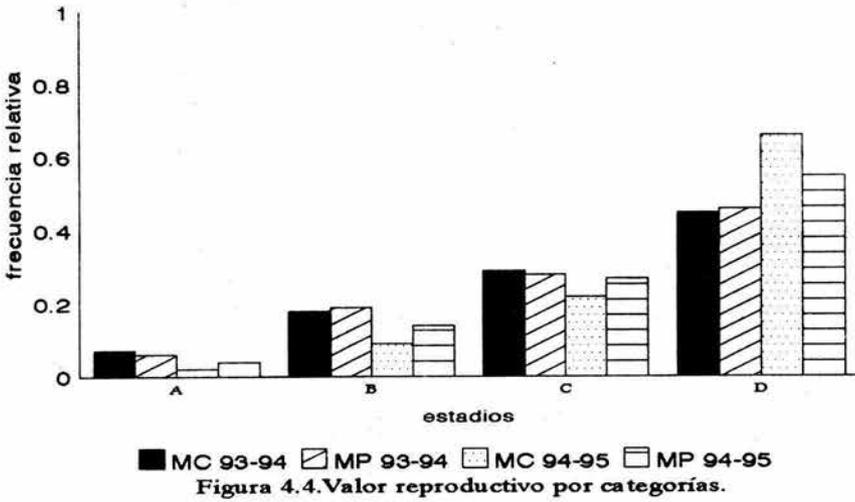
Tipo de matorral	periodo	G	p<
Matorral conservado	93-94	65.08	0.05
Matorral perturbado	93-94	97.37	0.05
Matorral conservado	94-95	45.92	0.05
Matorral perturbado	94-95	48.98	0.05

4.3.4 Valor reproductivo.

El valor reproductivo aumenta con el tamaño de las plantas (Fig 4.4). Los valores reproductivos en cada uno de las categorías fueron mayores en el periodo 93-94 que en el periodo 94-95 en las poblaciones de los dos matorrales, con excepción del estadio reproductivo D. En las categorías A y C se presentan dos tendencias, por una parte los valores reproductivos fueron mayores en matorral conservado que en el matorral perturbado para el periodo 93-94, y por otra parte, el matorral perturbado presentó valores reproductivos mayores que el matorral conservado para el periodo 94-95. Los valores reproductivos fueron mayores en el matorral perturbado que en el matorral conservado para las categorías B y D en los dos periodos.

4.3.5 Mortalidad.

La mortalidad está asociada con el tamaño de la planta, ya que entre mayor es el tamaño menor es la probabilidad de muerte (Fig. 4.5). Las categorías de plántula, de juvenil y las reproductivas A, B, C presentaron probabilidades de mortalidad más altas en la población del matorral perturbado que en la población del matorral conservado, con excepción de la categoría reproductiva C en el periodo 94-95. En la categoría D, las probabilidades de mortalidad son idénticas para las poblaciones del matorral conservado y perturbado en el periodo 93-94. Las probabilidades de mortalidad fueron mayores en el periodo 94-95 que en el periodo 93-94 para las poblaciones de los dos matorrales, con excepción de las categorías reproductivas C y la D.



4.3.6 Análisis de sensibilidad.

Las matrices de sensibilidad se presentan en la Tabla 4.9. En general, los valores de sensibilidad en las cuatro matrices disminuyen de arriba hacia abajo. En otras palabras, el valor de sensibilidad disminuye conforme aumenta el tamaño de la planta. En todos los casos la entrada de la matriz con la sensibilidad más alta fue la transición del banco de semilla a plántula. Los valores más altos fueron miles de veces más grandes que cualquier otro valor de la matriz de sensibilidades. Los valores intermedios de las matrices de sensibilidad se encuentran asociados a la permanencia y el crecimiento, concentrados principalmente en las categorías de juvenil y las reproductivas. Los valores más bajos correspondieron a las entradas de fecundidad, de semilla a plántula, de clonación y de retrogresión. Los índices de sensibilidad más altos se ubicaron en el período 93-94 para los dos matorrales. El matorral conservado tuvo un índice sensibilidad mayor que el matorral perturbado en los dos períodos.

Tabla 4.9. Matrices de sensibilidad. En negritas se presenta la sensibilidad más altas y subrayadas las más bajas.

Matorral conservado 1993-1994..I.S=75.11							
	Semilla	Plántula	Juvenil	A	B	C	D
Semilla	0.03	0	0	<u>7.40x10⁻⁸</u>	<u>1.80x10⁻⁸</u>	<u>1.48x10⁻⁸</u>	<u>2.70x10⁻⁸</u>
Plántula	5438.00	0	0	<u>0.01</u>	<u>3.25x10⁻³</u>	<u>2.69x10⁻³</u>	<u>5.02x10⁻³</u>
Juvenil	0	0.23	0.13	0	0	0	0
A	0	0	0.47	0.21	0	<u>0.04</u>	<u>0.07</u>
B	0	0	0	0.46	0.11	<u>0.09</u>	0
C	0	0	0	0.68	0.16	0.14	0
D	0	0	0	0.88	0.21	0.18	0.33

Matorral perturbado 1993-199, I.S= 50.054

	Semilla	Plántula	Juvenil	A	B	C	D
Semilla	<u>0.02</u>	0	0	<u>5.20×10^{-8}</u>	<u>1.50×10^{-8}</u>	<u>1.40×10^{-8}</u>	<u>2.02×10^{-8}</u>
Plántula	2502.65	0	0	<u>6.26×10^{-3}</u>	<u>1.84×10^{-3}</u>	<u>1.64×10^{-3}</u>	<u>2.42×10^{-3}</u>
Juvenil	0	0.18	<u>0.09</u>	0	0	0	0
A	0	0	0.49	0.18	0	<u>0.04</u>	<u>0.07</u>
B	0	0	0	0.45	0.13	0	0
C	0	0	0	0	0.18	0.16	0
D	0	0	0	0	0	0.25	0.37

Matorral conservado 1994-1995 I.S = 26.05

	Semilla	Plántula	Juvenil	A	B	C	D
Semilla	<u>0.05</u>	0	0	<u>1.50×10^{-6}</u>	<u>3.60×10^{-7}</u>	<u>1.40×10^{-7}</u>	<u>2.90×10^{-8}</u>
Plántula	675.22	0	0	<u>0.02</u>	<u>4.48×10^{-3}</u>	<u>1.74×10^{-3}</u>	<u>3.54×10^{-3}</u>
Juvenil	0	0.39	0.20	0	0	0	0
A	0	0	0.52	0.21	0	<u>0.02</u>	<u>0.01</u>
B	0	0	0	0.84	0.20	<u>0.08</u>	0
C	0	0	0	0	0.42	0.16	<u>0.03</u>
D	0	0	0	0	0	0.40	0.08

Matorral perturbado 1994-1995 I.S = 21.95

	Semilla	Plántula	Juvenil	A	B	C	D
Semilla	<u>0.01</u>	0	0	<u>6.60×10^{-8}</u>	<u>3.20×10^{-8}</u>	<u>1.50×10^{-8}</u>	<u>1.30×10^{-8}</u>
Plántula	477.99	0	0	<u>6.21×10^{-3}</u>	<u>3.02×10^{-3}</u>	<u>1.40×10^{-3}</u>	<u>1.21×10^{-3}</u>
Juvenil	0	0.24	0.11	0	0	0	0
A	0	0	0.45	0.17	0	<u>0.04</u>	<u>0.03</u>
B	0	0	0	0.47	0.23	0.11	0
C	0	0	0	0	0.38	0.18	0.15
D	0	0	0	0	0.69	0.32	0.28

4.3.7 Análisis de elasticidad.

Las matrices de elasticidad se presentan en la tabla 4.10. En general los valores de elasticidad más altos en las cuatro matrices se presentaron en la región de la permanencia. En particular, para las matrices de elasticidad de las

poblaciones del matorral conservado y perturbado del periodo 93-94 y de la población del matorral perturbado 94-95, los valores más altos se encuentran en la región de la permanencia de la categoría reproductiva D, los valores de elasticidad medios se encuentran en las entradas de permanencia y crecimiento C y los valores bajos se encuentran en las entradas de fecundidad, de clonalidad y de retrogresión. Para la matriz de elasticidad de la población del matorral conservado 94-95, los valores altos se encuentran en la región de la permanencia distribuidos entre las categorías de juvenil y las reproductivas A, B y C, los valores de elasticidad medios se encuentran en la región del crecimiento desde la categoría de semilla hasta la categoría reproductiva C, y los valores bajos se encuentran en las entradas de fecundidad, de transición de semilla a plántula, de clonalidad y de retrogresión (Tabla 4.10).

Tabla 4.10. Matrices de elasticidad. En negritas se presenta la sensibilidad más alta y subrayadas las más bajas.

	Matorral conservado 1993-1994						
	Semilla	Plántula	Juvenil	A	B	C	D
Semilla	<u>5.87×10^{-3}</u>	0	0	<u>4.30×10^{-4}</u>	<u>6.81×10^{-4}</u>	<u>2.76×10^{-3}</u>	<u>0.02</u>
Plántula	0.03	0	0	<u>4.60×10^{-4}</u>	<u>7.32×10^{-4}</u>	<u>2.97×10^{-3}</u>	<u>0.02</u>
Juvenil	0	0.05	0.08	0	0	0	0
A	0	0	0.05	0.09	0	0.02	0.05
B	0	0	0	0.08	0.03	<u>2.08×10^{-3}</u>	0
C	0	0	0	0.02	0.07	0.05	0
D	0	0	0	0.03	<u>6.41×10^{-3}</u>	0.06	0.24

Matorral perturbado 1993-1994

	Semilla	Plántula	Juvenil	A	B	C	D
Semilla	<u>4.29×10^3</u>	0	0	<u>2.80×10^4</u>	<u>1.18×10^3</u>	<u>2.37×10^3</u>	<u>0.01</u>
Plántula	0.02	0	0	<u>2.70×10^4</u>	<u>1.14×10^3</u>	<u>2.28×10^3</u>	<u>0.01</u>
Juvenil	0	0.03	0.06	0	0	0	0
A	0	0	0.03	0.09	0	<u>8.72×10^3</u>	<u>0.06</u>
B	0	0	0	0.10	0.04	0	0
C	0	0	0	0	0.10	0.07	0
D	0	0	0	0	0	0.08	0.29

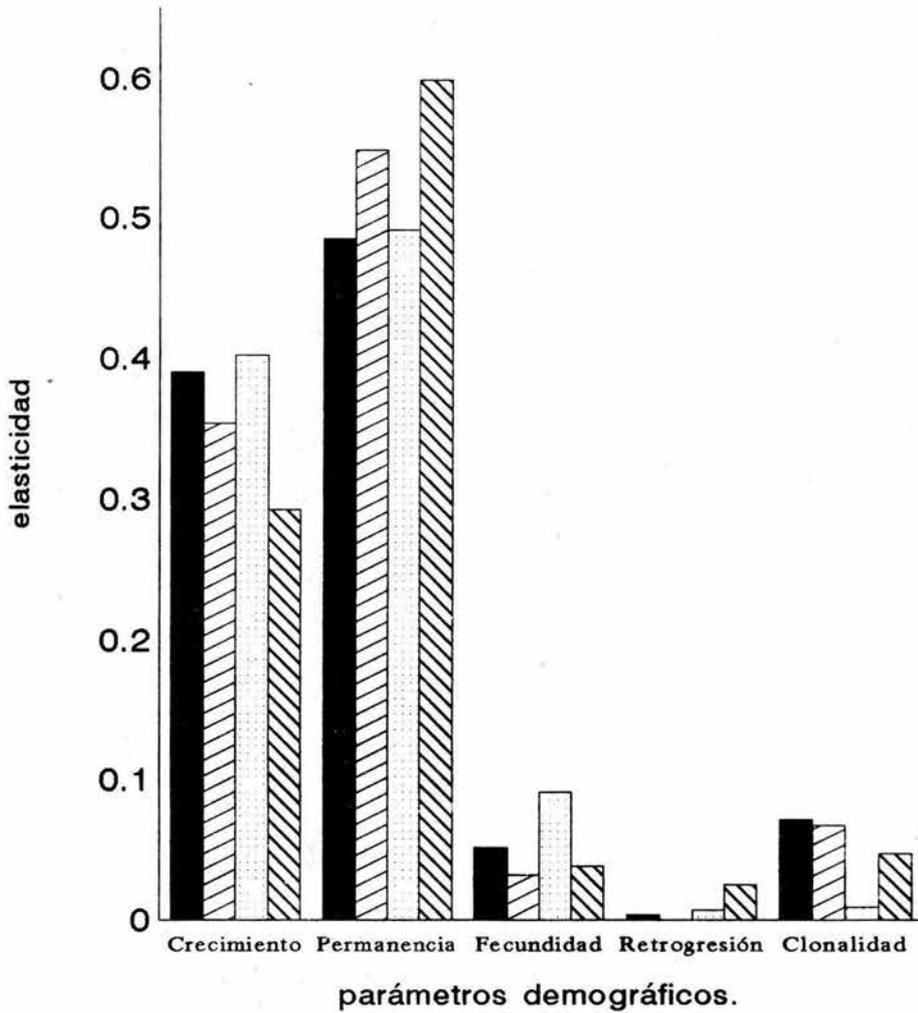
Matorral conservado 1994-1995

	Semilla	Plántula	Juvenil	A	B	C	D
Semilla	<u>0.01</u>	0	0	<u>8.00×10^3</u>	<u>0.01</u>	<u>0.01</u>	<u>0.01</u>
Plántula	0.04	0	0	<u>8.37×10^3</u>	<u>0.01</u>	<u>0.01</u>	<u>0.01</u>
Juvenil	0	0.09	0.10	0	0	0	0
A	0	0	0.09	0.11	0	<u>6.85×10^3</u>	<u>2.18×10^3</u>
B	0	0	0	0.08	0.11	<u>1.78×10^3</u>	0
C	0	0	0	0	0.06	0.10	4.05×10^3
D	0	0	0	0	0	0.03	0.05

Matorral perturbado 1994-1995

	Semilla	Plántula	Juvenil	A	B	C	D
Semilla	<u>1.07×10^3</u>	0	0	<u>3.10×10^4</u>	<u>6.10×10^4</u>	<u>7.7×10^4</u>	<u>2.33×10^3</u>
Plántula	<u>4.01×10^3</u>	0	0	<u>2.64×10^3</u>	<u>5.13×10^3</u>	<u>6.53×10^3</u>	<u>0.02</u>
Juvenil	0	0.04	0.07	0	0	0	0
A	0	0	0.04	0.08	0	<u>0.01</u>	<u>0.04</u>
B	0	0	0	0.08	0.14	<u>7.09×10^3</u>	0
C	0	0	0	0	0.05	0.11	0.02
D	0	0	0	0	0.03	0.05	0.21

La importancia relativa de los diferentes componentes demográficos sobre la tasa de crecimiento poblacional (λ) obtenida como la suma de los valores de elasticidad correspondientes se presenta en la figura 4.6. La permanencia presentó una contribución relativa a λ mayor que el crecimiento y que



■ MC 93-94 ▨ MP 93-94 ▩ MC 94-95 ▧ MP 94-95

Figura 4.6. Elasticidad de los parámetros demográficos de dos poblaciones de *Sedum oxypetalum* en el PECM.

cualquier otro componente los dos tipos de matorrales para los dos periodos. El crecimiento tuvo una elasticidad mayor en el matorral conservado que en el perturbado para los dos períodos. En el matorral conservado la fecundidad presentó una elasticidad mayor que en el matorral perturbado para los períodos. La clonalidad la retrogresión y la fecundidad contribuyeron de manera menos importante que los demás parámetros a la determinación del valor de λ en los dos tipos de matorrales para los dos períodos.

La parte de la gráfica triangular en la que se localizaron estas poblaciones fue en el centro y a la derecha, sin embargo la ubicación específica difiere tanto entre sitios como entre años (Fig 4.7). El matorral conservado presentó una λ de mayor magnitud, por lo que los valores de elasticidad de la fecundidad y del crecimiento son relativamente más altos. El matorral perturbado presentó valores de λ más bajos y esto se relaciona con valores de elasticidad relativamente altos en la permanencia, es decir existe una relación entre la ubicación de la población en el espacio triangular, la magnitud de λ y la contribución relativa de los diferentes componentes demográficos a λ .

En la figura 4.8 se presentan las elasticidades para cada componente demográfico por categorías del ciclo de vida. En general, los valores de elasticidad del crecimiento aumentaron conforme aumentó el tamaño de la categoría. Con respecto a la permanencia y la retrogesión los valores más altos de elasticidad se presentaron en la categoría reproductiva D. En general, los valores de elasticidad de la fecundidad crecen conforme aumenta el tamaño de la planta y los mismo sucede para los valores de elasticidad de la clonalidad.

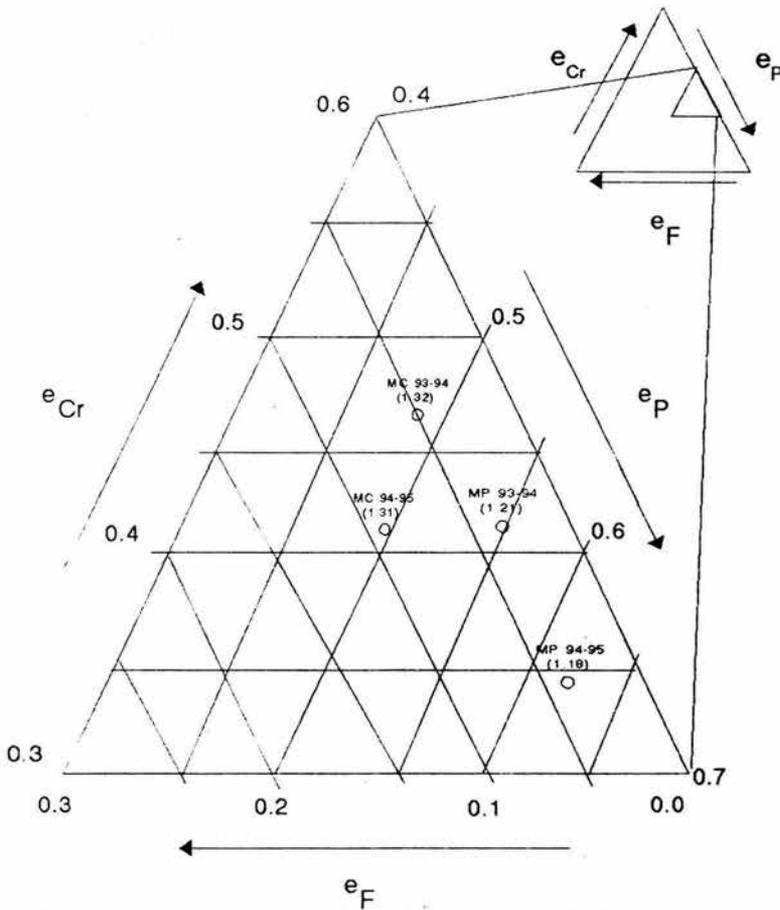


Figura 4.7. Ubicación de las poblaciones de *Sedum oxypetalum* estudiadas en los dos periodos en la gráfica triangular de elasticidad; entre paréntesis en valor de lambda (e_{Cr} =elasticidad del crecimiento, e_F = elasticidad de la fecundidad y e_P = elasticidad de la permanencia).

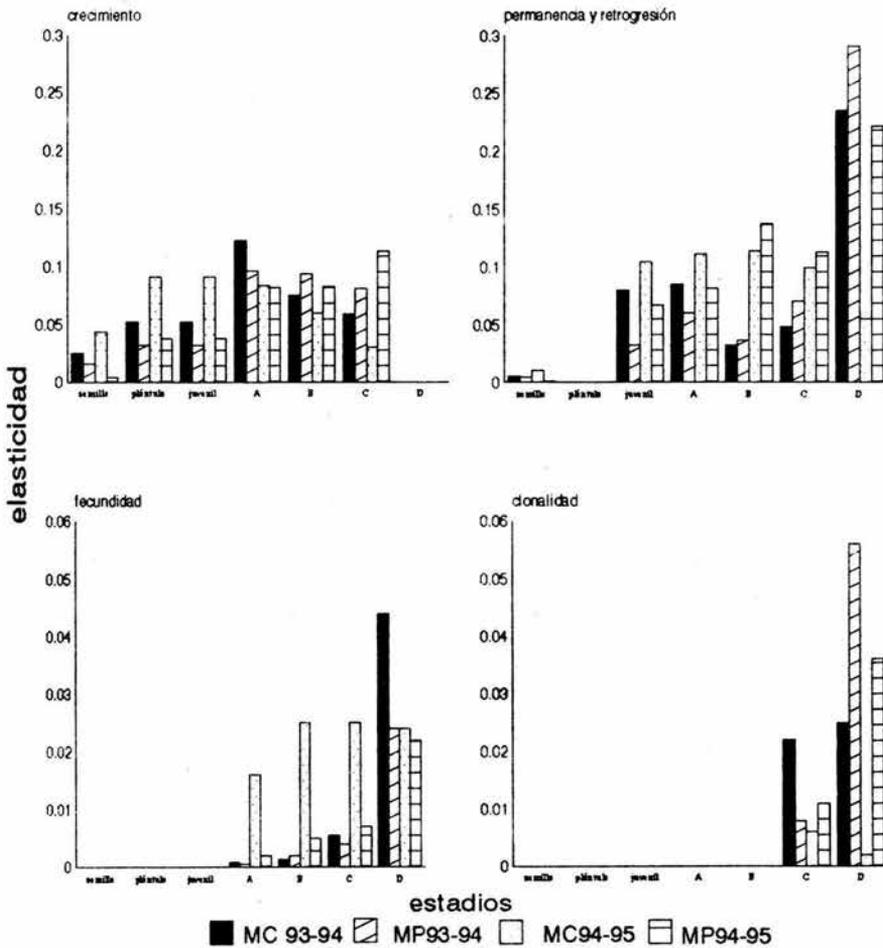


Figura 4.8. Elasticidades de los parámetros demográficos por estadio. Notese la diferencia en la escala entre las gráficas superiores y las inferiores.

4.4 Experimento de formación de raíces adventicias.

Los resultados del experimento de formación de raíces adventicias se presentan en la tabla 4.11. En general, la probabilidad de formación de raíces adventicias se relacionó con el aumento de la humedad y el grosor de la rama. En el tratamiento sin humedad y con las ramas delgadas no se formaron raíces adventicias.

Tabla 4.11 Peso (g) de las raíces adventicias formadas en *Sedum oxypetalum* (e.e).

<u>Tamaño de las ramas</u>	<u>Régimen de riego</u>					
	<u>sin humedad</u>		<u>secas</u>		<u>lluvias</u>	
delgadas	0	0	0.041	(0.035)	0.069	(0.065)
medianas	0.007	(0.007)	0.066	(0.061)	0.205	(0.179)
grandes	0.016	(0.001)	0.213	(0.188)	0.194	(0.169)

Las variables humedad y grosor de la rama tuvieron de manera independiente, un efecto significativo sobre la producción de raíces adventicias. La interacción de estos factores tuvo también un efecto altamente significativo en la formación de raíces adventicias. Las ramas de grosor grande con régimen de riego de secas produjeron mayor cantidad de raíces adventicias que las ramas de grosor medio y grande con régimen de riego de lluvias (Tabla 4.12).

Tabla 4.12 Análisis de varianza múltiple para el experimento de raíces adventicias. El valor crítico de la F_0 (99%) para el grosor de la rama y la humedad con 2.81 g.l. es de 4.98. El valor crítico de F_0 (99%) para la interacción con 4.81 g.l. es de 3.65

<u>Fuentes de variación</u>	<u>suma de cuadros</u>	<u>grados de libertad</u>	<u>cuadro medio</u>	<u>F_0</u>	<u>$p <$</u>
diámetro	0.194	2	0.097	15.114	0.01
humedad	0.336	2	0.168	26.099	0.01
interacción	2.783	4	0.695	108.09	0.01
error	0.521	81	0.006		
total	2.793	90			

5. Discusión.

5.1 Demografía descriptiva.

La densidad de plántulas fue diferente tanto entre sitios como entre años, siendo mayor en el matorral conservado que en el perturbado en los dos años (Tabla 4.1). Este resultado sugiere que existe un mayor número de "sitios seguros" (*sensu* Harper 1977; Hutchings 1986; Aguilera y Lauenroth 1995) para la germinación, establecimiento y crecimiento de plántulas en el matorral conservado que en el matorral perturbado. Al parecer la probabilidad de formación de microambientes favorables para la germinación y establecimiento fueron menores en el matorral perturbado, quizá debido a los efectos de la perturbación ocurrida hace años en esta zona (i.e. la remoción de suelo y eliminación de la cobertura vegetal del matorral xerófilo).

Las observaciones de Ruíz-Amaro (1996) y las mías propias permiten suponer que la cobertura de *Sedum oxypetalum* genera microambientes favorables para el establecimiento de plántulas de esta misma especie y de un número considerable de otras especies. Por lo tanto se sugiere que la variación en la densidad de plántulas entre sitios puede estar relacionada con la mayor cobertura de individuos de *Sedum oxypetalum* en el matorral conservado que en el matorral perturbado, que permiten la formación de microambientes favorables para el establecimiento (Hutchings 1986; Aguilera y Lauenroth 1995; Burslem *et. al* 1995).

En el período 94-95 se presentó un establecimiento de plántulas mayor que en el período 93-94 en los dos sitios. Este resultado se debe probablemente a que el período 94-95 fue más lluvioso (945 mm) que el periodo 93-94 (700 mm), según los datos de la estación meteorológica de Ciudad Universitaria por lo

que las semillas se encontraron en condiciones más favorables para germinar y permitir el establecimiento de un número mayor de plántulas.

La densidad de individuos establecidos (juveniles y reproductivos) varió espacialmente; el matorral conservado presentó una mayor densidad que el matorral perturbado (Tabla 4.1). Bazzaz (1983) menciona que el cambio en la densidad de individuos es una de las respuestas de una población ante un evento de perturbación. Uno de los efectos de la perturbación en este caso fue la eliminación de la cobertura vegetal; por lo que se sugiere, que la variación en la densidad de individuos establecidos entre los dos matorrales se debe probablemente a la remoción de individuos de *Sedum oxypetalum* del matorral xerófilo. La densidad de los individuos establecidos presentó muy poca variación entre años para los dos matorrales. Lo anterior se debe a que la probabilidad de muerte es baja en estas categorías.

La distribución de las plántulas fue agregado tanto en la población del matorral conservado como en la población del matorral perturbado para los dos periodos (Tabla 4.2). La distribución de plántulas no es al azar, por lo que se sugiere la existencia de sitios con condiciones microambientales más favorables que otros para el establecimiento de plántulas. El matorral perturbado presentó un índice de dispersión mucho mayor que el matorral conservado en los dos años. Esto significa que en el matorral perturbado se presentaron sólo unos cuantos cuadros con condiciones microambientales favorables donde se concentraron la mayoría de las plántulas, mientras que en el matorral conservado se presentó un mayor número de cuadros con condiciones favorables para el establecimiento de plántulas. El índice de dispersión de plántulas fue mayor para el período 94-95 que para el período 93-94 para los dos sitios, es decir, en el período 94-95 se presentó un mayor

número de cuadros con condiciones favorables para el establecimiento de plántulas que en el período 93-94. El resultado anterior puede tener su explicación en el hecho de que el período 94-95 fue más húmedo que el período 93-94.

Harper (1977) y Hutchings (1986) plantean que las causas que determinan los patrones de distribución de las plántulas son la dispersión de semillas, la ubicación espacial de micrositios favorables y la sobrevivencia diferencial. Por otro lado, Bazzaz (1983) propone que una de las consecuencias de una perturbación es la modificación en la densidad y los patrones de distribución de los individuos de una población. La densidad y el patrón de distribución de plántulas se encuentran estrechamente relacionados con la condición de perturbación en este estudio. Se sugiere que la perturbación modificó las condiciones abióticas y bióticas del matorral xerófilo y por lo tanto alteró negativamente la posibilidad de encontrar microambientes favorables o sitios seguros para la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas.

Las estructuras poblacionales observadas difieren tanto entre sitios como entre años (Tabla 4.4.). Las variaciones en los procesos demográficos se encuentran afectadas tanto por factores extrínsecos (i.e. condiciones físicas del medio y disponibilidad de recursos), como por factores intrínsecos de la población (densidad e interacciones intra e interespecíficas; Franco 1990; Silvertown y Lovett-Doust 1993). Las diferencias en las estructuras poblacionales entre sitios para los dos años se deben posiblemente a las modificaciones que originó la perturbación, es decir, se afectó la proporción relativa de individuos de *Sedum oxypetalum*. Las alteraciones en los estadios del ciclo de vida después de un evento de perturbación pueden causar modificaciones en las estructuras poblacionales, reflejo de la modificación en la densidad, en la sobrevivencia y

en el crecimiento de las plantas. (Bazzaz 1983; Pickett *et al.* 1989; Silvertown y Lovett-Doust 1993; Mandujano 1995).

5.2. Modelos de proyección matricial.

La λ de la población del matorral conservado fue significativamente mayor que la del matorral perturbado en los dos períodos (Tabla 4.6). Al parecer, la perturbación se tradujo en una reducción de la tasa de crecimiento de la población de *Sedum oxypetalum* en el matorral xerófilo. Al comparar las matrices de transición tanto del matorral conservado como del perturbado, se observan diferencias cualitativas en las entradas de las matrices a través de los distintos estadios del ciclo de vida de *Sedum oxypetalum* (Tabla 4.5). En el matorral perturbado se obtuvo una λ menor en que el matorral conservado debido a un menor establecimiento de plántulas, (transición de semilla a plántula), a la mortalidad y a la producción de semillas. Sin embargo, la población del sitio perturbado presentó una $\lambda >$ de 1 en los dos años, es decir, la población está creciendo a pesar del evento de perturbación. Lo anterior sugiere que la población del sitio perturbado se encuentra en una fase de recuperación después de la perturbación. Las consecuencias demográficas en las poblaciones que enfrentan un evento de perturbación dependen de la especie, del habitat y de la frecuencia e intensidad de la perturbación, así como de los procesos de regeneración natural de una comunidad de la que forman parte (Bazzaz 1983; Pickett *et al.* 1989; Silvertown y Franco 1993; Busing 1995; Mc Intyre *et al.* 1995, Oostermeijer *et al.* 1996).

El matorral perturbado presentó un cociente de amortiguamiento mayor que el matorral conservado en los dos años, es decir, fue necesario iterar la matriz

un número menor veces para llegar a la estabilización de λ y a la estructura estable de categorías (Fig 4.3). Sin embargo, las diferencias entre los cocientes de amortiguamiento no son tan acentuadas, el número de iteraciones entre el matorral conservado y el perturbado son dos. Esta situación no concuerda con la literatura, ya que se supone que una población conservada debería llegar a la estabilización más rápidamente que una población perturbada. Los resultados anteriores no concuerdan con lo observado por Larson (1992), quien encontró que el cociente de amortiguamiento se relaciona con la magnitud de λ y explica adecuadamente el número de iteraciones para llegar a la estabilización en poblaciones de *Echeveria gibbiflora* en sitios del Pedregal de San Angel con diferente grado de perturbación.

Las estructuras observadas y estables fueron significativamente diferentes para cada sitio y año (Tabla 4.8). Las poblaciones de ambos sitios no han alcanzado una estructura estable y una tasa constante de crecimiento poblacional. La gran mayoría de las poblaciones en condiciones naturales no se encuentran en equilibrio. El concepto de equilibrio en los modelos matriciales de proyección poblacional se basa en la suposición de que el ambiente y por lo tanto los parámetros demográficos se mantiene constante; sin embargo, las condiciones naturales son sumamente heterogéneas tanto en el tiempo como en el espacio (Caswell 1989). Es posible que las poblaciones de *Sedum oxypetalum* no se encuentren en el equilibrio debido a la perturbación y a la dinámica de los procesos sucesionales (Falinska 1995; McIntyre *et al.* 1995; Oostermeijer *et al.* 1996; Silvertown *et al.* 1996).

El valor reproductivo de *Sedum oxypetalum* aumenta conforme aumenta su tamaño (Fig 4.4). Este resultado concuerda con muchos otros trabajos de demografía vegetal donde se concluye que el valor reproductivo se

encuentra relacionado con el tamaño de los individuos (Gatsuk *et al.* 1980; Solbrig 1981; Larson 1992; Bierzychudek 1982; Hara *et al.* 1993; Valverde 1995).

En general, los valores reproductivos de las categorías son mayores en el matorral perturbado que en el conservado (Fig 4.4). Este resultado sugiere que la perturbación se tradujo en un aumento de los valores reproductivos en los diferentes estadios del ciclo de vida de *Sedum oxypetalum*. Este resultado coincide con diferentes estudios donde un evento de perturbación o una fase seral inicial favorece el valor reproductivo en ciertas poblaciones de plantas. Menges (1990) realizó un estudio demográfico de *Pedicularis furbishiae* y demostró que los eventos de perturbación de intensidad y frecuencia intermedia favorecen el crecimiento de las poblaciones. Valverde (1995) encontró que en poblaciones de *Primula vulgaris* los valores reproductivos altos estaban asociados a la apertura de claros, y Oostermeijer *et al.* (1996) encontraron que poblaciones de *Gentiana pneumonanthe* con tasas de crecimiento poblacional > 1 y establecidas en zonas donde la vegetación se encontraba en un estado sucesional inicial presentaban valores reproductivos altos.

No se observaron daños por herbívoros en individuos de *Sedum oxypetalum* durante el estudio y por lo tanto esto no parece ser una causa de mortalidad importante en las poblaciones estudiadas. En plantas del género *Sedum* se ha detectado presencia de células productoras de taninos, por lo que se sugiere que la ausencia de herbivoría en estas especies se debe a la presencia de estos compuestos (Esau 1977; Clausen *et al.* 1992).

Las probabilidades de mortalidad de los individuos de las diferentes categorías fueron mayores en el matorral perturbado que en el matorral conservado (Fig

4.5). Es posible que la perturbación haya modificado las condiciones abióticas del matorral xerófilo, por lo que la probabilidad de sobrevivir se vió afectada negativamente, en particular para los estadios de menor tamaño: las plántulas. Al parecer se presentó un efecto negativo en los patrones de sobrevivencia de los individuos de *Sedum oxypetalum* después de la perturbación del matorral xerófilo. En algunos otros trabajos demográficos se ha reportado que los patrones de sobrevivencia y mortalidad son afectados positiva o negativamente dependiendo de la frecuencia e intensidad de una perturbación y de la especie (Bazzaz 1983; Bierzychudek 1982; Pickett et al. 1989; Larson 1992; Hernández 1992; Martínez Balleste 1995).

En general para las cuatro matrices de sensibilidad las entradas aumentan conforme disminuye el tamaño del estadio (Tabla 4.9). El valor más alto se ubica en la transición de semilla a plántula y los valores más bajos corresponden a las entradas de fecundidad, clonación y retrogresión. Este patrón coincide con lo reportado en la literatura donde las sensibilidades más altas se relacionan con las entradas que corresponden a la permanencia y crecimiento de los estadios más pequeños, y las sensibilidades más bajas corresponden a los estadios de mayor tamaño y a la fecundidad (Bierzychudek 1982; Piñero et al. 1984; Hernández 1992; Larson 1992; Martínez Balleste 1995; Valverde 1995).

En cuanto a los índices de sensibilidad (Tabla 4.9), que se interpretan como la sensibilidad de λ a cambios en el ciclo de vida de *Sedum oxypetalum*, fueron más altos en el matorral conservado que en el matorral perturbado (Tabla 4.9). Este resultado concuerda con lo encontrado por Larson (1992), i.e el índice de sensibilidad en un sitio conservado fue mayor que un sitio perturbado para poblaciones de *Echeveria gibbiflora*. Por su parte, Valverde (1995) reporta que

el índice de sensibilidad en poblaciones de *Primula vulgaris* fue mayor en el sotobosque que en sitios abiertos, al menos para uno de sus periodos estudiados. En el caso de *Sedum oxypetalum* estas diferencias se deben posiblemente a que el valor de sensibilidad de la transición de semilla a plántula en el sitio conservado es mayor que en el sitio perturbado, por lo que un cambio, por mínimo que sea, en las probabilidades de germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas tendrá un efecto importante en cuanto al aumento o disminución de λ .

En las cuatro matrices de elasticidad se observa que, las entradas de elasticidad con los valores más altos se ubican en las regiones de permanencia y crecimiento. Las entradas de las matrices con los valores de elasticidad menores se encuentran en las regiones de la fecundidad, la clonación y la retrogresión (Tabla 4.10). Los análisis de elasticidad muestran que existen diferencias en la importancia relativa de los distintos componentes demográficos en relación con el tipo de matorral estudiado. El valor de elasticidad de la permanencia fue mayor en el matorral perturbado que en el conservado. Este resultado sugiere que los cambios en los cambios en la importancia de los componentes demográficos se encuentran relacionados con eventos de perturbación o con las diferentes fases de un proceso sucesional (Bazzaz 1983; Álvarez-Buylla y García-Barrios 1991; Silvertown y Franco 1993; Bullock *et al.* 1994; Falinska 1995; Valverde 1995).

Sedum oxypetalum se encuentra en la región de la gráfica triangular donde se ubican las plantas herbáceas perennes de hábitats cerrados, las herbáceas perennes de hábitats abiertos y los arbustos (Silvertown *et al.* 1993; Silvertown y Franco 1993; Silvertown *et al.* 1996). Se presentaron diferencias en cuanto a la ubicación particular de cada población tanto entre años como ente sitios (Fig.

Fig. 4.7). Silvertown y Franco (1993) encontraron que en hábitats abiertos los valores de elasticidad más importantes suelen corresponder al crecimiento y a la fecundidad, mientras que en hábitats conservados la permanencia es el componente que contribuye de manera más importante al valor de λ . Sin embargo el comportamiento demográfico de las poblaciones del matorral conservado y del matorral perturbado no concuerda con esta tendencia. Las poblaciones del matorral perturbado se encuentra por debajo de las poblaciones del matorral conservado en la gráfica triangular de elasticidad, cuando se esperaría lo contrario. Es importante tomar en cuenta que dependiendo de la especie y del hábitat una perturbación o una determinada etapa seral pueden tener un efecto positivo o negativo en una población que se puede traducir en un aumento en la tasa de crecimiento poblacional o en un proceso de extinción de ésta (Silvertown y Franco 1993; Bullock *et al.* 1994; Falinska 1995; Valverde 1995;).

5.3 Formación de raíces adventicias.

La humedad, el grosor de la rama y la interacción de estos dos factores afectaron la formación de raíces adventicias en las ramas de *Sedum oxypetalum*. La humedad es un factor fundamental en la formación y establecimiento de sistemas radiculares principales o adventicios (McIntyre 1976; Salzman 1985; Harper 1991, Martínez Romero 1992). Por otra parte, se ha reportado que la longitud de un entrenodo o el grosor de una rama son factores que también influyen en la formación de raíces adventicias y en el establecimiento de un ramet (Harris y Lovell 1980; de Kroon y Knops 1990; Harper *et al.* 1991). La formación de un sistema radicular adventicio depende

de la plasticidad morfológica de la planta y de la existencia de condiciones ambientales que permitan su establecimiento (Barlow 1986).

El establecimiento de un sistema radicular adventicio fisiológicamente independiente del sistema radicular principal es condición necesaria para el establecimiento de un ramet (Fitter 1987, Fitter *et al.* 1988; Harper *et al.* 1991). En *Sedum oxypetalum* la formación de ramets depende de tres aspectos: el primero la probabilidad de que una rama se fragmente a causa de un daño mecánico; el segundo, que el fragmento se localice en un micrositio favorable; y el tercero, que se produzcan y establezcan raíces adventicias. En *Veronica filiformis* (Harris y Lovell 1980), en *Viola spp.* (Schellner *et al.* 1982), y en *Canavalia rosea* e *Ipomoea pes-caprae* (Martínez Romero 1992) la formación de raíces adventicias depende de la capacidad de fragmentación de las ramas, de la longitud del entrenudo y de las condiciones abióticas del micrositio donde se establece el fragmento, por ejemplo, el grado de humedad o la concentración de nutrientes. Por lo tanto, es probable que en el campo la formación de ramets en *Sedum oxypetalum* esté limitada principalmente por la ocupación de micrositos favorables que permitan la formación y el establecimiento de raíces adventicias.

En los análisis demográficos, la formación de ramets o clonación tuvo un valor de elasticidad pequeño en comparación con el de la fecundidad en los dos matorrales para los dos períodos, es decir, en poblaciones establecidas la reproducción sexual contribuye de manera más importante a λ que la dispersión vegetativa. Sin embargo, la manipulación de las poblaciones de *Sedum oxypetalum* para la restauración ecológica es sumamente más sencilla cuando se trabaja con fragmentos vegetativos. En zonas perturbadas donde no hay una cubierta vegetal, se observó el establecimiento de fragmentos de

Sedum oxypetalum, por lo que es posible que este método de propagación sea un elemento importante en la rehabilitación del matorral perturbado.

5.4 Sucesión ecológica y demografía.

La mayoría de las especies del género *Sedum* presentan el metabolismo ácido crasuláceo (MAC) y son colonizadoras de hábitats abiertos en fases serales iniciales en climas templados (Clausen 1959, 1975; Manfred y Ting 1978; Sharitz y McCormick 1973, Grime *et al.* 1989, Mazzoleni y Ricciardi 1993, Baur *et al.* 1995). Los resultados de este estudio demográfico sugieren que *Sedum oxypetalum* se comporta demográficamente como un arbusto colonizador de hábitats abiertos y cerrados (Silvertown *et al.* 1993) y es posible que las perturbaciones pequeñas y frecuentes favorezcan la permanencia de estas poblaciones (Silvertown y Franco 1993). La información obtenida de la literatura y los resultados demográficos permiten sugerir que *Sedum oxypetalum* es una especie colonizadora en la sucesión primaria en del derrame volcánico del Xitle. Ruíz Amaro (1996) estudió el papel facilitador de la microsucesión de *Sedum oxypetalum* y *Buddleia cordata* en diferentes regímenes de perturbación en el PECM. *Buddleia cordata* no limitó, pero tampoco favoreció el establecimiento de especies perennes. En el caso de *Sedum oxypetalum*, se observó que favoreció el establecimiento de especies perennes características de estadios serales más avanzados, lo que indica su papel facilitador o nucleador en la microsucesión.

En este momento surge la pregunta ¿cuál es el papel de *Sedum oxypetalum* en el proceso sucesional de la zona?. El comportamiento demográfico de

Sedum oxypetalum se encuentra fuertemente influenciado por el estado seral de la vegetación de la que forma parte. Es posible que *Sedum oxypetalum* sea una especie abundante durante el proceso sucesional primario y actúe como facilitadora en el establecimiento de plantas anuales y perennes, generando mosaicos de ocupación del espacio. Por lo tanto posiblemente el matorral xerófilo estudiado sea una comunidad intermedia entre un estado sucesional inicial y uno más avanzado. Cano-Santana y Meave (1996) proponen un patrón sucesional hipotético en el derrame del Xitle en función del gradiente altitudinal y la humedad, donde el matorral xerófilo es una fase seral intermedia entre una comunidad inicial de helechos líquenes y musgos y un bosque de encinos o pinos.

Se han realizado diferentes estudios sobre la dinámica de los ecosistemas y su relación con poblaciones colonizadoras; por ejemplo Vitousek (1990), estudió el efecto de *Myrica faya* en la sucesión primaria sobre ecosistemas de origen volcánico de la isla de Hawaii . La presencia de esta especie alteró los patrones de adquisición y uso de recursos, la estructura trófica y el régimen de disturbio (intensidad y frecuencia). Finalmente se puede sugiere que las perturbaciones frecuentes y pequeñas en esta zona podrían estar deteniendo el proceso sucesional y consecuentemente favoreciendo la permanencia del matorral xerófilo y de las poblaciones de *Sedum oxypetalum*.

6. Conclusiones.

- 1) La densidad de plántulas, juveniles y reproductivos de *Sedum oxypetalum* fue mayor en el matorral conservado que en el matorral perturbado. Se presentaron diferencias en las estructuras poblacionales observadas tanto entre sitios como entre años. El patrón de distribución fue agregado en ambos sitios y años.

- 2) La tasa de crecimiento poblacional (λ) fue significativamente mayor en el matorral conservado que en el matorral perturbado en los dos períodos. Se encontraron diferencias en las estructuras poblacionales observadas y las estables tanto entre sitios como entre años, con excepción del matorral conservado en el periodo 94-95. La fecundidad aumentó conforme aumentó el tamaño de la planta. El valor reproductivo aumentó al aumentar el tamaño de la categoría. Los valores reproductivos por estadio fueron mayores en el matorral perturbado que en el matorral conservado.. Los valores de mortalidad por estadio fueron mayores en el matorral perturbado que en el conservado. La probabilidad de muerte disminuye conforme aumenta el tamaño del estadio.

- 3) La transición de semilla a plántula resultó ser la parte del ciclo de vida más sensible de *Sedum oxypetalum*. El matorral conservado presentó un índice de sensibilidad mayor que el matorral perturbado para los dos períodos. En la mayoría de los casos los valores de sensibilidad disminuyeron conforme aumentó el tamaño de la planta. Los componentes demográficos que contribuyeron al valor de λ en el matorral conservado fueron la fecundidad y el crecimiento, mientras que en el matorral perturbado fue la permanencia.

- 4) En condiciones de invernadero la humedad, el grosor de la rama y la interacción de estos factores afectaron la formación de raíces adventicias en las ramas de *Sedum oxypetalum*.

7. Literatura citada.

- Aguilar, A., Ezcurra, E., García, T., Mazari, H.M. y Pisanty, I. 1995. "The Basin of Mexico", en Kasperson, J., Kasperson, R. y Turner, B. (eds), *Regions of Risk: Comparison of Threatened Enviroments*. United Nations University Press, New York, pp 304-366.
- Aguilera, M.O. y Lauenroth, W.K. 1995. Influence of gap disturbances and type of microsites on seedling establishment in *Bouteloua gracilis*. *Journal of Ecology* 83: 87-97.
- Álvarez-Buylla, E. 1986. Demografía y dinámica poblacional de *Cecropia obtusifolia* Berto. (*Moraceae*) en la selva de los Tuxtlas, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Álvarez, C.E. 1992. *Condiciones de temperatura y precipitación en el suroeste del Distrito Federal*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Filosofía y Letras, UNAM. México D.F.
- Álvarez-Buylla, E.R. y García-Barrios, R. 1991. Seed and forest dynamics: a theoretical framework and an example from the neotropics. *American Naturalist* 137: 133-154.
- Álvarez-Buylla, E. y Slatkin, M. 1991. Finding confidence limits on population growth rates. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 221-224.
- Álvarez-Buylla, E. y Slatkin, M. 1993. Finding confidence limits on population growth rates: Monte Carlo test of a simple analytic method. *Oikos* 68: 273-282.

-
-
- Álvarez-Buylla, E. y Slatkin, M. 1994. Finding confidence limits on population growth rates: three real examples revised. *Ecology* 75: 255-260.
- Baines, J.C. 1989. "Choice in habitat re-creation", en Buckley, G.P. (ed), *Biological Habitat Reconstruction*. Belhaven Press. Londres.
- Bartlow, P.W. 1986. "Adventitious roots of whole plants: Their forms, functions and evolution", en Jackson B.M. (ed). *New Root Formation in Plants and Cutting*. Martinus Nijhoff, Press. Holanda.
- Barocio, F.I. 1963. *Contribución al conocimiento de las crasuláceas del Valle de México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México D.F.
- Baur, B., Froberg, L. y Baur, A. 1995. Species-diversity and grazing damage in a calcicolous lichen community on top of stone walls in Oland, Sweden. *Annales Botanici Fennici* 32: 239-250.
- Bazzaz, F.A. 1983. "Characteristics of populations in relation to disturbance in natural and man-modified ecosystems", en Mooney, H.A. y Godron, P.M. (eds), *Disturbance and Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin-Nueva York.
- Begon, M. y Mortimer, M. 1986. *Population Ecology: a unified study of animals and plants*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Bell, A.D. 1976. "Computerized vegetative mobility in rizomatus plants", en Linder Mayer, A. y Rozenberg, G. (eds), *Automata, Languages and Development*. North Holland Publications, Amsterdam.
- Bell, A.D. 1991. *Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology*. Oxford University Press, Oxford.
-
-

-
-
- Benítez, G.A. 1986. *Arboles y Flores del Ajusco*. Instituto de Ecología y Museo de Historia Natural de la Ciudad de México., México D.F.
- Bierzzychudek, P. 1982. The demography of jack-in-the pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological Monographs* 50: 335-351.
- Bradshaw, A.D. 1983. The reconstruction of ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 20: 1-17.
- Bradshaw, A.D. 1984 a. "The importance of evolutionary ideas in ecology and viceversa", en Shorrocks, B. (ed), *Evolutionary Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Bradshaw, A.D. 1984 b. Land restoration: now and in the future. *Proceedings Royal Society of London B* 223: 1-23.
- Bradshaw, A.D. 1990. "Restoration: an acid test for ecology", en Jordan III, Gilpin, E. y Aber, D. (eds), *Restoration Ecology: a synthetic approach to ecological research*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bravo, H., Sosa, R.E. y Torres, J. 1991. Ozono y lluvia ácida en la ciudad de México. *Ciencias* 22: 33-40.
- Brewer, R. 1994. *The Science of Ecology*. Saunders College Publishing, Nueva York.
- Bullock, J.M., Clear Hill, B. y Silvertown, J. 1994. Demography of *Cirsium vulgare* in a grazing experiment. *Journal of Ecology* 82: 101-11.

-
-
- Burslem, D.F.R.P., Grubb, P.J. y Turner, M. 1995. Responses to nutrient addition among shade-tolerant tree seedlings of lowland tropical rain forest in Singapore. *Journal of Ecology* 83: 113-122.
- Busing, R.T. 1995. Disturbance and the population dynamics of *Liriodendron tulipifera*: simulations with a spatial model of forest succession. *Journal of Ecology* 83: 45-53.
- Callaghan, T.V., Svensson, B.M., Bowman, D.K. y Carlson, B.A. 1984. Models of clonal plant growth based on population dynamic and structure. *Oikos* 57: 257-269.
- Cano-Santana, Z. y Meave, J. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias México* 41: 58-68.
- Carrillo, C. 1995. *El Pedregal de San Ángel*. Coordinación de la Investigación Científica, UNAM, México, D.F
- Caswell, H. 1989. *Matrix Populations Models*. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts.
- Ceballos, G. y Galindo, C. 1984. *Los Mamíferos Silvestres de la Ciudad de México*. Editorial Limusa, México, D.F
- Clausen, R.T. 1959. *Sedum of the Trans-Mexican Volcanic Belt: an exposition of taxonomic methods*. Comstock Publishing Associates. Cornell University Press. Ithaca.
- Clausen, R.T. 1975. *Sedum of North America North of the Mexican Plateau*. Comstock Book. Cornell University Press. Ithaca.

-
-
- Clausen, P.T., Reichardt, B.P., Bryant, P.J. y Provenza, F. 1992. "Condensed tanins in plant defense: a perspective on classical theories", en Hemingway, R.W. y Laks, P.E. (eds), *Plant Polyphenols: synthesis, properties and significance*. Plenum Press, Nueva York.
- Clements, F.E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. *Carnegie Institute Washington Publication 242*, Washington, D.C.
- Cochran, W.G. y Cox, G.M. 1991. *Diseños experimentales*. Editorial Trillas, México, D.F.
- Collins, B.S., Dunne, K.P y Pickett, S.T.A. 1985. "Responses of forest herbs to canopy gaps" en Pickett, S.T.A y White, P.S. (eds), *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando.
- Connell, J.H y Slatyer, O.R. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist 111*: 1119-1141.
- Cook, R.E. 1983. Clonal plant populations. *American Scientist 71*: 244-253.
- Cook, R.E. 1985. "Growth and development in clonal plant populations", en Jackson, J.B.C., Buss, L.W. y Cook, R.E. (eds), *The Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Yale University Press, New Haven.
- Cortés, A., Arizabalo, R. y Rocha, R. 1989. Estudio hidrogeoquímico isotópico de manantiales de la Cuenca de México. *Geofísica Internacional 28*:265-282.

-
- D.D.F. 1989. *Memoria descriptiva del Parque Ecológico de la Ciudad de México*. CGRUPE/D.D.F. México D.F.
- de Kroon, H., y Knops, J. 1990. Habitat exploitation through morphological plasticity in two chalk grassland perennials. *Oikos* 59: 39-49.
- de Kroon, H., Plaiser, A., van Groenendael, J.M. y Caswell, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67: 1427-1431.
- de Kroon, H., Plaiser, A. y van Groenendael, J.M. 1987. Density dependent simulation of the population dynamic of a perennial grassland species *Hypochaeris radicata*. *Oikos* 50: 3-12-
- Diario Oficial de la Federación*: 28 de junio de 1989. Decreto de expropiación, 31-39.
- Drury, W.H y Nisbet, I.C.T. 1973. Succession. *Journal of the Arnold Arboretum* 53: 331-368.
- Enciso de la Vega, S. 1979. Las lavas del Pedregal. *Ciencia y Desarrollo* 25: 89-93.
- Engler, F.E. 1954. Vegetation science concepts, I. Initial floristic composition a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* 4: 412-417.
- Esau, K. 1977. *Anatomy of seed plants*. John Wiley and Sons, Nueva York.
- Ezcurra, E. 1992. *De las chinampas a la megalópolis: el medio ambiente en la Cuenca de México*. Serie la Ciencia desde México: 91. Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
-

-
-
- Ewel, J.J. 1990. "Restoration is the ultimate test of ecological theory", en Jordan III, Gilpin, E. y Aber, D. (eds), *Restoration Ecology: a synthetic approach to ecological research*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Falinska, K. 1995. Genet disintegration in *Filipendula ulmaria*: consequences for population dynamics and vegetation succession. *Journal of Ecology* 83: 9-21.
- Fitter, A.H. 1987. An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. *New Phytologist* 106: 61-67
- Fitter, A.H., Nichols, R., y Harvey, M.L. 1988. Roots systems architecture in relation to life history and nutrient supply. *Functional Ecology* 2: 345-351.
- Flores Vázquez, J.C. En preparación. *Demografía de Buddleia cordata en el Parque Ecológico de la Ciudad de México, Ajusco Medio*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Foster, A.S. y Gifford, E.M. 1974. *Comparative morphology of vascular plants*. John Wiley and Sons, San Francisco.
- Franco, M. 1990. Ecología de poblaciones. *Ciencias número especial* 4: 4-9.
- Franco, M y Silvertown, J. 1996. Life History variation in plants: an exploration of the fast-slow continuum hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 351: 1341-1348.

-
-
- García, E. 1981. *Modificaciones al Sistema Climático de Koppen (para adaptarlo a las Condiciones Climáticas de la República Mexicana)*. Instituto de Geografía, UNAM. México.
- Gatsuk, L.E., Smirnova, O.U., Vorontova, L.I., Zaogolnova, L.B. y Zhukova, L.A. 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology* 68: 675-696.
- Gleason, H.A. 1926. The individualist concept of the plant association. *Bull Torrey of Botanical Club* 53: 1-20.
- Gravatt, D.A. y Craig, E.M. 1992. Comparative ecophysiology of five species of *Sedum* (Crassulaceae) under well-watered and drought-stressed conditions. *Oecologia* 92: 532-541.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G. y Hunt, R. 1989. *Comparative Plant Ecology: a functional approach to common British Species*. Unwin Hyman Publishers. Londres.
- Gross, K.L. y Werner, P.A. 1982. Colonizing abilities of "biennial" plant species in relation to ground cover: implication for their distribution in a successional sere. *Ecology* 63: 921-931.
- Gurevitch, J, Teeri, J.A. Woody, M. 1986. Diferentiation among populations of *Sedum wrightii* (Crassulaceae) in response to limited water availability: water relations, CO₂ assimilation, growth y survivorship. *Oecologia* 70: 198-204.

-
-
- Hara, T; van der Toor, J. y Mook. J.H. 1993. Growth dynamics and size structure of shoots of *Phragmites australis*, a clonal plant. *Journal of Ecology* 81: 47-60.
- Hardwick, R.C. 1986. Physiological consequences of modular growth in plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 313: 161-173.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, Londres.
- Harper, J.L. 1978. "The demography of plants with clonal growth", en Freyden, A.H.J. y Wolfdennop, A. (eds), *Structure and Function of Plant Populations*. North Holland Publications, Amsterdam.
- Harper, J.L. 1980. Plant demography and ecological theory. *Oikos* 35: 244-253.
- Harper, J.L. 1981. "The concept of populations in modular organisms", en May, R.M. (ed), *Theoretical Ecology: principles and applications*. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts.
- Harper, J.L. 1985. "Modules, branches and capture of resources", en Jackson, J.B.C., Buss, L.W. y Cook, R.E. (eds), *The Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Yale University Press, New Haven.
- Harper, J.L. 1990. "The heuristic value of ecological restoration", en Jordan III, W.R., Gilpin, E. y Aber, D. (eds), *Restoration Ecology: a synthetic approach to ecological research*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Harper, J.L y White, J. 1970. The dynamics of plant populations. *Proceedings Advances Study Institute. Dynamics Numbers Populations*: 41-63.

-
-
- Harper, J.L y White, J. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 419-463.
- Harper, J., Jones, M. y Sackville Hamilton, N.R. 1991. "The evolution of roots and the problems of analysing their behaviour", en Atkinson, (ed), *Plant Root Growth: an ecological perspective*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Harris, D. y Lovell, P.H. 1980. Adventitious root formation in *Veronica* spp. *Annals of Botany* 45: 459-468.
- Hernández Apolinar, M. 1992. *Dinámica poblacional de Laelia speciosa (HBK) SCHLTR (Orchidaceae)*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F.
- Herrera, A. y Almeida, L. 1994. "Relaciones fitogeográficas de la flora vascular de la reserva del Pedregal de San Angel", en Rojo, A. (comp), *Reserva Ecológica "El Pedregal" de San Ángel: ecología, historia natural y manejo*. UNAM, México. D.F.
- Horn, H.S. 1976. "Succession", en May, R. (ed), *Theoretical Ecology Principles and Applications*. Blackwell Scientific Publications, Londres.
- Hubbell, S.P. y Werner, P.A. 1979. On measuring the intrinsic rate of increase of populations with heterogeneous life histories. *American Naturalist* 113: 277-293.
- Hutchings, M.J. 1986. "The structure of plant populations", en Crawley, M.J. (ed), *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

-
-
- Hutchings, M.J y Bradbury, K.I. 1985. Ecological perspectives on clonal herbs. *Bioscience* 36: 178-182.
- Jacquard, P. y Heim, G. 1983. "Demographic strategies and originating environment", en Mooney, H.A. y Godron, P.M. (eds), *Disturbance and Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin-Nueva York.
- Jordan III, W.R., Gilpin, M.E. y Aber, J.D. 1990. "Restoration ecology: ecological restoration as a technique for basic research", en Jordan III, W.R., Gilpin, E. y Aber, D. (eds), *Restoration Ecology: a synthetic approach to ecological research*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kalisz, S. y Teeri, J.A. 1986. Population-level variation in photosynthetic metabolism and growth in *Sedum wrightii*. *Ecology* 67: 20-26.
- Kingsolver, R.W. 1986. Vegetative reproduction as a stabilizing feature of the population dynamics of *Yucca glauca*. *Oecologia* 69: 380-387.
- Kluge, M. y Ting, I.P. 1978. "Crassulacean acid Metabolism: analysis of an ecological adaptation", en Billings, W.D., Golley, F. Lange, O.L. y Olson, J.S. (eds), *Ecological Studies: analysis and synthesis*. Springer-Verlag, Berlin.
- Krebs, J.C. 1978. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Harper International Press, Nueva York.
- Krebs, J.C. 1989. *Ecological methodology*. Harper y Row Publishers. Nueva York.
- Lande, R. 1988. Demographic models of the northern spotted owl (*Strix occidentalis caurina*). *Oecologia* 75: 601-607
-
-

-
-
- Larmuth, J. y Harvey, H.J. 1978. Aspects in the occurrence of desert plants. *Journal of Arid Enviroments* 1: 129-133.
- Larson G, J. 1992. *Estudio demográfico de Echeveria gibbiflora DC. (CRASULACEAE) en el Pedregal de San Angel*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Law, R. 1983. A model for the dynamics of a plant populations containing individuals classified by age and size. *Ecology* 64: 224-230.
- Lefkovitch, L.P. 1965. The study of populations growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21: 1-18.
- Leslie, P.H. 1945. On the use of matrices in population mathematics. *Biometrika* 33: 183-212.
- LGEEPA: *Ley General del Equilibrio Ecológico y Protección al Ambiente*. 1988. Editorial Porrúa. México, D.F.
- Lugo Hubp, J. 1984. Geomorfología del sur de la Cuenca de México. *Serie Varia: 1*: 1-95.
- Luken, O.J. 1990. *Directing Ecological Succession*. Chapman and Hall, Londres.
- Mandujano, M.C. 1995. *Consecuencias demográficas de la reproducción sexual y clonal de Opuntia rastrera en dos ambientes del Desierto Chihuahuense*. Tesis de Doctorado, Centro de Ecología, UNAM.
- Martínez Ballesté, A. 1995. *Aspectos poblacionales de Salvia mexicana L. en condiciones contrastantes en el Ajusco*. México, D.F. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.

-
-
- Martínez-Ramos, M., Sarukhán, J. y Piñero, D. 1988. "The demographic of tropical trees in the context of the forest gap dynamics: the case of *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas tropical rain forest", en Davy, A.J. Hutchings, M.J. y Watkinson, A.R. (eds), *Plant Population Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Martínez-Ramos, M. y Samper, C.K. Tree life history patterns and forest dynamics: a conceptual model for the study of plant demography in patchy environments. *En prensa*.
- Martínez Romero, E. 1992. *Producción y establecimiento de raíces adventicias en dos especies dominantes de playas en dunas costeras Ipomoea pes-caprae y Canavalia rosea*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. México, D.F.
- Martínez Romero, E. 1996. La restauración ecológica. *Ciencias* 43: 56-61.
- Martínez Romero, M.M. 1997. *Fenología de las especies herbáceas y arbustivas en el Parque Ecológico de la Ciudad de México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Mazzoleni, S. y Ricciardi, M. 1993. "Primary succession on the Vesuvius", en Mile, J. y Walton, D. (eds), *Primary Succession on Land*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- McGraw, J.B. y Garbutt, 1990. Demographic growth analysis. *Ecology* 71: 1199-2004.

-
-
- McIntyre, G. 1976. Apical dominance in the rhizome of *Agropyron repens*: the influence of water stress on a bud activity. *Canadian Journal of Botany* 54: 2747-2754.
- McIntyre, S., Lavorel, S. y Tremont, R.M. 1995. Plant life-history: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* 83: 31-44.
- Mendoza, .A.E. 1994. *Demografía e integración clonal en Reinhardtia gracilis, una palma tropical*. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Menges, C.E. 1990. Population viability analysis for endangered plants. *Conservation Biology* 4: 52-62.
- Montgomery, D.C. 1991. *Designs and analysis of experiments*. John Wiley and Sons, Nueva York.
- Moloney, K.A. 1986. A generalized algorithm for determining category size. *Oecologia* 69: 176-180.
- Mueller-Dombois, D. y Ellenberg, H. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley and Sons, Nueva York.
- Odum, P.E. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.
- Oostermeijer, J.G.B., Brugman, M.L., de Boer, E. y den Nijs, H.C.M. 1996. Temporal and spatial variation in the demography of, a rare perennial herb. *Journal of Ecology* 84: 153-166.

-
- Paine, R.T. y Levin, S.A. 1981. Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecological Monographs* 51: 145-178.
- Pavlik, M.B. 1994. "Demographic monitoring and recovery of endangered plants", en Bowles, M.L. y Whelan, C.J. (eds), *Restoration of Endangered Species: conceptual issues, planning and implementation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Peet, R.K. y Christensen, L.N. 1980. Succession as population process. *Vegetatio* 43: 131-140.
- Peterson, C.J. y Squiers, E.R. 1995. Competition and succession in an aspen-white-pine forest. *Journal of Ecology* 83: 449-457.
- Pickett, S.T.A. 1976. Succession: an evolutionary interpretation. *The American Naturalist* 110: 107-117.
- Pickett, S.T.A., Collins, S.L. y Armesto, J.J. 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review* 53: 335-371.
- Pickett, S.T.A., Kolasa, J., Armesto, J.J. y Collins S.L. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54: 129-136.
- Piñero, D., Martínez-Ramos, M. y Sarukhán, J. 1994. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* 72: 977-991.
-

-
-
- Ruíz Amaro, L.C. 1996. *Microsucesión bajo dos especies (Sedum oxypetalum y Buddleia cordata) indicadoras de distintos estadios serales en el Ajusco Medio*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Rykiel, E.J. 1985. Towards a definition of ecological disturbance. *Australian Journal of Ecology* 10: 361-365.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Angel (Distrito Federal, México). *Anales de la Escuela de Ciencias Biológicas* 8: 59-130.
- Rzedowski, J. y de Rzedowski, G. 1985. *Flora fanerogámica del Valle de México*. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (IPN) e Instituto de Ecología, México.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14: 3-21.
- Sackville-Hamilton, N.R., Schmid, B. y Harper, J.L. 1987. Life history concepts and the population biology of clonal organisms. *Proceedings of the Royal Society of London B* 232: 35-57.
- Sánchez S., O. 1975. *La Flora del Valle de México*. Editorial Herrero. México.
- Salzman, A.G. 1985. Habitat selection in a clonal plant. *Science* 43: 228-231.
- Sarukhán, J. y Harper, J.L. 1973. Studies in plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I Population flux and survivorship. *Journal of Ecology* 61: 675-716.
- Sarukhán, J. y Gadgil, M. 1974. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. III. A mathematical model

-
- incorporating multiple modes of reproduction. *Journal of Ecology* 62: 675-716.
- Schellner, R.A., Newell, S.J., y Solbrig, T.O. 1982. Studies on the population biology of the genus *Viola*. IV. Spatial pattern of ramets and seedlings in three stoloniferous species. *Journal of Ecology* 70: 273-290.
- Sharitz, R.R. y McCormick, J.F. 1973. Population dynamics of two competing annual plant species. *Ecology* 54: 723-740.
- Silvertown, J., Franco, M. y McConway, K. 1992. A demographic interpretation of Grime's triangle. *Functional Ecology* 6: 130-136.
- Silvertown, J. y Franco, M. 1993. Plant demography and habitat: a comparative approach. *Plant Species Biology* 8: 67-73.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I. y Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography: relative importance of the life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81: 465-476.
- Silvertown, J. y Lovett-Doust, J. 1993. *Introduction to Plant Population Biology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Silvertown, J., Franco, M. y Menges, E. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology*: 10: 591-597
-

-
- Snaydon, R.W. 1980. "Plant demography in agricultural systems", en Solbrig, O.T. (ed), *Demography and Evolution in Plant Populations*. Botanical Monographs: 15, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Soberón, J. 1989. *Ecología de Poblaciones*. Serie la Ciencia desde México: 82. Fondo de Cultura Económica, México.
- Soberón, J. 1990. Restauración ecológica en el Ajusco Medio. *Oikos Boletín del Centro de Ecología, UNAM* 5: 4.
- Soberón, J., de la Maza, R., Hernández, A., Bonfil, C., Careaga, S., Gamboa, J., García, P. y Espinoza, G. 1991. *Informe Técnico Final del Primer Año del proyecto: restauración ecológica de Lomas del Seminario*. Centro de Ecología y Coordinación General de Reordenación Urbana y Protección Ecológica, México, D.F.
- Solbrig, O.T. 1980. "Demography and natural selection", en Solbrig, O.T. (ed), *Demography and Evolution in Plant Populations*. Botanical Monographs: 15, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Solbrig, O.T. 1981. Studies on the population biology of the genus *Viola*. II. The effect of plant size on fitness in *Viola sororia*. *Evolution* 35: 1080-1093.
- Stearns, C.S. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Shugart, H.H. y Seagle, S.W. 1985. "Modeling forest landscapes and the role of disturbance in ecosystems and communities" en Pickett, S.T.A. y White, P.S. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando.

-
-
- Thompson, J.N. 1985. "Within-patch dynamics of life histories, populations and interactions: selection over time in small spaces", en Pickett, S.T.A y White, P.S (eds), *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando.
- Valverde, T. 1995. *Metapopulation dynamics of Primula vulgaris*. Tesis de Doctorado, The Open University. Milton Keynes, Reino Unido.
- Vandermeer, J. 1978. Choosing category size in a stage projection matrix. *Oecologia* 32: 79-84.
- van Groenendael, J.M., de Kroon, H. y Caswell, H. 1988. Projection matrix in population biology. *Trends in Ecology and Evolution*: 3: 264-269.
- van Hulst, R. 1992. "From populations dynamics to community dynamics: modelling succession as a species replacement process", en Glenn-Levin, D.C., Peet, R.K. y Veblen T.T. (eds), *Plant Succession: theory and prediction*. Chapman y Hall, Londres.
- Vázquez, E. y Jaimes, R. 1989. Geología de la Cuenca de México. *Geofísica Internacional* 28: 133-190.
- Vázquez Stupp, R. En Preparación. *Patrones de crecimiento de Salvia fulgens y Salvia mexicana en condiciones de invernadero*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Vitousek, P.M. 1990. Biological invasions and ecosystems processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57: 7-13.

-
-
- Watkinson, A.R. 1986. "Plant populations dynamics", en Crawley, M.J. (ed), *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Watkinson, A.R. y White, J. 1985. Some life history consequences of modular construction in plants. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London B* 313: 31-51.
- Watt, A.S. 1947. Pattern and process in plant community. *Journal of Ecology* 35: 1-22.
- White, 1980. "Demographic factors in populations plants", en Solbrig, O.T. (ed), *Demography and Evolution in Plant Populations*. Botanical Monographs: 15, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- White, P.S. y Pickett, S.T.A. 1985. "Natural disturbance and patch dynamics: an introduction", en Pickett S.T.A y White, P.S. (eds), *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Orlando.
- Whittaker, R.H. 1975. *Communities and Ecosystems*. Macmillan. Nueva York.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, Nueva Jersey.



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

Para el Instituto de Ecología.
de la UNAM. Por el apoyo en
todos los sentidos (biblioteca, sus
académicos y administrativos)

Gracias

A stylized handwritten signature in black ink, consisting of several overlapping loops and a long horizontal stroke at the bottom.

OCE-41