

Demografía de *Echeveria gibbiflora* DC. (Crassulaceae) en dos ambientes contrastantes del Pedregal de San Angel.

Jorge Larson, Luis E. Eguiarte y Carlos Cordero.

Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-275, México, D.F. 04510, México. (Dirección actual JL:CONABIO, Periférico Sur 4118 1er. piso, Col. Jardines del Pedregal México D.F. 01900, México).

RESUMEN

Echeveria gibbiflora es una planta muy abundante en el Pedregal de San Angel, único sitio donde se le encuentra en el Valle de México. En este trabajo presentamos algunos de los resultados de un estudio de los parámetros demográficos de *Echeveria gibbiflora* y su correlación con parámetros ambientales (profundidad del suelo y cobertura aérea de la vegetación). Durante tres años estudiamos la morfometría y la sobrevivencia, crecimiento y reproducción de individuos marcados en dos sitios contrastantes de 320 m² cada uno; el primero de los sitios (CE) había sido perturbado recientemente por fuego, mientras que el otro (US) fue considerado como un sitio estable. El análisis demográfico se realizó con métodos matriciales, usando dos medidas diferentes del tamaño para clasificar a los organismos (largo del tallo y diámetro de la roseta). Encontramos que ambas medidas resultaron útiles, pues si bien el análisis por rosetas reflejaba lo que había ocurrido durante ese año (y esta característica correlaciona bien con la probabilidad de sobrevivencia y con la fecundidad), la demografía por tallos reflejaba mejor la historia de los sitios, ya que el largo del tallo refleja la edad de los individuos. La reproducción vegetativa fue poco importante en ambos sitios, por lo que fue ignorada en los análisis matriciales. Encontramos que las plantas ocupan de manera diferencial el espacio disponible en el ambiente. Ambos sitios son similares en relación a la distribución de profundidades del suelo, sin embargo en el sitio US la profundidad del suelo es la misma para las plantas que para el ambiente y esto apoya la idea de que es un sitio en equilibrio, ya que se han ocupado todo tipo de lugares. Esto

contrasta con el sitio CE, donde la profundidad del suelo donde se encuentran las plantas es diferente a lo disponible. Respecto a la capa aérea de la vegetación, se encontró que las diferencias entre lo disponible en los sitios son significativas, pero los lugares sobre los que se encuentran las plantas no difieren entre sitios. Esto sugiere que la capa aérea afecta la distribución de las plantas de manera negativa (a más sombreado por otras plantas, menos individuos de *E. gibbiflora*). En ambos sitios las poblaciones demostraron una dinámica "saludable", mostrando crecimiento ($\lambda > 1$) el sitio perturbado (CE) en el primer año, y estabilidad ($\lambda \approx 1$) en los otros casos (CE segundo año, US ambos años). Consideramos que este estudio, junto con otros realizado en la misma especie, convierten a *E. gibbiflora* en una especie modelo para el estudio y la conservación de otros miembros de la familia Crassulacea en México.

INTRODUCCION

La ecología de poblaciones es el estudio de la dinámica numérica de los organismos de una misma especie. Su objetivo es responder preguntas acerca de las diferencias en las cantidades de organismos que encontramos entre distintos lugares y diferentes tiempos. La demografía es una de sus herramientas de estudio y pretende resumir estadísticamente la sobrevivencia, la fecundidad y el crecimiento de una población. De esta manera, la demografía expresa lo que en promedio le sucede a una población durante un intervalo de tiempo determinado (Harper, 1977).

Immance Cordero

Echeveria gibbiflora es una planta muy abundante en el Pedregal de San Angel (Soberón et al, 1988) y éste es el único sitio de distribución de la especie en el valle de México (Walther, 1972). Es un elemento conspicuo dentro del Pedregal, de importancia biológica por su abundancia y por las interacciones con diferentes animales que presenta (Parra, 1988; Vargas, 1988; Jiménez y Soberón, 1989). De acuerdo a la clasificación de formas de rareza propuesta por Rabinovitz (1981), *E. gibbiflora* es una planta abundante localmente, específica de un habitat y con un rango geográfico pequeño. Esto permite especular que su conservación depende casi exclusivamente de que no se destruya el hábitat en que se encuentra.

Echeveria gibbiflora tiene un tallo de escasa ramificación, presenta una roseta terminal y de una a cinco inflorescencias (Parra, 1988; Vargas, 1988; Parra et al, 1993). En las rosetas se expresan claramente las condiciones anuales, ya que las hojas son estructuras que acumulan agua y fotosintatos en la época de lluvias, los cuales son utilizados en la etapa reproductiva, que es en la temporada seca (Larson, 1992). El cambio constante de la roseta y su relación con aspectos ambientales (precipitación e insolación) hacen que en ella se refleje la suerte anual de cada individuo. Por otra parte, en la longitud y/o diámetro del tallo se expresan la historia del individuo y del sitio. Debido a estas características, estudiar la demografía de *E. gibbiflora* es interesante desde el punto de vista teórico, ya que permite comparar los resultados de un análisis demográfico utilizando como medidas de tamaño los tallos y las rosetas para un mismo conjunto de datos.

El objetivo de este trabajo es describir las principales características demográficas de *E. gibbiflora* en el Pedregal de San Angel, y sus correlaciones con características ambientales (la profundidad del suelo y la cobertura aérea de vegetación), haciendo énfasis en una comparación entre dos ambientes contrastantes. Los análisis matriciales y de perturbación detallados se presentan en otra parte (Larson, 1992; Larson et al. mans.).

METODOLOGIA

Sitios de trabajo

Se seleccionaron dos sitios contrastantes en cuanto a topografía y vegetación (Fig.1). El primero de ellos, que llamaremos sitio Centro de Ecología (CE), se caracteriza por presentar accidentes topográficos poco pronunciados y su vegetación dominante es de herbáceas (gramíneas y algunas plantas anuales) con unos cuantos tepozanes (*Buddleia* spp.) poco desarrollados. En él se encontraron evidencias claras de perturbación reciente por fuego uno o dos años previos al inicio del estudio (Eguiarte, obs. pers.). La topografía del segundo sitio es muy accidentada, con grietas de hasta dos metros de ancho por tres de profundidad. Este sitio no presenta signos evidentes de perturbación y la vegetación contiene porciones típicas de la asociación *Seneciaonetum praecocis* y encinares (*sensu* Rzedowsky, 1954). Este será referido en lo sucesivo como Sitio Unidad de Seminarios (US).

Muestreo demográfico.

Se estableció un transecto de ochenta metros de longitud por cuatro metros de ancho (320 m²) en cada sitio. En el mes de julio de 1989 se marcó y mapeó a todos los individuos (excepto plántulas, es decir, individuos sin tallo reconocible o menor de 1 cm) en ambos sitios. Se utilizaron marcas de DYMO colocadas alrededor del tallo de la planta con alambre de cobre plastificado. Se llevaron a cabo cinco censos (enero y julio de 1990, enero, julio y octubre de 1991).

De cada planta se midió con cinta métrica, al centímetro más cercano, lo siguiente:

i) Tallo:

- a) Longitud, medida a lo largo del mismo desde la implantación en el suelo hasta la base de la roseta.
- b) Circunferencia, tomada aproximadamente a 5 cm de la base de la roseta.

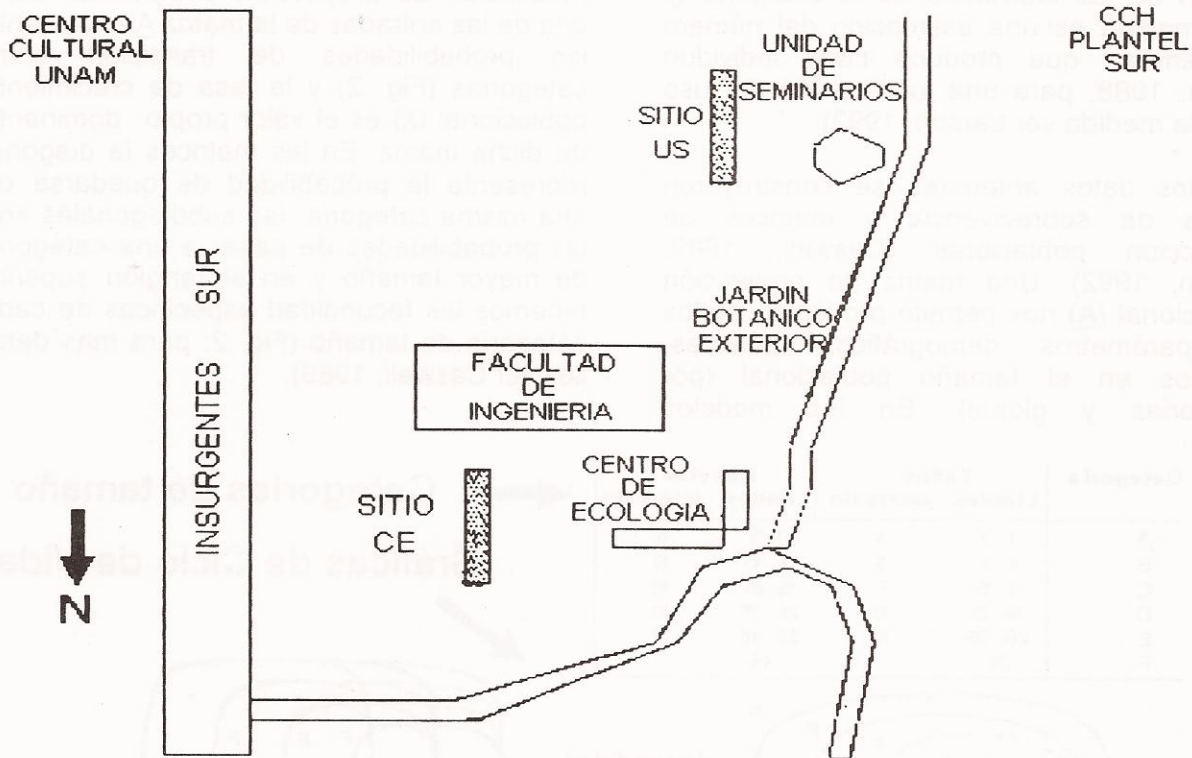


Fig. 1. Ubicación aproximada de los sitios CE y US (320m² cada uno) empleados en el estudio demográfico de *Echeveria gibbiflora* en el Pedregal de San Ángel, C.U.

ii) Roseta:

- a) Diámetro mayor.
- b) Diámetro perpendicular al mayor.

Para el análisis de datos se utilizó el promedio entre ii.a y ii.b.

iii) Inflorescencias:

- a) Número.
- b) Longitud.
- c) Número de flores por inflorescencia.

En octubre de 1989 fueron marcados y medidos individualmente todos los "chupones" o tallos vegetativos. El destino de estos chupones fue seguido durante los siguientes censos.

Análisis demográfico

El análisis demográfico realizado se basa en categorías de tamaño (ver Begon et al. 1986; Caswell, 1989). Como se mencionó en la introducción, se realizaron dos análisis demográficos, cada uno de ellos utilizando como medida de tamaño una diferente variable (longitud de tallo y diámetro promedio de la roseta). Las categorías de tamaño utilizadas se muestran en la figura 2 (para una discusión de los criterios de elección de las categorías ver Larson, 1992). La mortalidad específica de cada categoría de tamaño (q_x) se calcula como la proporción de individuos de la categoría de tamaño x que mueren de un año a otro. \bar{Q}_x denota el promedio de las q_x de un año y un sitio particular. La medida de fecundidad específica de una categoría de tamaño x utilizada fue el promedio del número de centímetros de inflorescencia (sumando todas las inflorescencias presentes en una

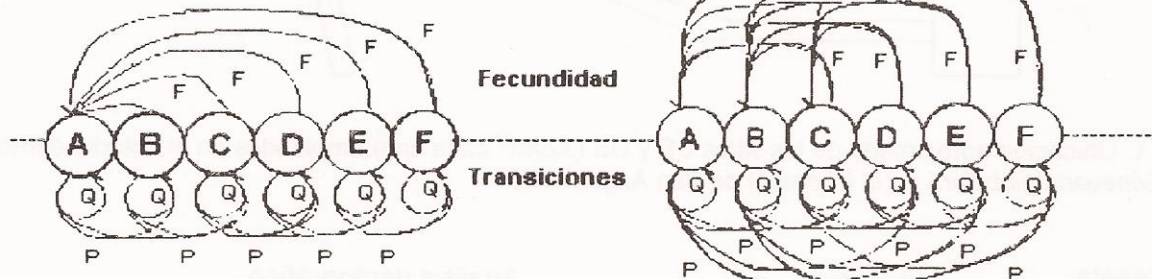
planta) de los individuos de la categoría x ; esta medida es una estimación del número de semillas que produce cada individuo (Parra, 1988, para una justificación del uso de esta medida ver Larson, 1992).

Con los datos anteriores se construyeron curvas de sobrevivencia y matrices de proyección poblacional (Caswell, 1989; Larson, 1992). Una matriz de proyección poblacional (A) nos permite proyectar, dados los parámetros demográficos actuales, cambios en el tamaño poblacional (por categorías y global). En los modelos

matriciales de proyección poblacional cada una de las entradas de la matriz A representa las probabilidades de transición entre categorías (Fig. 2) y la tasa de crecimiento poblacional (λ) es el valor propio dominante de dicha matriz. En las matrices la diagonal representa la probabilidad de quedarse en una misma categoría, las subdiagonales son las probabilidades de pasar a una categoría de mayor tamaño y en el renglón superior tenemos las fecundidad específicas de cada categoría de tamaño (Fig. 2; para más detalles ver Caswell, 1989).

Categoría	Tallos		Rosetas	
	Límites	intervalo	Límites	intervalo
A	1-3	3	1-5	5
B	4-8	5	6-15	10
C	9-15	7	16-25	10
D	16-25	10	26-35	10
E	26-35	10	36-45	10
F	36-		46-	

← Categorías de tamaño
Gráficas de Ciclo de Vida



Matrices de Proyección Poblacional

$n(t)$	A	B	C	D	E	F
$n(t+1)$	Q	F	F	F	F	F
	P	Q	O	O	O	O
	P	P	Q	O	O	O
	O	P	P	Q	O	O
	O	O	P	P	Q	O
	O	O	O	P	P	Q

TALLOS

$n(t)$	A	B	C	D	E	F
$n(t+1)$	Q	P	FP	FP	FP	FP
	P	Q	FP	FP	FP	FP
	P	P	FQ	FP	FP	FP
	P	P	P	Q	P	P
	P	P	P	P	Q	P
	O	P	P	P	P	Q

ROSETAS

Figura 2. Características de las matrices de proyección poblacional empleadas en el análisis demográfico de dos sitios de *Echeveria gibbiflora* en el Pedregal de San Angel. En la parte superior se muestran los límites inferiores y superiores en cm de las categorías de tamaños empleadas tanto en el análisis por rosetas como por tallos. En la parte media se muestran las gráficas de ciclo de vida (ver Caswell, 1989 y Larson, 1992) empleadas para la construcción del modelo matricial. Por arriba de la línea punteada se presentan las contribuciones por fecundidad y por abajo las contribuciones por crecimiento o sobrevivencia en la misma categoría (transiciones). La parte de abajo muestra las matrices modelo para cada análisis: mientras que en la demografía por categorías de tamaños de tallos solo existen posibilidades de reproducirse (F), quedarse en una categoría de tamaño (Q) y crecer (P), en la demografía por diámetro de rosetas pueden regresarse a tamaños menores

El modelo matricial de proyección poblacional es el siguiente:

$$n(t+1) = A n(t) (1)$$

donde n es un vector de n renglones y una columna ($n \times 1$) cuyos elementos a_{it} son el número de individuos pertenecientes a la i -ésima categoría en el tiempo t . El fundamento del análisis de este modelo está en la iteración de la matriz, es decir en sus propiedades asintóticas. Cuando multiplicamos la matriz A por el vector llega un momento en que la proporción de individuos por categoría se estabiliza; en este momento el cociente de $n(t+1)/n(t)$ mide la tasa de crecimiento poblacional y se le conoce como λ . Al llegar al vector estable es lo mismo multiplicar la matriz por el vector que por un escalar, este escalar es λ . (Otra vertiente interesante de los modelos matriciales de poblaciones es el análisis de sensibilidad. El análisis de sensibilidad (Lewontin, 1965 en Caswell, 1989) evalúa los cambios de λ resultado de pequeños cambios en las entradas de la matriz. Estos análisis se presentan en otros trabajos (Larson, 1992; Larson et. al., mans.)).

Parámetros ambientales

Durante el mes de octubre de 1990, se llevaron a cabo las siguientes mediciones para cada planta:

a) Dos medidas de la profundidad del suelo en el punto de implantación del tallo (una a cada lado). Se utilizó el promedio de ambas. Para esto se enterró una aguja de tejer metálica (2.5 mm de diámetro y graduada con muescas cada centímetro) hasta que esta se detuvo en la roca.

b) Se midió la capa aérea de la vegetación de la siguiente manera: con una varilla (graduada cada 10 cm) colocada en el centro de la roseta se midió la altura al primer contacto con la vegetación (APC) y la altura máxima (AM) o último contacto de la varilla con la vegetación. La capa total (CT) se calculó restando a la altura máxima la altura al primer contacto.

Adicionalmente, con la intención de tener una

hipótesis nula de disponibilidad de suelo y capa aérea de la vegetación, se realizaron las mismas medidas en una serie de 400 puntos dentro de cada sitio. Con cuerdas graduadas cada metro se hizo una cuadrícula de un metro en el campo y se midió en cada una de las intersecciones de las cuerdas la profundidad del suelo y los mismos dos valores de capa aérea mencionados en el párrafo anterior.

RESULTADOS

Morfometría

En la tabla 1 se presentan las correlaciones entre las variables morfológicas medidas. La longitud del tallo tiene una buena correlación con la circunferencia del tallo y con el diámetro de la roseta. La circunferencia del tallo tiene límites estrechos que una vez fijados en el individuo no cambian mucho y al seguir creciendo en longitud la correlación disminuye; cuando nos fijamos únicamente en los individuos reproductivos (Tabla 1) vemos que las correlaciones disminuyen, particularmente la que relaciona la longitud del tallo y el diámetro de la roseta.

Respecto a los aspectos reproductivos tenemos que los centímetros totales de inflorescencia y el número de flores están fuertemente correlacionados. La longitud del tallo tiene una baja correlación con las dos variables reproductivas en el sitio US; esta correlación no existe en el sitio CE. La circunferencia del tallo correlaciona positivamente con los aspectos reproductivos y con el diámetro de la roseta para ambos sitios.

El diámetro de la roseta muestra la correlación más fuerte con los dos parámetros reproductivos, por lo que el tamaño de la roseta predice mejor la magnitud de la reproducción (Tabla 1).

Aspectos ambientales

Para poner a prueba la hipótesis nula de que las plantas "experimentan" las variables ambientales (profundidad de suelo y cobertura aérea) en la misma proporción en que se encuentran "disponibles" en el ambiente, en

Tabla 1. Correlaciones de Pearson para la morfometría de *Echeveria gibbiflora* en dos sitios del Pedregal de San Angel, C. U. a) Sitio CE, b) Sitio US

Se indica la r (número superior), la r^2 (número inferior), entre paréntesis el tamaño de muestra y la significancia (n.s.=no significativa, *= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$, ***= $p < 0.001$). Al analizar sólo a los individuos reproductivos se modificaron las correlaciones, y estos se indican por las letras (A, $r=0.43$, $n=75$, $P < 0.001$; B, $r=0.11$, $n=75$, n.s.; C, $r=0.37$, $P < 0.001$, $n=75$; D, $r=0.30$, $P < 0.01$, $n=83$; E, $r=0.28$, $P < 0.01$, $n=83$, y F, $r=0.47$, $P < 0.001$, $n=83$).

a) Sitio CE

	Circ. tallo	Diam. Roseta	Inflor. (cm)	Flores (num)
Longitud del Tallo	0.70***	0.45***	-0.00 ^{n.s.}	0.06 ^{n.s.}
	0.49 (468) A	0.203 (468) B	(75)	(75)
Circunferencia del Tallo		0.67***	0.44***	0.45***
		0.449 (468) C	0.194 (75)	0.203 (75)
		Diámetro promedio de la roseta	0.63***	0.53***
			0.397 (75)	0.281 (75)
			Longitud de inflorescencia	0.84***
				0.706 (75)

b) Sitio US

	Circ. tallo	Diam. Roseta	Inflor. (cm)	Flores (num)
Longitud del Tallo	0.64***	0.61***	0.25**	0.20*
	0.410 (293) D	0.372 (293) E	0.063 (83)	0.040 (83)
Circunferencia del Tallo		0.47***	0.38***	0.44***
		0.221 (293) F	0.144 (83)	0.194 (83)
		Diámetro promedio de la roseta	0.61***	0.57***
			0.372 (83)	0.325 (83)
			Longitud de inflorescencia	0.81***
				0.656 (83)

la tabla 2 presentamos varios análisis. En la tabla 2a se muestra la proporción de puntos con valor cero para las variables suelo y capa aérea. Las plantas no ocupan puntos con un valor cero de suelo por razones obvias, y el valor mínimo para las plantas fue de 0.5 cm de profundidad. En cuanto a la capa aérea, los valores cero indican exposición total a la insolación. Para las plantas cubiertas por vegetación (i.e. excluyendo las que están

100% expuestas al sol), el valor mínimo de altura al primer contacto y de capa total es de 10 cm y el de altura máxima es de 20 cm. Los resultados indican que la disponibilidad de puntos con suelo, susceptibles de ser ocupados por una planta, es ligeramente menor en el Sitio CE que en el US (Tabla 2a). Respecto a la capa aérea se muestra que no existen diferencias en la disponibilidad de sitios sin sombra entre ambos sitios, pero que

en los dos lugares las plantas se encuentran en puntos sin cobertura vegetal en mayor proporción a la disponible en el ambiente (Tabla 2a).

En la tabla 2b y 2c se comparan la disponibilidad ambiental y el patrón de "uso" por las plantas, eliminando los puntos de valor cero. En cuanto a la profundidad de suelo del ambiente, encontramos que no hubo diferencias entre los sitios. En el sitio US las plantas "utilizan" las diferentes profundidades de suelo en la misma proporción en la que se encuentran disponibles, mientras que en el sitio CE usan preferentemente sitios con suelo más somero.

La altura al primer contacto con la vegetación es considerablemente mayor en el sitio US que en el CE (Tabla 2b y 2c), esto se puede explicar por la topografía menos accidentada y la dominancia del estrato herbáceo en el sitio CE en contraste con el sitio US, que presenta matorrales y árboles bien desarrollados, así como grietas de mayor profundidad. Respecto a la altura máxima y la capa total de vegetación en relación a lo que experimentan las plantas, hay diferencias significativas en la disponibilidad entre los dos sitios y las plantas siempre se encuentran en sitios menos sombreados que el promedio. Sin embargo, las plantas "usan" ambientes con sombreados similares en ambos sitios. Esto demuestra que las plantas se encuentran en puntos distintos a lo que hay en el ambiente. El análisis anterior demuestra que la estructura de la vegetación de los sitios afecta la distribución espacial de *Echeveria gibbiflora*, dando como resultado un patrón de distribución agregado (Varianza/media = 3.58 sitio CE, 4.72 sitio US, $p < 0.001$ para ambas).

Demografía descriptiva.

En la tabla 3 se presentan aspectos generales de los sitios de muestreo. La longitud promedio del tallo fue significativamente menor en el sitio CE que en el US y esto es un reflejo claro de la perturbación que recientemente había sufrido. Por ejemplo, la planta con mayor longitud en el CE tenía 36 cm y en el US 94 cm, diferencias de esta

magnitud muestran que la población del CE es más joven. La circunferencia del tallo y el diámetro promedio de la roseta no muestran diferencias importantes (Tabla 3).

El número total de plantas fue mayor en el sitio US y en ambos casos hubo un incremento importante para el intervalo 1990-91. El número de reclutamientos fue grande en ambos sitios y en términos relativos fue de 0.56 por planta para CE 89-90; de 0.24 para CE 90-91; de 0.38 para US 89-90 y de 0.28 para US 90-91 (Tabla 3).

La mortalidad promedio en el sitio CE fue menor en 1989-90 que en 1990-91 y en el sitio US sucedió lo contrario. Los límites de confianza para proporciones al 95% se sobrelapan en los cuatro casos sugiriendo que no existen diferencias en la mortalidad.

El número de plantas reproductivas por sitio y por año nunca fue mayor del 22% y el porcentaje siempre fue menor en el sitio US. Es importante notar que en la temporada reproductiva correspondiente al intervalo 1990-91, el número y proporción de plantas reproductivas fue mucho menor en ambos sitios (Tabla 3).

Respecto al crecimiento o reproducción vegetativa tenemos que el número de individuos que presentan "chupones" nunca alcanzó más del 5% de los individuos presentes en ese momento. Muchos de estos individuos fueron incluidos en los modelos matriciales ya que, aunque presentaran chupones, las dos medidas fundamentales para asignarlos a una categoría (la longitud del tallo y el diámetro de la roseta) estaban claramente definidas. Durante los dos años de observación en los dos sitios sólo se pudieron documentar 13 eventos de independencia donde con toda seguridad un genet dio lugar a dos o más ramets (sensu Begon et al., 1986:124-130). Estos eventos representan menos del 1% de los datos utilizados en la construcción de las matrices, por lo que no se justificó modificar el modelo para incluir el crecimiento vegetativo. La mortalidad de los individuos vegetativos fue mayor que la de los individuos normales

a)

	SITIO CE		SITIO US	
	AMBIENTE	PLANTAS	AMBIENTE	PLANTAS
SUELO (Proporción de puntos 0)	0.523 (0.460 - 0.585) n = 400	----- ----- n = 307	0.415 (0.374 - 0.477) n = 400	----- ----- n = 449
CAPA AEREA (Proporción de puntos 0)	0.170 (0.135 - 0.214) n = 400	0.251 (0.204 - 0.309) n = 307	0.165 (0.131 - 0.208) n = 400	0.243 (0.189 - 0.281) n = 449

b)

	SITIO CE		SITIO US	
	AMBIENTE	PLANTAS	AMBIENTE	PLANTAS
SUELO	7.2 (6.3 - 8.1) n = 178	4.3 (3.5 - 4.7) n = 307	6.0 (5.4 - 6.6) n = 211	5.0 (4.6 - 5.4) n = 449
A P C	33 (27 - 38) n = 178	35 (31 - 39) n = 230	91 (80 - 102) n = 211	65 (58 - 72) n = 340
A M	143 (130 - 156) n = 178	90 (82 - 98) n = 230	255 (235 - 275) n = 211	114 (103 - 125) n = 340
C T	110 (99 - 122) n = 178	55 (48 - 62) n = 230	164 (147 - 181) n = 211	49 (43 - 55) n = 340

c)

	SUELO	APC	A M	C T
Ambiente (CE) vs Ambiente (US)	$\chi^2 = 3.46$ n. s.	$\chi^2 = 92.02$ ***	$\chi^2 = 68.89$ ***	$\chi^2 = 41.72$ ***
Plantas (CE) vs Plantas (US)	$\chi^2 = 12.51$ **	$\chi^2 = 41.21$ ***	$\chi^2 = 3.374$ n. s.	$\chi^2 = 0.665$ n. s.
Ambiente (CE) vs Plantas (CE)	$\chi^2 = 32.86$ ***	$\chi^2 = 13.50$ **	$\chi^2 = 38.78$ ***	$\chi^2 = 36.61$ ***
Ambiente (US) vs Plantas (US)	$\chi^2 = 5.42$ n. s.	$\chi^2 = 33.29$ ***	$\chi^2 = 162.3$ ***	$\chi^2 = 173.7$ ***

Tabla 2. Análisis del ambiente de los sitios (400 puntos muestreados regularmente) y su "uso" por *Echeveria gibbiflora* en el Pedregal de San Angel. Las dos variables ambientales medidas fueron profundidad del suelo y la cobertura aérea de vegetación (ver texto).

a) Comparación de puntos con valor cero, ya fuera de suelo (o sea en el punto se encontraba solamente roca) o cobertura de vegetación aérea (en el sitio se recibía directamente la luz solar). Para cada casilla se indica la proporción de ceros en la muestra, su intervalo de confianza al 95% y el número de puntos o de plantas medidas.

b) Promedios, quitando los puntos con valor cero, de la profundidad del suelo y de la capa aérea de vegetación (dividida en APC = altura primer contacto, AM = altura máxima de la vegetación aérea y CT= ancho de la capa de vegetación aérea total, ver texto y Larson, 1992, para detalles). Para cada casilla se indica el promedio en la muestra, su intervalo de confianza al 95% y el número de puntos o de plantas medidas.

c) Pruebas de chi cuadrada para las distribuciones de la Tabla 2b. Las categorías usadas fueron, para el suelo, 1-5, 6-10 y 11 cm de profundidad en adelante, quitándose el valor cero. Para la vegetación aérea se utilizaron 0, 1-10 y 11 cm en adelante. Los grados de libertad fueron 2 en todos los casos.

(Larson, 1992). Es importante notar que esta mortalidad diferencial de los individuos que presentan crecimiento vegetativo no indica que este evento sea riesgoso en sí, sino que la producción de chupones se presenta como respuesta ante la pérdida de la roseta terminal u otro tipo de estrés que estimula el desarrollo de sus yemas latentes (Larson, 1992). Es decir, un individuo al que le va mal tiende al crecimiento vegetativo.

En ambos sitios la fecundidad total (medida como la suma del total de centímetros de inflorescencia producidos por todos los individuos) fue menor en 1990-91 que en 1989-90, con una reducción de 30.4% en CE y de 41.6% en US. Esta diferencia es producto de la disminución en el número de individuos reproductivos (Tabla 3), que fue de 28.8 y 41.5% respectivamente, y no de una disminución en los parámetros reproductivos a nivel individual. En la figura 3A vemos que la contribución proporcional a la fecundidad en CE 89-90 de las categorías B y C por tallos fue mucho mayor que la de las mismas categorías en el mismo sitio al siguiente año y del sitio US en los dos años. Esta diferencia entre CE 89-90 y los demás conjuntos de datos no se observa en el análisis por rosetas (Fig. 3B). Los patrones que se observan en la

figura 3 demuestran que individuos jóvenes (o pequeños en términos de longitud de tallo) se reprodujeron "precozmente" en el sitio CE en 89-90, aunque este patrón no se refleja en el análisis por rosetas.

La tasa de mortalidad por categorías de tamaños (Figura 4) es claramente diferente para la demografía por tallos y la de por rosetas, ya que en el caso de los tallos la mortalidad es prácticamente constante para todas las categorías de tamaño, mientras que en el caso de las rosetas es mucho mayor en las dos primeras categorías.

Análisis matricial

A partir de matrices de proyección poblacional por tallo y por rosetas (Larson, 1992) se obtuvieron las tasas de crecimiento (λ ; tabla 4). Las lambdas resultaron mayores para el sitio CE que para el US. En CE las diferencias respecto al equilibrio ($\lambda = 1$, este valor indica que el tamaño poblacional se mantiene constante de un año a otro) son siempre positivas y mayores de 0.1 (Tabla 4). Para el sitio US las diferencias con respecto a $\lambda = 1$ son tanto positivas como negativas y cuando mucho de 0.052 (Tabla 4). Las λ 's obtenidas por tallos son mayores en 89-90

	FECHA	SITIO CE	SITIO US
Longitud del tallo - Promedio, intervalo de confianza y valor máximo-	Julio 1989	8.8 cm (8.0 - 9.6) 36	13.2 cm (12.1 - 14.3) 94
Circunferencia del tallo - Promedio, intervalo de confianza y valor máximo-	Julio 1989	7.0 cm (6.5 - 7.4) 25	7.5 cm (7.2 - 7.8) 16
Diámetro de roseta -Promedio, intervalo de confianza y valor máximo-	Julio 1989	26.0 cm (24.1 - 27.8) 78	23.8 cm (22.4 - 25.2) 70
Número de plantas	1989-90 1990-91	369 492	515 569
Reclutamientos	1990 1991	205 117	194 157
Mortalidad -Qx y límites de confinza al 95%	1989-90 1990-91	0.144 (0.111-0.199) 0.201 (0.168-0.235)	0.214 (0.180-0.249) 0.183 (0.154-0.215)
Plantas reproductivas -Número y Proporción-	1989-90 1990-91	80 (0.22) 57 (0.12)	77 (0.15) 45 (0.08)

Tabla 3. Comparación de algunos aspectos de la demografía de *E. gibbiflora* en dos sitios de 320 m² cada uno, estudiados en el Pedregal de San Angel.

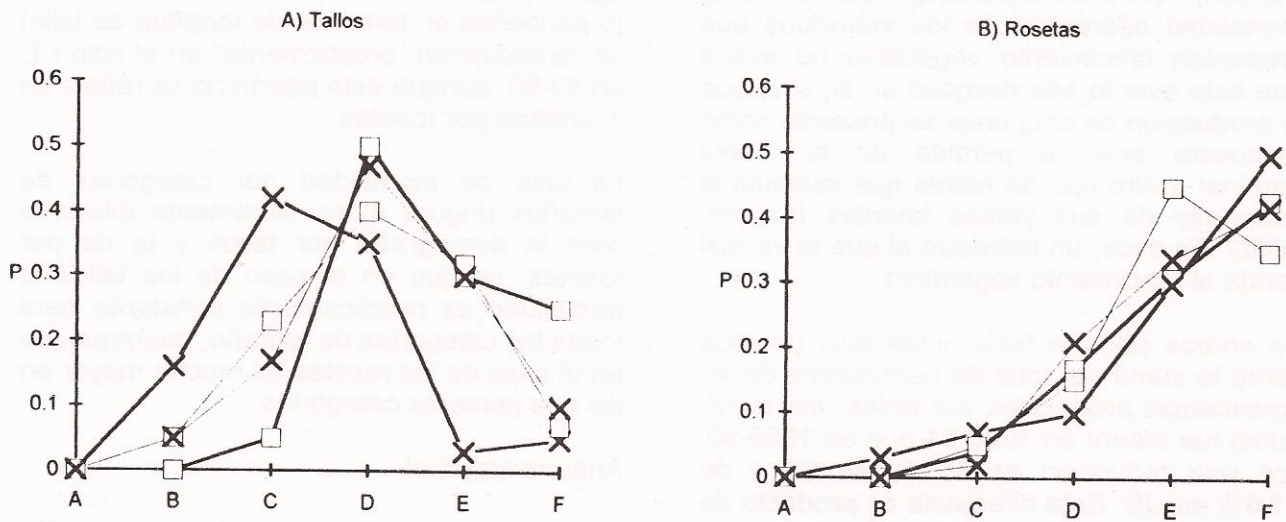


Fig. 3. Contribución por categoría de tamaños (ver figura 2) a la fecundidad proporcional medida en cm de inflorescencia (ver texto) para dos sitios en el Pedregal de San Angel en dos tiempos diferentes. A) Por tallos, B) Por rosetas.

La línea gruesa denota al sitio CE, línea delgada al US. X 89-90, □ 90-91.

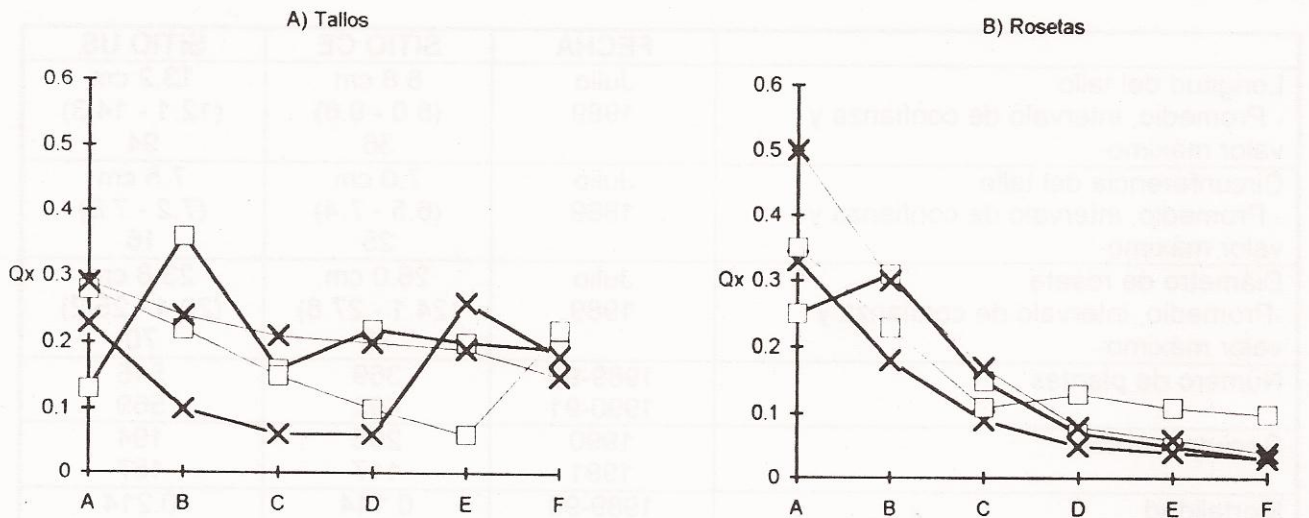


Fig. 4. Mortalidad por categoría de tamaño (ver figura 2), para dos sitios en el Pedregal de San Angel en dos tiempos diferentes. A) Por tallos, B) Por rosetas.

La línea gruesa denota al sitio CE, línea delgada al US. X 89-90, □ 90-91.

	Sitio CE λ	Sitio US λ
Tallos		
1989-1990	1.343	1.025
1990-1991	1.118	0.052
Rosetas		
1989-1990	1.147	0.962
1990-1991	1.152	1.008

Tabla 4. Tasas de crecimiento poblacional (λ) de *Echeveria gibbiflora* en el Pedregal de San Angel para 8 matrices de proyección poblacional (ver Larson, 1992 y Larson et al., mans.).

que en 90-91 y por rosetas la situación se invierte, es decir, las tasas 89-90 son menores que las 90-91 (Tabla 4). En general, la estimación de la tasa de crecimiento por rosetas resultó más conservadora, ya que las diferencias respecto a 1 son siempre menores que en el caso de la demografía por tallos.

DISCUSION

Al seleccionar los dos sitios de estudio se enfatizó la necesidad de explorar las diferencias demográficas bajo dos condiciones ambientales contrastantes. El sitio CE fue objeto de una perturbación por fuego 2 ó 3 años antes de iniciado el estudio (Eguiarte, obs. pers.) y esto se corroboró con evidencias directas, como la corteza carbonizada de arbustos (Larson, obs. pers.) e indirectas, como la abundancia de gramíneas y plantas anuales.

Variables ambientales

La proporción de puntos de roca es mayor en el sitio CE y esto sugiere que la capacidad de carga (K ; Begon et al., 1986) del sitio es ligeramente menor. Esto sugiere que para *E. gibbiflora* la K depende en parte de la disponibilidad de sitios apropiados para el establecimiento.

Una hipótesis acerca de la relación que guardan la profundidad del suelo y la capa aérea de vegetación es que como los suelos del Pedregal tienen un componente de materia orgánica importante, conforme avanza la sucesión se genera más suelo y la

vegetación aumenta de tamaño (Larson, 1992). Se encontró una correlación significativa entre la profundidad del suelo y la altura de la vegetación ($r = 0.334$ CE, $r = 0.304$, US, ambas $p < 0.001$; Larson, 1992), lo que apoya esta idea.

Las plantas ocupan de manera diferencial el espacio disponible en el ambiente. En el sitio US las plantas "utilizan" las diferentes profundidades de suelo en la proporción en que estas se encuentran en el ambiente y esto apoya la idea de que es un sitio en equilibrio, ya que se han ocupado todo tipo de puntos. Esto contrasta con el sitio CE, donde lo que experimentan las plantas es diferente a lo disponible, a pesar de que entre los dos sitios la disponibilidad es similar. Respecto a la capa aérea de la vegetación se encontró que las diferencias entre los sitios son significativas, mientras que las plantas de ambos sitios muestran el mismo patrón de uso. Esto demuestra que la capa aérea afecta la distribución de las plantas de manera negativa (a más sombreado por otras plantas, menos individuos de *E. gibbiflora*). En los trabajos de Werner y Caswell (1977) y Menges (1990) también se encuentran evidencias en el sentido de que la productividad de la comunidad y la cobertura de vegetación total y arbórea afecta de manera negativa a las poblaciones estudiadas.

Análisis demográfico.

Los resultados obtenidos justifican plenamente el uso independiente de dos variables de tamaño para clasificar a los individuos. El supuesto detrás de esta decisión era que en

la estructura y dinámica poblacional basada en la longitud del tallo se reflejarían "eventos históricos", mientras que en el análisis basado en el diámetro de la roseta se reflejarían más bien las condiciones particulares de un intervalo de tiempo cercano al momento en que se efectuó el estudio (Larson, 1992).

Una de las evidencias más importantes del impacto de la perturbación sobre las propiedades demográficas y de la rapidez con que la población responde y comienza su recuperación es la reproducción precoz de los individuos de CE en 89-90. Este patrón se expresa claramente en el primer año, mientras que para el segundo año el patrón en CE ya es semejante al del otro sitio (US). Esto posiblemente se debe a que los "sitios seguros" (aplicando al reclutamiento, crecimiento y reproducción el concepto de "safe site" de Harper, 1977:111-113) fueron desocupados por la perturbación en ese sitio, y durante la colonización algunos individuos ocuparon un conjunto de espacios buenos para el establecimiento y crecimiento; estos individuos crecieron y se reprodujeron muy rápido, aunque su edad (reflejada por el largo de tallo) era relativamente pequeña. Existen evidencias de que en otras especies de plantas (e.g. *Dipsacus silvestris* y *Pedicularis furbishiae*) las tasas de crecimiento están relacionadas de manera inversa con la productividad de la comunidad; esto sugiere que el éxito de la comunidad es inverso al de las poblaciones de algunas plantas para las que la permanencia está relacionada con la perturbación y los procesos de sucesión (Werner y Caswell, 1977; Menges, 1990; Larson, 1992). En el caso de *E. gibbiflora* podríamos estar ante un caso semejante, ya que la respuesta a la perturbación es rápida y aparentemente las tasas de crecimiento van disminuyendo durante la sucesión.

El hecho de que ésta secuencia se exprese en las tasas de crecimiento muestra que la fecundidad de categorías pequeñas y su probabilidad de cambiar de categoría son muy importantes para el crecimiento poblacional. Podemos ver en esta secuencia una transición de un "comportamiento r " a un "comportamiento K " (Begon et al, 1986). Esto se ajusta a la suposición de que en la etapa

de colonización el crecimiento de los individuos y su reproducción son los factores más importante para determinar la adecuación, mientras que cuando se llega cerca de la capacidad de carga, o sea a la etapa estable, la sobrevivencia y la competencia pasan a ser los parámetros críticos (Begon et al., 1986).

La demografía por rosetas muestra efectos pequeños o nulos de la historia de los sitios. Esto se debe a que independientemente del desarrollo de un individuo en términos de longitud de tallo, la roseta puede ser grande o pequeña y cambiar de categoría de tamaño de un año a otro sin que se observe algún patrón en particular. Las evidencias que apoyan esta idea son: la proporción de individuos por categoría es muy semejante entre años (Larson, 1992; Larson et al., mans.), y la contribución proporcional por categoría de tamaño de roseta a los centímetros de inflorescencia fue casi igual entre sitios y entre años. Un análisis detallado de las matrices de transición (Larson, 1992), muestra que mientras que el intervalo 89-90 fue dominado por la probabilidad de permanecer en la misma categoría, en el intervalo 90-91 los valores más altos correspondieron a las probabilidades de pasar a las siguientes categorías (Larson, 1992; Larson et al., mans.). Por otra parte, mientras que según el análisis usando el tamaño de las rosetas las mortalidades fueron mas altas para las categorías pequeñas, el análisis usando las categorías de largo de tallo indicó que las mortalidades permanecían constantes, independientemente del tamaño, los sitios y los años.

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

Estos resultados muestran, en primer lugar, que las poblaciones de *Echeveria gibbiflora* del Pedregal de San Angel se mantienen estables y "vigorosas", a pesar del especializado sistema reproductivo que presenta (solo es polinizada por una especie de colibrí en el Pedregal, ver Eguiarte et al., este volumen), y de las diferentes perturbaciones y drástica reducción de área que ha sufrido recientemente la reserva del Pedregal de San Angel. No sólo esto, sino

que según las proyecciones matriciales, se deben de mantener abundantes las poblaciones de *E. gibbiflora* en un sitio estable (US) y en un sitio perturbado se pueden recuperar muy rápidamente (CE). Dada que esta es una especie que, si bien es muy abundante en el Pedregal, tiene una distribución muy restringida, tanto por las localidades donde se le encuentra como por el tipo de habitat donde crece (Walther, 1972; Parra, 1988), esta es una información relevante, ya que su conservación dependerá básicamente de que se mantenga una área razonable del Pedregal sin perturbación excesiva.

En segundo lugar, los resultados muestran que el ejercicio de analizar la demografía a partir de dos mediciones distintas para obtener las categorías de tamaño es un ejercicio muy útil y relevante, ya que se complementan, revelando cada una patrones ecológicos diferentes, y de esta manera aportan informaciones distintas sobre procesos demográficos e históricos.

Este estudio, junto con los realizados en relación a sus interacciones con animales (Soberón et al., 1988; Parra, 1988; Jiménez y Soberón, 1989; Parra et al., 1993), a su ecología reproductiva (Parra 1988; Parra et al., 1992) y a su ecología evolutiva (Vargas, 1988; Eguiarte et al., este volumen) hacen de *Echeveria gibbiflora* una de las crasuláceas mejor estudiada en términos ecológicos y evolutivos del mundo (Parra et al., 1988). Es por esto que los trabajos con *Echeveria gibbiflora* son de gran importancia para la conservación de esta familia. Las crasuláceas comprenden más de 25 géneros y unas 1,550 especies, incluyendo unas 117 especies del género *Echeveria* en México (Walther, 1972; Parra et al., 1993). La mayoría de las especies de la familia son endémicas, teniendo poblaciones locales pequeñas y usualmente se encuentran restringidas a hábitats muy particulares. Esta contribución representa una etapa dentro de un estudio más amplio de la especie y la familia que estamos realizando en el Centro de Ecología, tanto en términos de su ecología, de su genética evolutiva y de su conservación.

LITERATURA CITADA

- Begon, M., Harper, J.L. & C.R. Townsend (1986). Ecology: Individuals, Populations, and Communities. Blackwell, Oxford, UK.
- Caswell, H. (1989). Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation. Sinauer, Sunderland, Mass., USA.
- Eguiarte, L.E., V. Parra y F. Vargas (1993) Biología reproductiva y tamaño efectivo en *Echeveria gibbiflora*: un homenaje a Sewall Wright (este volumen).
- Harper, J.L. (1977). Population Biology of Plants. Academic Press. London, UK.
- Jiménez, G. y J. Soberón (1989) Laboratory rearing of *Sandia xami xami* (Lycaenidae: Eumaeinii). Journal of Research on the Lepidoptera 27: 268-271.
- Larson, J. (1992) Estudio demográfico de *Echeveria gibbiflora* DC (Crassulaceae) en el Pedregal de San Angel. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México D.F. México.
- Larson J., C.R. Cordero y L.E. Eguiarte (mans.). Evolutionary demography of *Echeveria gibbiflora* (Crassulaceae): Variability, sensitivity analysis and effective populations size.
- Leslie, P.H. (1945). On the Use of Matrices in Certain Population Mathematics. Biometrika 33: 183-212.

- Menges, E.S. (1990). Population Viability Analysis for an Endangered Plant. *Conservation Biology* 4:52-62.
- Parra, V. (1988). Ecología de la Polinización en una población de *Echeveria gibbiflora* D.C. en el Pedregal de San Angel, C.U. México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias UNAM, México, D.F., México.
- Parra, V., C. F. Vargas y L.E.Eguiarte (1993) Reproductive biology, pollen and seed dispersal, and neighborhood size in the hummingbird-pollinated *Echeveria gibbiflora* (Crassulaceae). *American Journal of Botany* 80: 153-159.
- Rabinovitz, D. (1981). Seven forms of rarity. En: Syngé, H. (ed.) *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*, p. 205-217. John Wiley & Sons Ltd. NY, USA.
- Rzedowski, J. (1954). Vegetación del Pedregal de San Angel (D.F. México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 8:59- 129.
- Soberón, J., C. Cordero, B. Benrey, P. Parlange, C. García-Saénz. y G. Berges (1988) Patterns of oviposition by *Sandia xami* (Lepidoptera, Lycaenidae) in relation to food plant apparency. *Ecological Entomology* 13: 71-79.
- Vargas, F. (1988). Determinación del tamaño efectivo de una población de *Echeveria gibbiflora* D.C. en el Pedregal de San Angel, C.U., México. Tesis de licenciatura, UNAM, México D.F. México.
- Walther, E. (1972). *Echeveria*. California Academy of Sciences, San Francisco, USA.
- Werner P.A. & H. Caswell (1977). Population growth rate and age versus stage distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* HUDS.) *Ecology* 58: 1103-1111.