

¿HAY ASINCRONÍA DEMOGRÁFICA ENTRE POBLACIONES LOCALES DE *TILLANDSIA RECURVATA*? EVIDENCIAS DE SU FUNCIONAMIENTO METAPOBLACIONAL

TERESA VALVERDE¹ Y ROCÍO BERNAL

Grupo de Ecología de Poblaciones, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

¹Autor para la correspondencia: mtvv@fciencias.unam.mx

Resumen: Se estudió la demografía de nueve poblaciones de la epífita *Tillandsia recurvata* establecidas sobre *Prosopis laevigata* en la región de Tehuacán, Puebla, para evaluar si existía asincronía demográfica entre ellas, condición fundamental para la persistencia de una metapoblación. Estas poblaciones diferían en términos del tamaño del árbol (volumen de la copa) y de su número de individuos. Se construyeron dos matrices de Lefkovitch por población, una para 2001-2 y otra para 2002-3. Las estructuras poblacionales difirieron entre poblaciones: la proporción de plántulas fue mayor en los árboles pequeños, mientras que en los árboles grandes se observó una mayor proporción de adultos. Los valores de λ variaron entre poblaciones y entre años, pero no mostraron ningún patrón claro de variación. Se encontró una correlación positiva entre λ y el tamaño poblacional, pero sólo para 2002-3. Las poblaciones estudiadas mostraron un comportamiento demográfico asincrónico, favoreciendo la persistencia de la metapoblación.

Palabras claves: epífitas, matrices de proyección poblacional, metapoblaciones, variación demográfica, Valle de Tehuacán.

Abstract: We studied the demography of nine populations of the epiphyte *Tillandsia recurvata* established on *Prosopis laevigata* in the Tehuacán region, in the Mexican state of Puebla, to evaluate whether they show demographic asynchrony, a basic condition for metapopulation persistence. These populations differed in the size of the occupied tree (volume of tree crown) and in their number of individuals. Two Lefkovitch matrices were built per population, one for 2001-2 and another one for 2002-3. Population structure differed between populations: those established on small trees had a higher seedling proportion whereas those on larger trees were dominated by adults. The projected λ values varied between populations and years, but no pattern was found to this variation, with the exception that there was a positive correlation between λ and population size for 2002-3. Population demography was asynchronous between populations, thus favouring metapopulation persistence.

Key words: demographic variation, epiphytes, metapopulations, population projection matrices, Tehuacan Valley.

Las plantas epífitas son un componente importante de la diversidad y riqueza de muchos ecosistemas tropicales (Gentry y Dodson, 1987). A pesar de que cerca del 10% de las especies de plantas vasculares descritas hasta la fecha tienen un hábito de crecimiento epífito (Benzing, 1990), son pocas las especies de este grupo multitanomórfico que se han estudiado desde el punto de vista de la ecología de sus poblaciones.

Entre las epífitas vasculares se encuentran representadas de manera profusa especies de las familias Orchidaceae y Bromeliaceae. De manera análoga, la mayoría de las especies de epífitas que se han estudiado desde el punto de vista

demográfico pertenecen a estas familias (e.g. Orchidaceae: *Aspasia principissa*, *Encyclia tampensis*, *Laelia speciosa*, *Lepanthes caritensis*, *Lepanthes eltoroensis*, *Erycina cristagalli* y *Dimerandra emarginata* - Zott & Schmidt, 2006; Larson, 1992; Hernández-Apolinar, 1992; Tremblay, 1997; Tremblay & Hutchings, 2003; Mondragón, *et al.*, 2007; Zott, 1998 - y Bromeliaceae: *Catopsis sessiliflora*, *Tillandsia* spp. y *Werauhia sanguinolenta* - Hietz, 1997; Mondragón *et al.*, 2004; Zott *et al.*, 2005; Winkler *et al.*, 2007). Estos trabajos han mostrado que existen algunas características demográficas que son comunes entre las epífitas. Entre ellas se cuentan las tasas de crecimiento relativamente len-

tas, la presencia de propagación vegetativa o de estructuras de perennación, y una alta contribución relativa de la supervivencia a la tasa de crecimiento poblacional (Hernández-Apolinar, 1992; Zott *et al.*, 2005; Zott & Schmidt, 2006; Winkler *et al.*, 2007). En algunas poblaciones de epífitas el reclutamiento de individuos de origen vegetativo es raro (e.g., en *Tillandsia deppeana* - García-Franco & Rico-Gray, 1991; y en *Reinhardtia gracilis* - Mendoza & Franco, 1998), mientras que en otras parece ser común (e.g. *Tillandsia brachycaulos* - Mondragón *et al.*, 2004). Se ha reportado que el reclutamiento de plántulas ocurre con frecuencia, pero en bajos números (Hernández-Apolinar, 1992; Larson, 1992; Tremblay, 1997; Zott, 1998), y los eventos esporádicos de alto reclutamiento parecen presentarse asociados a períodos favorables (Mondragón *et al.*, 2004). La mortalidad de plántulas e individuos juveniles suele ser alta (de entre 30 y 50% - Hietz 1997, Tremblay 1997, Zott 1998; y hasta más del 70% - Mondragón *et al.*, 2004), asociada primordialmente a la escasez de humedad, mientras que el desprendimiento y caída de individuos es la principal causa de muerte en categorías de talla mayores (Hietz, 1997). Algunos autores mencionan que ciertas especies de epífitas presentan una flexibilidad demográfica que les permite responder exitosamente a la variabilidad ambiental a lo largo del año y entre años (Mondragón *et al.*, 2004).

El presente artículo reporta los resultados de un análisis demográfico de una Bromeliaceae, *Tillandsia recurvata* L. Esta especie es una epífita relativamente atípica por el hecho de que se distribuye en zonas semiáridas (siendo que las epífitas, en general, son características de ambientes húmedos). Además, a diferencia de otros trabajos sobre demografía de epífitas, en éste reconocemos explícitamente que la ocupación del hábitat por parte de esta especie presenta una estructura espacial particular, pues el hecho de que se establezca en parches discretos en el paisaje (i.e. sus árboles hospederos, o forofitos), da lugar a la formación de subpoblaciones en el contexto de una gran población (Benzing, 1990) o, utilizando los términos ahora ampliamente incorporados en la literatura ecológica para describir a estos sistemas, poblaciones locales en el contexto de una metapoblación (Bernal *et al.*, 2005; Snäll *et al.*, 2005; Snäll *et al.*, 2003, 2005; Winkler *et al.*, 2009).

La relevancia de llevar a cabo un estudio demográfico de una especie epífita utilizando una visión metapoblacional consiste no sólo en la posibilidad de contribuir a la comprensión de la dinámica numérica de las poblaciones vegetales en general, y de las epífitas en particular, sino también en utilizar el potencial del sistema epífito/forofito para ayudarnos a comprender el funcionamiento de las metapoblaciones en la naturaleza (Bernal *et al.*, 2005). Desde que se introdujo el concepto de metapoblación a finales de la década de 1960, Levins (1970) planteó de manera explícita que el funcionamiento y persistencia de una metapoblación depende, en gran medida, de la ausencia de extinciones correlacio-

nadas entre poblaciones locales (Hanski, 1999; Vandermeer y Goldberg, 2003), es decir, de que las probabilidades de extinción de cada población local sean independientes. Una condición primordial para que esto ocurra, es que la dinámica demográfica de las poblaciones locales debe presentar un cierto grado de asincronía (Hanski, 1999). Así, para juzgar la funcionalidad de una metapoblación se puede analizar el comportamiento demográfico de varias de sus poblaciones locales y evaluar su nivel de asincronía demográfica. No se puede asumir la existencia de asincronía demográfica *a priori*, pues el hecho de que todas las poblaciones locales de una región se encuentren sujetas al mismo tipo de variaciones en las condiciones abióticas (e.g. como resultado del efecto del estado del tiempo), provoca que sus dinámicas numéricas se vean regidas en alguna medida por los mismos fenómenos y, consecuentemente, que se vean sincronizadas a cierto nivel (Liebhold *et al.*, 2004; Tremblay *et al.*, 2006).

En este trabajo analizamos la dinámica poblacional de nueve poblaciones de *Tillandsia recurvata* a lo largo de dos años, con el objeto de contribuir al conocimiento de la biología poblacional de las epífitas, y de analizar el nivel de asincronía en el comportamiento numérico de este pequeño conjunto de poblaciones locales. Este segundo objetivo aborda explícitamente el tema de su dinámica metapoblacional. En estudios previos con esta especie, hemos partido del supuesto de que cada árbol colonizado (que puede llegar a alojar hasta ca. 500 individuos de *T. recurvata*) funge como una población local en el contexto de la metapoblación, pues ésta es la unidad que surge y se extingue como parte de la dinámica de colonización/extinción característica de una metapoblación (Bernal, 2006; Bernal *et al.*, 2005; García-Morales, 2007; Ramírez-Padilla, 2008). La distancia de la dispersión de semillas en esta especie anemócora, sin embargo, parece ser mucho más amplia que la distancia promedio entre parches colonizables (García-Morales, 2007; Ramírez-Padilla, 2008). De esta manera, podemos vislumbrar por lo menos dos fuerzas importantes que hipotéticamente estimularían la sincronía demográfica entre poblaciones: la abundancia y amplitud de la dispersión de semillas, y la relativa homogeneidad de las condiciones abióticas regionales. Los resultados de este trabajo nos permitirán tener una idea más clara de si las diferentes poblaciones locales efectivamente se ven o no homogenizadas en su demografía por estas fuerzas.

Métodos

El sistema de estudio. *Tillandsia recurvata* es una epífita atmosférica que se distribuye en ambientes tropicales secos, desde el sur de los E.U.A. hasta la parte media de Argentina, y en altitudes desde el nivel del mar hasta los 3000 m de elevación. El talo de la planta está formado por un número variable de brotes que, en conjunto, forman una pequeña esfera que rodea las ramas (generalmente delgadas) de los

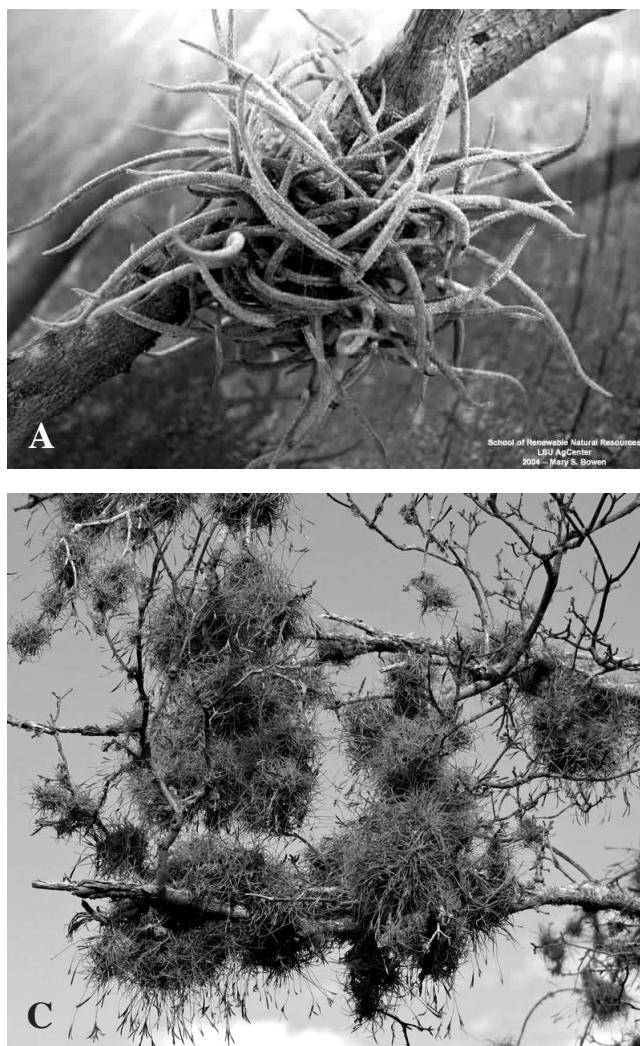


Figura 1. Imágenes que muestran la forma de crecimiento de *Tillandsia recurvata*. A) Un individuo de *T. recurvata*, sus brotes formando una especie de esfera enrollada alrededor de la rama del hospedero. B) Un fruto abierto de *T. recurvata*, sus semillas plumosas en proceso de dispersión. C) Ramas de un hospedero densamente ocupadas por individuos de *T. recurvata*.

árboles en los que se establece (Figura 1). Cada brote está formado por 3-8 hojas lineares de color blanco verdoso, cubiertas de tricomas escamosos. La emergencia de una inflorescencia terminal, que aparece en los meses el otoño, determina el fin del crecimiento de los brotes (McVaugh, 1992). Cada inflorescencia produce una o dos flores (ocasionalmente hasta cinco) de forma tubular, cuyos estambres y pistilos están profundamente incluidos en la corola (por lo que se presume que se autopoliniza -Soltis *et al.*, 1987). Sus infrutescencias son cápsulas dehiscentes de las que emergen semillas plumosas que se dispersan por viento durante los meses del invierno (Figura 1).

El área de distribución de *Tillandsia recurvata* abarca



zonas de clima seco, por lo que se le considera una epífita extrema (Benzing, 1990). Este trabajo se llevó a cabo en la región de Zapotitlán Salinas, que forma parte del Valle de Tehuacán, en el estado de Puebla (Méjico). El clima de esta zona es semi-árido, con una temperatura media anual entre 18 y 22°C y una precipitación total anual que fluctúa entre 380 y 450 mm. La mayor parte de la precipitación anual cae durante los meses de verano (junio a septiembre). La parcela en la que estudiamos las nueve poblaciones de *Tillandsia recurvata* se localiza a unos 14 km al sur del poblado de Zapotitlán Salinas y tiene una elevación de ca. 1800 m sobre el nivel de mar. En esta zona se presenta un matorral xerófilo en el que las especies arbóreas y arbustivas más comunes son *Acacia* s.p., *Mimosa adenatheroides*, *Prosopis laevigata* y *Cercidium praecox*. Entre los cactus, destacan *Neobuxbaumia macrocephala*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Ferocactus latispinus*, *F. robustus* y *Echinocactus platyacanthus*. Otras suculentas comunes en el sitio de estudio son *Beaucarnea gracilis* y *Hechtia podantha*.

En esta zona, uno de los principales hospederos de *Tillandsia recurvata* es *Prosopis laevigata* (Bernal *et al.*, 2005). Los árboles de esta especie se encuentran ocupados por poblaciones de *Tillandsia recurvata* con una frecuencia mucho mayor que la esperada por azar, según su abundancia relativa en el paisaje. Además, la probabilidad de ocupación también depende del tamaño de los árboles: cuando la copa de un árbol tiene un volumen menor de 0.4 m³ casi nunca se encuentra ocupado por *T. recurvata*, pero cuando rebasa los 2 m³ de volumen, su probabilidad de estar ocupado es mayor del 80% (Bernal *et al.*, 2005).

Trabajo de campo. La parcela en la que se llevó a cabo este

trabajo tenía una superficie de ca. 100 × 100 m; en ella se había realizado previamente un estudio para determinar las preferencias de hábitat de *Tillandsia recurvata* (ver detalles en Bernal *et al.*, 2005). En esta parcela se eligieron nueve árboles de *Prosopis laevigata* que alojaban poblaciones de la epífita. Se buscó que los árboles elegidos cubrieran un intervalo amplio de tallas (volumen de la copa) y del número de individuos de *T. recurvata* que sostenían. Para eso, los árboles de *P. laevigata* se clasificaron en tres categorías de tamaño: pequeños (con volumen de copa de 1 a 3.2 m³, aproximado éste a partir de la forma de un cono invertido), medianos (más de 3.2 y menos de 6.2 m³ de volumen) y grandes (más de 6.2 m³); y además, se clasificaron las poblaciones en términos del número de individuos de *T. recurvata* que las formaban, dando lugar a tres categorías de tamaño poblacional: bajo (30 a 75 individuos), intermedio (76 a 160 individuos) y alto (más de 160 individuos). Así, las nueve poblaciones elegidas correspondieron a todas las combinaciones posibles entre las tres categorías de talla y las tres categorías de tamaño poblacional, lo cual nos permitió, a su vez, incluir un amplio intervalo de densidades poblacionales (Cuadro 1).

En cada población se llevó a cabo un censo en octubre de 2001, identificando a cada individuo, marcándolo con una etiqueta de plástico y contando su número de brotes; además, se anotó la presencia y número de inflorescencias por individuo. Lo anterior se repitió en octubre de 2002, y posteriormente en octubre de 2003; además, en estas ocasiones se añadieron al censo todas las plántulas recién emergidas. En la temporada de fructificación de 2002 se colectaron 50 frutos para evaluar el número promedio de semillas por fru-

Cuadro 1. Caracterización general de las nueve poblaciones de *Tillandsia recurvata* estudiadas, en términos del tamaño del árbol de *P. laevigata* que ocupaban, su número de individuos y su densidad poblacional. Las letras que identifican a cada población hacen referencia a la talla del árbol (Pequeño, Mediano o Grande) y al tamaño poblacional (Bajo, Intermedio y Alto), según las definiciones que aparecen en el texto.

Población	Talla del árbol (volumen de la copa, m ³)	Tamaño poblacional (No. de individuos de <i>T. recurvata</i>)	Densidad poblacional (individuos por m ³)
P-B	1.15	67	58.26
P-I	3.19	116	36.36
P-A	2.92	234	80.13
M-B	3.22	72	22.36
M-I	4.02	117	29.10
M-A	6.13	333	54.32
G-B	9.21	72	7.81
G-I	6.93	150	21.65
G-A	7.94	251	31.61

to (que fue de 57.62, desv. est.=18.02 semillas).

Los individuos de *Tillandsia recurvata* se clasificaron en cuatro categorías de tamaño, según su número de brotes (Plántulas: 1 brote; Adultos 1: 2 a 4 brotes; Adultos 2: 5 a 9 brotes; y Adultos 3: más de 9 brotes). Al cabo de cada periodo anual (octubre de 2002 y 2003) se observó el destino de cada individuo para identificar si se había quedado en la misma categoría de tamaño, si había cambiado de categoría (disminuyendo o aumentando de tamaño) o si había muerto. De los individuos que se murieron, no se registró de manera detallada la causa de muerte.

Análisis matricial. A partir de las observaciones descritas en los párrafos anteriores se calcularon probabilidades de permanencia, transición y mortalidad de los individuos de cada categoría para construir matrices de proyección poblacional de tipo Lefkovitch. Se construyeron 18 matrices de proyección poblacional, nueve para el periodo 2001-02 (una por población) y nueve para el periodo 2002-03. Las matrices, de dimensiones 4 × 4, incorporaron los principales procesos demográficos de los que depende la dinámica numérica de las poblaciones: la fecundidad en las entradas del primer renglón, la permanencia en la misma categoría en la diagonal principal, la transición hacia categorías mayores por debajo de la diagonal principal, y la retrogradación (transición hacia categorías de menor tamaño) por encima de la diagonal principal.

Para estimar la fecundidad se utilizaron dos métodos: el empírico, basado en el número de plántulas emergidas cada temporada de establecimiento, y el mecanicista, que parte del número de semillas producidas y estima la emergencia de plántulas a partir de la probabilidad de que las semillas germinen y se establezcan (Menges, 1990; Valverde, 1995) (ver detalles en el Apéndice 3). Para calcular la fecundidad empírica, se asignó el número de plántulas emergidas en cada población a las diferentes categorías de adultos reproductivos de acuerdo con su esfuerzo reproductivo proporcional (número de infrutescencias) y con el número de individuos de cada categoría. Para el método mecanicista se utilizaron datos de los diferentes componentes de la fecundidad: la producción de semillas y las probabilidades de germinación de semillas y de establecimiento de plántulas (según datos de Hernández-Rosas, 2003 y Bernal *et al.*, 2005). El interés de utilizar ambos métodos radica en que el mecanicista estima la fecundidad hipotética que se obtendría en una población si todas las semillas producidas permanecieran en ese forofito; el método empírico, por su lado, estima la fecundidad efectiva, a partir del número de plántulas que realmente emergió (ver Apéndice 3). Así, la diferencia entre estas dos formas de estimar la fecundidad nos puede dar una idea de la magnitud de la dispersión de semillas, i.e. qué tanto cambia la fecundidad, y consecuentemente la tasa de crecimiento poblacional, como resultado de la salida y entrada de semillas por dispersión. Es importante contar con una estimación de la importancia de la

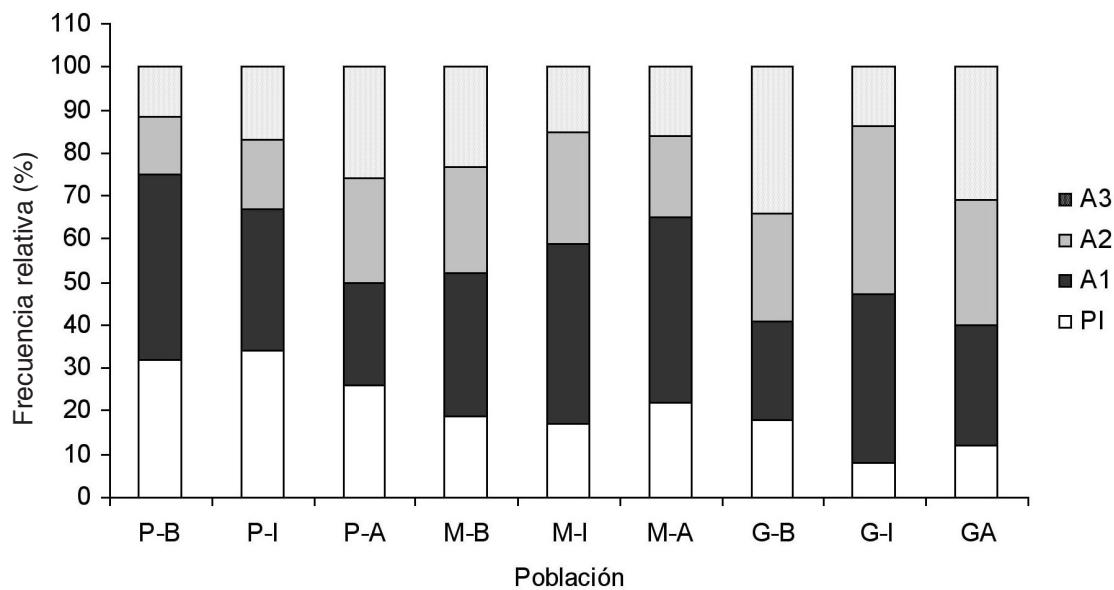


Figura 2. Estructuras poblacionales observadas en 2001 para las nueve poblaciones de *Tillandsia recurvata* estudiadas. En el eje de las abscisas se presentan las diferentes poblaciones (símbología igual que en el Cuadro 1). Las categorías de tamaño se representan con diferentes tipos de achurado PI = plántulas (un brote); A1 = adultos 1 (2 a 4 brotes); A2 = adultos 2 (5 a 9 brotes); y A3 = adultos 3 (más de 9 brotes).

dispersión en un contexto metapoblacional, porque permite evaluar la magnitud de esta fuerza de cohesión entre poblaciones locales.

Una vez obtenidas las 18 matrices, se utilizó el método de potencias (que consiste en iterar la matriz hasta alcanzar un valor constante de λ) para calcular la tasa finita de crecimiento (λ , el eigenvalor dominante de la matriz) a la que convergería cada población si su comportamiento demográfico se mantuviera constante, y su respectiva estructura estable de tamaños (vector w , el eigenvector derecho de la matriz). Posteriormente se calcularon los intervalos de confianza al 95% de los valores de λ a través de un método de remuestreo de tipo Montecarlo, utilizando un programa desarrollado por Arellano y Aguirre (2002). Además, de cada matriz de proyección poblacional se obtuvo una matriz de elasticidades, para evaluar la contribución relativa de cada entrada de la matriz al valor de λ (de Kroon *et al.*, 1986).

Resultados

Globalmente, la estructura de tamaños de las nueve poblaciones estudiadas de *Tillandsia recurvata* estuvo dominada por Adultos 1, categoría en la que se encontraba el 35% de los individuos censados; las otras tres categorías tuvieron proporciones muy similares, entre el 20 y el 25% de los individuos. Observando la estructura poblacional de cada una de las poblaciones estudiadas, se pueden ver diferencias importantes entre ellas; por ejemplo, algunas poblaciones, particularmente las que estaban establecidas sobre árboles pequeños, estuvieron dominadas por plántulas (como la P-I, con 34% de plántulas), mientras que otras (e.g. las que

estaban en árboles grandes) presentaron una mayor proporción de Adultos 3 (como la G-B, con 34% de Adultos 3) (Figura 2).

La mortalidad *per capita* fue, en general, ligeramente mayor en el primer año que en el segundo: la tasa de mortalidad promedio en 2001-2 fue de 0.12, y en 2002-3 de 0.10 (Cuadro 2); los mayores valores de mortalidad en casi todas las matrices se observaron en la categoría de plántulas (ver

Cuadro 2. Tasa de mortalidad *per capita*, número de plántulas emergidas *per capita* y número de frutos producidos (en total y *per capita*) por periodo anual en cada una de las poblaciones estudiadas de *Tillandsia recurvata*. Símbología de la identidad de las poblaciones igual que en la Cuadro 1.

Población	Mortalidad <i>per capita</i>		Número de plántulas emergidas <i>per capita</i>		Número de frutos producidos en total / <i>per capita</i>	
	2001-02	2002-03	2001-02	2002-03	2001-02	2002-03
P-B	0.15	0.09	0	0	2 / 0.030	0 / 0
P-I	0.12	0.19	0.24	0.17	23 / 0.198	53 / 0.457
P-A	0.16	0.14	0.04	0.05	82 / 0.350	94 / 0.402
M-B	0.10	0.04	0.01	0	19 / 0.264	5 / 0.069
M-I	0.09	0.05	0	0.01	2 / 0.017	3 / 0.026
M-A	0.12	0.11	0.03	0.04	71 / 0.213	104 / 0.312
G-B	0.08	0.08	0	0.14	1 / 0.014	4 / 0.056
G-I	0.13	0.09	0	0.03	38 / 0.253	36 / 0.240
G-A	0.13	0.12	0.04	0.01	34 / 0.135	35 / 0.139

Cuadro 3. Valores de la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) para cada población y para cada año. Se presentan los valores de λ obtenidos utilizando el método mecanicista (MEC) y el método empírico (EMP) para la estimación de la fecundidad (ver texto). Además, se presenta la λ instantánea (INST), calculada simplemente como N_{t+1}/N_t . Simbología de la identidad de las poblaciones igual que en la Cuadro 1.

Población	2001-2002			2002-2003		
	λ_{EMP}	λ_{MEC}	λ_{INST}	λ_{EMP}	λ_{MEC}	λ_{INST}
P-B	0.85	0.93	0.85	0.77	0.77	0.91
P-I	1.16	1.24	1.26	0.95	1.08	0.98
P-A	0.88	1.16	0.89	0.97	1.19	0.91
M-B	0.92	1.23	0.93	0.94	1.08	0.96
M-I	0.93	0.96	0.91	0.87	1.03	0.96
M-A	0.96	1.16	0.93	0.98	1.23	0.93
G-B	0.96	0.99	0.92	1.00	1.00	1.06
G-I	0.88	1.22	0.87	0.94	1.09	0.94
G-A	0.90	1.01	0.89	0.92	1.06	0.90

Apéndice 1). El número de plántulas emergidas per cápita, por población fluctuó entre 0 y 0.24, y el promedio fue muy similar en ambos años (0.04 y 0.05, Cuadro 2). El número de plántulas emergidas tendió a ser mayor en las poblaciones en las que hubo una mayor producción de frutos (Cuadro 2); sin embargo las correlaciones entre ambas variables no fueron significativas ($R^2 = 0.051, P = 0.56$ para 2001-2; y $R^2 = 0.243, P = 0.18$ para 2002-3).

Los valores de λ difirieron de manera importante según del método utilizado para calcular la fecundidad. En el primer año, las lambdas mecanicistas fueron siempre mayores que las lambdas empíricas, y en el segundo año se repitió este mismo patrón general, pero para dos poblaciones los

valores de λ_{MEC} y λ_{EMP} fueron iguales (Cuadro 3). Curiosamente no se encontró una correlación entre los valores de λ_{EMP} y λ_{MEC} para el primer año ($R^2=0.284, P=0.14$), pero sí para el segundo año ($R^2=0.686, P=0.006$). La diferencia entre las lambdas mecanicistas y las empíricas se debe a que el cálculo empírico de la fecundidad es una estimación de la fecundidad *observada*, mientras que la fecundidad mecanicista es *hipotética*, pues es la que se esperaría obtener de acuerdo al número de frutos producidos y a la probabilidad de germinación de las semillas. La diferencia entre ambas se debe a que, en la realidad, muchas de las semillas producidas no se quedan en el árbol de origen, sino que se dispersan hacia afuera de la población, alcanzando otros árboles, o bien perdiéndose en la matriz de hábitat no colonizable que se presenta entre los hospederos.

Además de los valores de λ obtenidos a través del análisis matricial, calculamos también la lambda instantánea, dada simplemente por N_{t+1}/N_t . Los valores de λ_{INST} fueron siempre más parecidos a los de λ_{EMP} que a los de λ_{MEC} . Sin embargo, a pesar de parecido entre λ_{INST} y λ_{EMP} , la correlación entre ellas no fue significativa para el primer año ($R^2=0.139, P=0.32$), aunque sí lo fue para el segundo ($R^2=0.660, P=0.008$). A su vez, las correlaciones entre λ_{INST} y λ_{MEC} fueron significativas y positivas para los dos años ($R^2=0.466, P=0.04$ para 2001-2; y $R^2=0.978, P=0.0002$ para 2002-3).

La mayoría de las tasas finitas de crecimiento poblacional (con la fecundidad calculada por el método mecanicista) fueron mayores que la unidad. En 2001-2 sólo tres de los nueve valores de λ estuvieron por debajo de la unidad, y en 2002-3 sólo uno de ellos. Tomando en cuenta los intervalos de confianza de los valores de λ para las 18 matrices, se observó que la mayoría fueron significativamente mayores que la unidad (Figura 3) y sólo tres de ellos fueron significativamente menores que la unidad (P-B y M-M en 2001-2, y P-B en 2002-3).

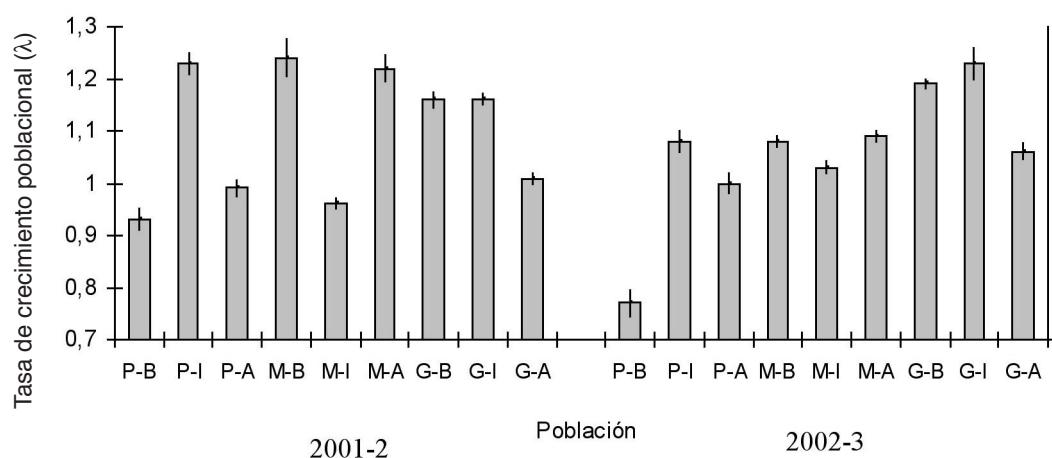


Figura 3. Valores de la tasa finita de crecimiento poblacional (λ_{MEC}) de las poblaciones estudiadas, con sus intervalos de confianza al 95%. Simbología igual que en el Cuadro 1.

El patrón de los valores de elasticidad muestra que el proceso demográfico que más contribuyó al valor de λ fue la permanencia de los individuos en la misma categoría (S), que alcanzó valores entre 0.49 y 0.85. Le siguió el crecimiento (C), con valores entre 0.10 y 0.37; y por último, los valores más bajos correspondieron a la fecundidad (F) y al retrogradación (R), que tuvieron valores entre 0.01 y 0.14 (Apéndice 2). A pesar de que todas las poblaciones mostraron aproximadamente el mismo orden de importancia de los cuatro procesos demográficos, hubo diferencias substanciales entre algunas de ellas. Por ejemplo, la población G-B tuvo valores muy altos de S para los dos años, mientras que en la M-B los valores de S no fueron tan altos (sobre todo el primer año) y los valores de C y F fueron comparativamente más elevados que los de otras poblaciones (Apéndice 2).

No se encontró ninguna correlación entre el valor de λ (en ninguna de sus versiones, λ_{INST} , λ_{MEC} o λ_{EMP}) y la densidad poblacional (no. de individuos por m^3), o el tamaño de su hábitat (volumen del árbol que ocupaba). Sin embargo, sí se observó una correlación positiva y significativa entre λ_{MEC} y el tamaño poblacional (no. de individuos), pero sólo para 2002-3 ($R^2=0.58$, $P=0.02$); para 2001-2 la correlación no fue significativa ($R^2=0.03$, $P=0.62$).

En cuanto a la variación demográfica entre años, se pudo ver que casi todas las poblaciones mostraron diferencia en el valor de λ de 2001-2 y de 2002-3 (Figura 4). Hubo poblaciones que aumentaron su tasa de crecimiento poblacional

proyectada de un año al siguiente (P-A, M-I, M-A y G-A), mientras que hubo otras que la disminuyeron (P-B, P-I, M-B y G-I). Sólo se observó una población (G-B) cuyo valor de λ se mantuvo prácticamente igual los dos años. El valor de $\Delta\lambda$ entre años (la diferencia entre los valores de λ_{MEC} de 2001-2 y 2002-3) mostró una correlación negativa y significativa con el número de individuos de cada población ($R^2=0.40$, $P=0.03$); es decir, las poblaciones formadas por un mayor número de individuos tendieron a aumentar su valor de λ de un año al siguiente (de tal manera que $\Delta\lambda$ tendió a ser negativa), mientras que las que tenían un bajo número de individuos mostraron una tendencia hacia una disminución de λ entre 2001-2 y 2002-3. Por otro lado, no se encontró ninguna relación entre $\Delta\lambda$ y la densidad poblacional ($R^2=0.02$, $P=0.59$).

Discusión

Muchas de las características demográficas de las poblaciones estudiadas son análogas a las que se han descrito en otras especies de epífitas. Por ejemplo, los mayores valores de elasticidad correspondieron a la permanencia de individuos en su misma categoría y la mayor mortalidad se presentó entre las plántulas; sin embargo, dicha mortalidad (que en este caso varió del 7 a 35%, con un promedio de 19.8%) fue menor de la reportada para otras especies de epífitas. Por otro lado, en esta especie no se presenta propagación vegetativa, y la muerte de individuos como producto de su caída o desprendimiento de las ramas de sus forofitos no fue muy frecuente.

La diferencia entre las estructuras poblacionales observadas en las nueve poblaciones estudiadas de *Tillandsia recurvata* apunta en una dirección interesante: las poblaciones establecidas sobre los tres árboles pequeños tuvieron la mayor proporción de plántulas (26 a 34%), seguidas por las poblaciones de los árboles medianos (17 a 22%), mientras que las de los árboles grandes mostraron la menor proporción de plántulas (8 a 18%); a su vez, las poblaciones de los árboles medianos estuvieron dominadas por Adultos 1, y las de los árboles grandes presentaron una alta proporción de Adultos 2 y 3. Algunos autores sugieren que el tamaño de los árboles frecuentemente refleja el tiempo durante el cual éstos han estado expuestos a ser colonizados por las epífitas y, por ende, las poblaciones establecidas en árboles más grandes son a menudo más viejas; por su parte, los árboles pequeños presentan una menor área de captura de propágulos y un tiempo más breve de exposición, por lo que tienden a presentar poblaciones relativamente jóvenes en las que hay una alta proporción de individuos pequeños (Yeaton y Gladstone, 1982; Migenis y Ackerman, 1993). Esto podría explicar en alguna medida las diferencias entre las poblaciones estudiadas de *Tillandsia recurvata*.

Por otro lado, el comportamiento demográfico a lo largo de los dos años de estudio no pareció estar relacionado

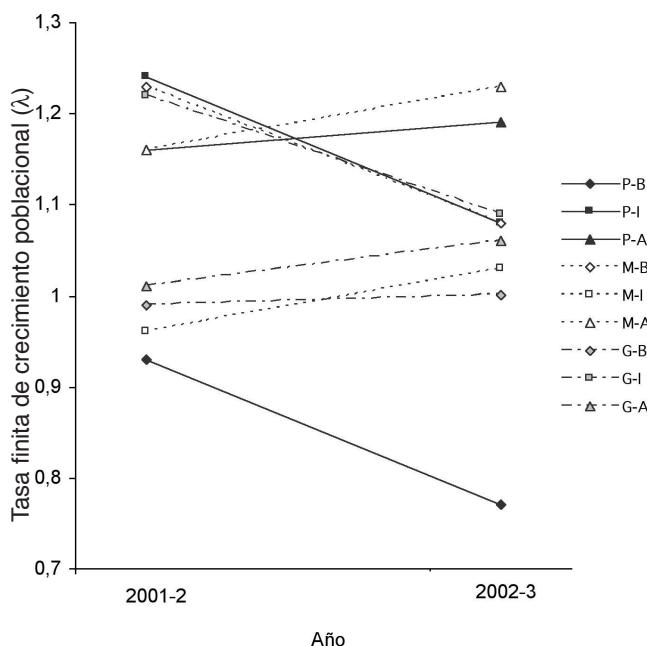


Figura 4. Relación entre los valores de λ_{MEC} para 2001-2 y 2002-3 para cada una de las nueve poblaciones estudiadas (representadas por las diferentes líneas; simbología como en el Cuadro 1).

con el tamaño del árbol, pues ni los valores de λ , ni la fecundidad, ni la mortalidad, ni las elasticidades mostraron relación con el tamaño del árbol en ninguno de los dos años de estudio. Tampoco se encontraron indicios de que estas variables demográficas se vieran afectadas por la densidad poblacional (en términos del número de individuos de *Tillandsia recurvata* por metro cúbico de árbol). Este es un hallazgo relevante desde el punto de vista de la demografía vegetal, pues en general se parte de la base de que las poblaciones experimentan alguna forma de denso-dependencia en alguno o en varios de sus parámetros demográficos (Vandermeer y Goldberg, 2003), pero en este caso no observamos indicios de este fenómeno. La interacción que subyace a la denso-dependencia es la competencia intra-específica por algún recurso limitado (Vandermeer y Goldberg, 2003). Sin embargo, probablemente las poblaciones estudiadas no presentan una densidad suficientemente alta como para que la competencia intra-específica limite el crecimiento poblacional. El recurso que podría estar limitado en este caso es fundamentalmente el espacio para el establecimiento (que podría traducirse también en un sombreo mutuo a muy altas densidades). Sin embargo, los árboles estudiados presentaban todavía una alta disponibilidad de micrositios potencialmente colonizables, al menos en apariencia. Por otro lado, es posible que la alta mortalidad que se presenta en algunas poblaciones de epífitas (Benzing, 1990) mantenga a las poblaciones por debajo de la densidad a la que la competencia limita el crecimiento poblacional.

Por otro lado, la tasa de crecimiento poblacional sí mostró una relación con el número de individuos que formaban la población, al menos para 2002-3; y la diferencia entre los valores de λ del primer y del segundo año ($\Delta\lambda$) también estuvo asociada al tamaño poblacional. Esto implica que las poblaciones con un mayor número de individuos tuvieron, en general, mayores valores de λ , y además, mientras más individuos tenían, aumentaron más notoriamente su λ al año siguiente. Esto probablemente estuvo relacionado con el hecho de que las poblaciones más grandes produjeron un mayor número de frutos (Cuadro 2) y también un alto número de plántulas, simplemente por contar con un mayor número de individuos. Así, las poblaciones más grandes probablemente son las mayores productoras de semillas a nivel de la metapoblación (Pulliam, 1988; Hanski, 1999); algunas de estas semillas quizás se dispersan hacia otros árboles, mientras que otras se quedan en la población de origen, contribuyendo a aumentar su tamaño, y muchas otras se pierden debido a que no llegan a un micrositio adecuado para el establecimiento.

Un aspecto interesante de nuestros resultados fue la diferencia en los valore de λ según si la fecundidad se estimó por la vía mecanicista o por la vía empírica. La fecundidad empírica nos muestra un panorama más realista en términos de la dinámica de las poblaciones locales, y a partir de la diferencia entre la fecundidad empírica la mecanicista (que

es más hipotética) resulta evidente que la salida de semillas por dispersión y el alto riesgo de mortalidad de las fases de semilla y plántula limitan el crecimiento de las poblaciones (Horvitz y Schemske, 1986). Sin embargo, a pesar de que la emigración de semillas representa una pérdida de individuos (y consecuentemente una disminución en la λ de la población local con respecto a lo que ocurriría en ausencia de dispersión), este fenómeno es el que posibilita la colonización de nuevos árboles, aumentando las probabilidades de persistencia de la metapoblación (Valverde y Silvertown, 1997a y 1997b).

Parece ser evidente que existe asincronía en el comportamiento demográfico de las nueve poblaciones estudiadas, a pesar de que están sujetas al mismo tipo de variaciones ambientales (pues se encuentran a unos metros de distancia entre ellas) y de que probablemente la migración entre poblaciones locales es muy alta (según los resultados de García-Morales, 2007 y Ramírez-Padilla, 2008). Se piensa que estos dos factores tienen el potencial de homogenizar en alguna medida la dinámica poblacional de las diferentes poblaciones locales de una región (Lahaye *et al.*, 1994; Liebhold *et al.*, 2004; Tremblay *et al.*, 2006). Sin embargo, en este caso pudimos observar valores de λ , estructuras poblacionales, mortalidades, fecundidades y patrones de elasticidades muy diferentes entre poblaciones; y lo que es más, el cambio en λ de un año al siguiente no mostró uniformidad alguna, y la única variable con la que mostró tener alguna correlación fue con el tamaño poblacional. Esto sugiere fuertemente que la dinámica demográfica de las diferentes poblaciones locales es hasta cierto punto independiente, condición que permite un funcionamiento metapoblacional efectivo (Akçakaya, 2000).

El hecho de que el paisaje de Zapotitlán Salinas presente extensas zonas en las que muchos árboles y arbustos están colonizados por *Tillandsia recurvata* (Montaña *et al.*, 1997; García-Suárez *et al.*, 2003; Bernal *et al.*, 2005) nos habla de que sus metapoblaciones son funcionales y efectivas. Los resultados de nuestro trabajo sugieren que la asincronía demográfica entre poblaciones locales pudiera ser uno de los factores que determinan esta funcionalidad. Entre los factores que juegan un papel importante en esta asincronía están, si duda, las diferencias en la estructura poblacional local (probablemente influenciada por la edad de la población y/o el tamaño del árbol) y en el tamaño de las poblaciones (no. de individuos). Queda por explorarse el papel que juega la dispersión de semillas entre poblaciones locales en términos de sus efectos sobre la sincronía o asincronía demográfica, pues a pesar de que algunos autores han propuesto que la dispersión homogeniza el comportamiento demográfico de las poblaciones locales (Harrison, 1991; Hanski, 1999), nuestras observaciones sugieren que, por tratarse de un fenómeno altamente complejo y sumamente errático (que ocurre en función de ráfagas locales de viento, afectado por la microtopografía, por la distancia entre árboles y por el tamaño

e identidad específica de los árboles, entre otros factores), podría dar lugar a dinámicas demográficas caóticas a nivel local, llevando precisamente a la asincronía e independencia demográfica entre poblaciones locales que observamos durante el periodo de estudio (Allen *et al.*, 1993; Ruxton, 1996).

Agradecimientos

Agradecemos a A. Flores Martínez, M.C. Mandujano y a J. van Groenendaal por sus consejos y apoyo durante el desarrollo de esta investigación, y a dos árbitros anónimos, cuyas opiniones mejoraron mucho el manuscrito. Para el trabajo de campo contamos con la colaboración de M.C. Bazavilvazo, M. Hernández Apolinar, P.E. Mendoza Hernández, L. Esparza, V. Jiménez, P. Piña, C. Ramírez, O. Núñez y M. Ruedas. Este proyecto fue financiado por PAP11T-UNAM (IN221401) y, durante el desarrollo del mismo, RB contó con una beca doctoral por parte de CONACyT.

Literatura citada

- Akçakaya H.R. 2000. Viability analyses with habitat based metapopulation models. *Population Ecology* **42**:45-53.
- Allen J.C., Schaffer W.M. y Rosko D. 1993. Chaos reduces species extinction by amplifying local population noise. *Nature* **364**:229-232.
- Arellano P.J.J. y Aguirre P.M.A. 2002. Montecarlo Versión 1.0. Instituto de Ecología, UNAM, Campus Morelia, Michoacán, México.
- Benzing D.H. 1990. *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Bernal-Basavilbazo R. 2006. Estudio metapoblacional de *Tillandsia recurvata* L. en el Valle de Tehuacán, Puebla. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias, UNAM, México, 169 pp.
- Bernal R., Valverde T. y Hernández-Rosas L. 2005. Habitat preference of the epiphyte *Tillandsia recurvata* (Bromeliaceae) in a semi-desert environment in Central Mexico. *Canadian Journal of Botany* **83**:1238-1247.
- de Kroon H., Plaisier A., van Groenendaal J. y Caswell H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* **67**:1427-1431.
- García-Franco J.G., Rico-Gray V. 1991. Biología reproductiva de *Tillandsia deppeana* Steudel (Bromeliaceae) en Veracruz, México. *Brenesia* **35**:61-79.
- García-Morales E. 2007. El uso de microsatélites en el análisis de la estructura genética de una metapoblación de *Tillandsia recurvata*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México, 80 pp.
- García-Suárez M.D., Rico-Gray V. y Serrano H. 2003. Distribution and abundance of *Tillandsia* ssp. (Bromeliaceae) in the Zapotitlán Valley, Puebla, Mexico. *Plant Ecology* **166**:207-215.
- Gentry A.H. y Dodson C.H. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **74**:205-233.
- Hanski I. 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, Oxford, G.B.
- Harrison S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnean Society* **42**:73-88.
- Hernández-Apolinar M. 1992. Dinámica poblacional de *Laelia speciosa* (HBK.) Schltr. (Orchidaceae). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 86 pp.
- Hernández-Rosas L. 2003. Patrón de germinación y establecimiento de plántulas de *Tillandsia recurvata*: una contribución al estudio de su dinámica metapoblacional. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 71 pp.
- Hietz P. 1997. Population dynamics of epiphytes in a Mexican humid montane forest. *Journal of Ecology* **85**: 767-775.
- Horvitz C.C. y Schemske D.W. 1986. Seed dispersal and environmental heterogeneity in a Neotropical herb: a model of population and patch dynamics. En: Estrada A. y Fleming T.H., Eds. *Frugivores and Seed Dispersal*, pp169-186, Junk Publisher, Dordrecht.
- Lahaye W.S., Gutiérrez R.J. y Akçakaya H.R. 1994. Spotted owl metapopulation dynamics in southern California. *Journal of Animal Ecology* **63**:775-785.
- Larson R.J. 1992. Population dynamics of *Encyclia tampensis* in Florida. *Selbyana* **13**:50-56.
- Levins, R. 1970. Extinction, En Gerstenhaber M. Ed. *Some Mathematical Questions in Biology*, pp75-107, Lectures on mathematics in the life sciences. Volumen 2, American Mathematical Society, Providence, Rhode Island, USA.
- Liebhold A., Koenig W.D. y Bjørnstad O.N. 2004. Spatial synchrony in population dynamics. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **35**:467-490.
- McVaugh R. 1992. Flora Novo Galicianana. A descriptive account of the vascular plants of Western Mexico. Vol. 17. Bromeliaceae. University of Michigan Herbarium, Ann Arbor, Michigan.
- Mendoza A. y Franco M. 1998. Sexual reproduction and clonal growth in *Reinhardtia gracilis* (Palmae), an understory tropical palm. *American Journal of Botany* **85**:521-527.
- Menges E.S. 1990. Population viability analysis for an endangered plant. *Conservation Biology* **4**:52-62.
- Migenis L.E. y Ackerman J.D. 1993. Orchid-phorophyte relationship in a forest watershed in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* **9**:231-240.
- Mondragón D., Durán R., Ramírez I. y Valverde T. 2004. Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatan peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **20**:189-200.
- Mondragón D., Maldonado C. y Aguilar-Santelises R. 2007. Life history and demography of a twig epiphyte: a case study of *Erycina crista-galli* (Orchidaceae). *Selbyana* **28**:137-144.
- Montaña C., Dirzo R. y Flores, A. 1997. Structural parasitism of an epiphyte bromeliad upon *Cercidium praecox* in an intertropical semiarid ecosystem. *Biotropica* **29**:517-521.
- Pulliam H.R. 1988. Sources, sinks and population regulation. *American Naturalist* **132**:652-661.
- Ramírez-Padilla C.A. 2008. Análisis de la dispersión de semillas en una metapoblación de *Tillandsia recurvata* L. (Bromeliaceae) a través del uso de microsatélites. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México, 91 pp.
- Ruxton G.D. 1996. Dispersal and chaos in spatially-structured models: an individual-level approach. *Journal of Animal Ecology* **65**:161-169.
- Snäll T., Ribeiro P.J. y Rydin H. 2003. Spatial occurrence and co-

- lonisations in patch-tracking metapopulations: local conditions versus dispersal. *Oikos* **103**:566-578.
- Snäll T., Pennanen J., Kivistö L. y Hanski I. 2005. Modelling epiphyte metapopulation dynamics in a dynamic forest landscape. *Oikos* **109**:209-222.
- Snäll T., Ehrlen J. y Rydin H. 2005. Colonization-extinction dynamics of an epiphyte metapopulation in a dynamic landscape. *Ecology* **86**:106-115.
- Soltis E.D., Gilman J.A., Rieseberg L. y Gardner S. 1987. Genetic variation in the epiphytes *Tillandsia ionantha* and *T. recurvata* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany* **74**:531-537.
- Tremblay R.L. 1997. *Lepanthes caritensis*, an endangered orchid: no sex, no future? *Selbyana* **18**:160-166.
- Tremblay R.L. y Hutchings M.J. 2003. Population dynamics in orchid conservation: a review of analytical methods based on the rare species *Lepanthes eltoroensis*. En: Dixon K.W., Kell S.P. Barrett R.L. y Cribb P.J. Eds. *Orchid Conservation*, pp183-204, Kluwer Academic Press, Perth, Australia.
- Tremblay R.L., Meléndez-Ackerman E. y Kapan D. 2006. Do epiphytic orchids behave as metapopulations? Evidence from colonization, extinction rates and asynchronous population dynamics. *Biological Conservation* **129**:70-81.
- Valverde T. 1995. Metapopulation dynamics of *Primula vulgaris*. PhD dissertation. The Open University, U.K. 197 pp.
- Valverde T. y Silvertown J. 1997a. A metapopulation model for *Primula vulgaris*, a temperate forest understorey herb. *Journal of Ecology* **85**:193-210.
- Valverde T. y Silvertown J. 1997b. An integrated model of demography, patch dynamics, and seed dispersal in a woodland herb, *Primula vulgaris*. *Oikos* **80**:67-77.
- Vandermeer J.H. y Goldberg D.E. 2003. *Population Ecology. First Principles*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Winkler M., Hülber K. y Hietz P. 2007. Population dynamics of epiphytic bromeliads: life strategies and the role of host branches. *Basic and Applied Ecology* **8**:183-196.
- Winkler M., Hülber K. y Hietz P. 2009. Population dynamics of epiphytic orchids in a metapopulation context. *Annals of Botany* **104**:995-1004.
- Yeaton R.I. y Gladstone D.E. 1982. The pattern of colonization of epiphytes on calabash trees (*Crescentia alata* HBK.) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Biotropica* **14**:137-140.
- Zotz G. 1998. Demography of the epiphytic orchid *Dimenandra emerginata*. *Journal of Tropical Ecology* **14**:725-741.
- Zotz G., Laube S. y Schmidt G. 2005. Long-term population dynamics of the epiphytic bromeliad, *Werauhia sanguinolenta*. *Ecography* **28**:806-814.
- Zotz G. y Schmidt G. 2006. Population decline in the epiphytic orchid *Aspasia principissa*. *Biological Conservation* **129**:82-90.

Recibido: 4 de enero del 2010

Aceptado: 24 de marzo del 2010

Apéndice 1. Matrices de proyección poblacional de las nueve poblaciones estudiadas de *Tillandsia recurvata* en Zapotitlán, Puebla. a) 2001-2 y b) 2002-3. La λ que se presenta arriba de cada matriz es la calculada según el método mecanista. Las iniciales w y v representan los vectores de la estructura estable de edades y de los valores reproductivos, respectivamente. El renglón qx se refiere a la mortalidad y N es el tamaño de muestra por categoría. Las iniciales en negritas, arriba de cada matriz son las que identifican a cada población.

a) 2001-2

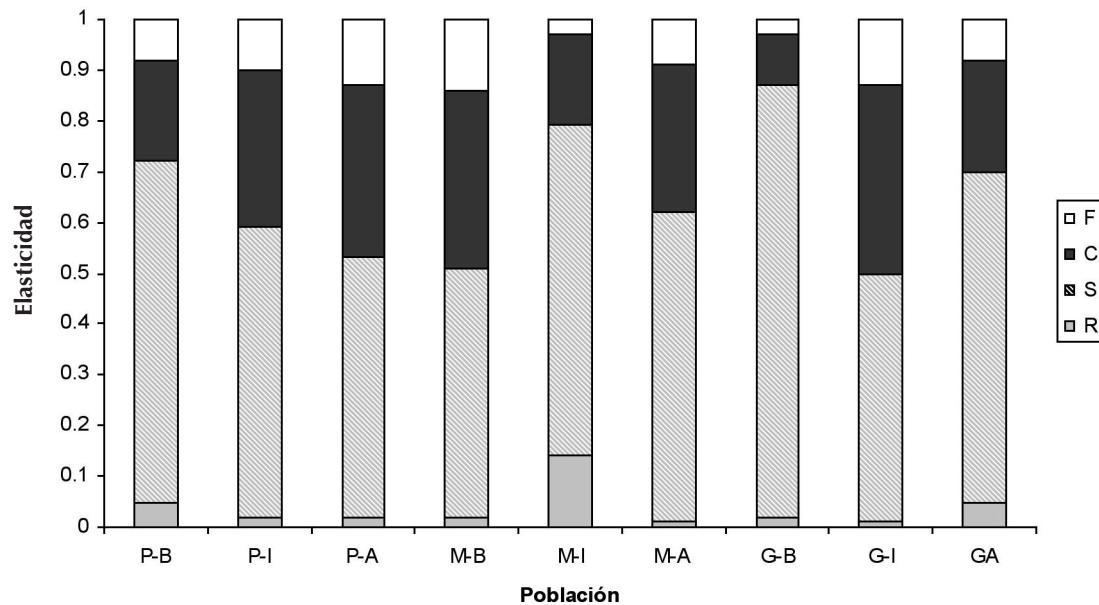
P-B				M-B				G-B										
$\lambda=0.93$				$\lambda=1.23$				$\lambda=0.99$										
Pl	A1	A2	A3	w	v	Pl	A1	A2	A3	w	v	Pl	A1	A2	A3	w	v	
Pl	0.50	0.08	0.66	0.00	0.25	0.50	0.38	0.41	2.39	0.51	0.08	0.64	0.00	0.00	0.11	0.18	0.13	
A1	0.27	0.73	0.11	0.00	0.40	0.33	0.31	0.65	0.00	0.07	0.28	0.19	0.21	0.42	0.19	0.00	0.11	0.21
A2	0.04	0.11	0.44	0.00	0.11	0.42	0.00	0.26	0.53	0.07	0.11	0.30	0.00	0.42	0.63	0.00	0.13	0.29
A3	0.00	0.00	0.22	0.83	0.24	0.004	0.00	0.00	0.42	0.71	0.09	0.43	0.00	0.00	0.19	0.96	0.58	0.36
qx	0.19	0.08	0.22	0.17			0.19	0.04	0.05	0.14			0.14	0.16	0.00	0.04		
N	26	26	9	6			16	23	19	14			14	19	16	23		
P-I				M-I				G-I										
Pl	A1	A2	A3	w	v	Pl	A1	A2	A3	w	v	Pl	A1	A2	A3	w	v	
Pl	0.50	0.02	0.43	3.22	0.52	0.05	0.56	0.10	0.09	0.00	0.18	0.19	0.29	0.00	0.50	4.01	0.43	0.06
A1	0.33	0.62	0.06	0.00	0.28	0.11	0.23	0.69	0.31	0.00	0.45	0.32	0.47	0.61	0.04	0.06	0.34	0.11
A2	0.00	0.24	0.50	0.06	0.10	0.28	0.00	0.21	0.55	0.22	0.28	0.32	0.00	0.27	0.55	0.06	0.15	0.26
A3	0.00	0.00	0.33	0.94	0.11	0.56	0.00	0.02	0.10	0.56	0.09	0.17	0.00	0.00	0.25	0.78	0.08	0.57
qx	0.17	0.12	0.11	0.00			0.18	0.04	0.03	0.22			0.23	0.12	0.12	0.11		
N	40	42	18	16			22	48	29	18			17	59	56	18		
P-A				M-A				G-A										
Pl	A1	A2	A3	w	v	Pl	A1	A2	A3	w	v	Pl	A1	A2	A3	w	v	
Pl	0.65	0.02	1.14	2.95	0.69	0.06	0.49	0.06	0.02	3.63	0.46	0.05	0.48	0.15	0.17	0.86	0.32	0.11
A1	0.13	0.49	0.04	0.00	0.14	0.18	0.36	0.70	0.03	0.00	0.37	0.08	0.30	0.67	0.11	0.00	0.36	0.17
A2	0.01	0.34	0.46	0.06	0.09	0.35	0.00	0.13	0.60	0.04	0.09	0.27	0.03	0.16	0.69	0.08	0.23	0.26
A3	0.00	0.00	0.41	0.73	0.08	0.42	0.00	0.00	0.25	0.86	0.08	0.60	0.00	0.00	0.10	0.75	0.09	0.46
qx	0.21	0.15	0.09	0.19			0.14	0.13	0.10	0.08			0.18	0.11	0.07	0.17		
N	68	64	54	51			85	138	60	50			33	63	71	84		

b) 2002-3

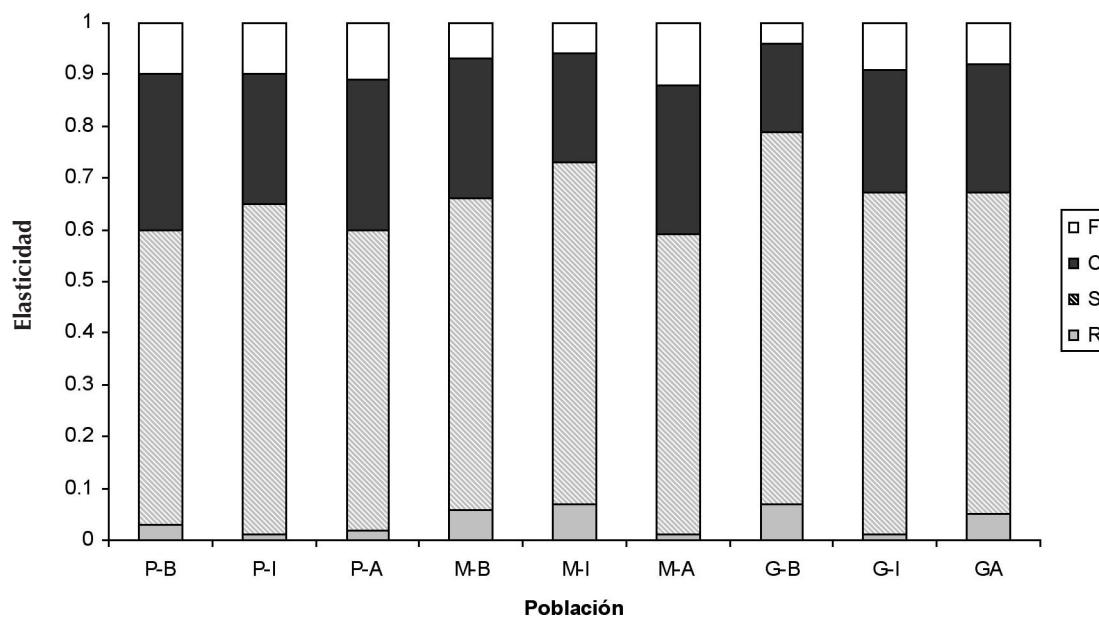
P-B					M-B					G-B								
$\lambda=0.77$			$\lambda=1.08$		$\lambda=1.08$			$\lambda=1.08$		$\lambda=1.09$			$\lambda=1.09$		$\lambda=1.09$			
P1	A1	A2	A3	w	v	P1	A1	A2	A3	w	v	P1	A1	A2	A3	w	v	
P1	0.27	0.04	0.00	0.01	0.46	0.45	0.05	0.00	0.72	0.23	0.13	0.56	0.07	0.00	0.41	0.29	0.09	
A1	0.60	0.56	0.13	0.00	0.20	0.37	0.45	0.77	0.00	0.34	0.18	0.22	0.71	0.17	0.00	0.31	0.17	
A2	0.07	0.37	0.50	0.00	0.27	0.17	0.00	0.18	0.63	0.28	0.25	0.00	0.14	0.50	0.12	0.15	0.30	
A3	0.00	0.00	0.38	0.57	0.51	7E ⁻⁵	0.00	0.00	0.31	0.67	0.18	0.41	0.00	0.00	0.28	0.84	0.26	0.44
qx	0.07	0.04	0.00	0.43			0.09	0.00	0.06	0.06			0.22	0.07	0.06	0.04		
N	15	27	8	7			11	22	16	18			9	14	18	23		
P-I					M-I					G-I					G-A			
$\lambda=1.08$			$\lambda=1.03$		$\lambda=1.03$			$\lambda=1.03$		$\lambda=1.06$			$\lambda=1.06$		$\lambda=1.06$			
P1	A1	A2	A3	w	v	P1	A1	A2	A3	w	v	P1	A1	A2	A3	w	v	
P1	0.51	0.01	0.00	4.32	0.52	0.05	0.40	0.07	0.09	0.18	0.14	0.18	0.33	0.05	0.41	2.48	0.34	0.06
A1	0.12	0.69	0.00	0.03	0.28	0.11	0.47	0.69	0.07	0.30	0.24	0.33	0.77	0.08	0.00	0.39	0.13	
A2	0.02	0.12	0.71	0.06	0.10	0.28	0.00	0.29	0.67	0.14	0.33	0.24	0.00	0.17	0.74	0.11	0.21	0.23
A3	0.00	0.05	0.13	0.77	0.11	0.56	0.00	0.00	0.17	0.79	0.22	0.34	0.00	0.00	0.08	0.82	0.06	0.59
qx	0.35	0.07	0.17	0.13			0.13	0.00	0.10	0.00			0.33	0.06	0.10	0.07		
N	49	42	24	31			15	48	30	14			6	47	50	28		
P-A					M-A					G-A					G-A			
$\lambda=1.19$			$\lambda=1.23$		$\lambda=1.23$			$\lambda=1.23$		$\lambda=1.06$			$\lambda=1.06$		$\lambda=1.06$			
P1	A1	A2	A3	w	v	P1	A1	A2	A3	w	v	P1	A1	A2	A3	w	v	
P1	0.42	0.11	0.20	3.82	0.51	0.05	0.38	0.04	0.13	4.41	0.47	0.05	0.41	0.15	0.04	1.19	0.37	0.08
A1	0.31	0.60	0.04	0.02	0.28	0.11	0.38	0.62	0.09	0.07	0.31	0.10	0.33	0.60	0.11	0.00	0.31	0.15
A2	0.02	0.19	0.65	0.05	0.12	0.23	0.02	0.25	0.55	0.08	0.14	0.23	0.00	0.17	0.62	0.10	0.16	0.28
A3	0.00	0.02	0.18	0.88	0.09	0.62	0.00	0.01	0.22	0.80	0.08	0.62	0.00	0.02	0.22	0.81	0.16	0.49
qx	0.25	0.14	0.14	0.05			0.23	0.08	0.14	0.02			0.26	0.14	0.06	0.09		
N	55	42	41	60			61	130	48	49			23	63	65	69		

Apéndice 2. Valores de elasticidad sumados por proceso demográfico (R= retrogradación a categorías de menor tamaño; S = permanencia en la misma categoría; C = crecimiento a categorías mayores; F = fecundidad) para las nueve poblaciones estudiadas A) en 2001-2 y B) en 2002-3.

A) 2001-2



B) 2002-3



Apéndice 3. Ejemplos del cálculo de la fecundidad por el método empírico y por el método mecanicista.

Método empírico:

Las entradas de fecundidad (F_{ij}) de cada matriz se calcularon a partir del número de plántulas recién emergidas observadas durante cada muestreo en cada población. Se asumió que estas plántulas provinieron de la reproducción previa de los individuos adultos de cada población. Así, a cada categoría adulta se le asignó una proporción de las plántulas emergidas según el esfuerzo reproductivo proporcional (medido en número de inflorescencias) realizado por los individuos de esa categoría.

La ecuación que resume este proceso es la siguiente:

$$F_{ij} = (c_j \times p) / N_j$$

donde F_{ij} es la fecundidad de los individuos de la categoría j , c_j es una medida del esfuerzo reproductivo proporcional realizado por los individuos de la categoría j (i.e., el número estimado de semillas producidas por los individuos de la categoría j dividido entre el número total de inflorescencias producidas en la población - ver Cuadro A3-1), p es el número de plántulas emergidas observadas en la población ese año; y N_j es el número inicial de individuos en la categoría j . En las poblaciones en las que no se encontraron plántulas, los valores de fecundidad fueron de cero.

Cuadro A3-1. Elementos tomados en cuenta para el cálculo de las entradas de fecundidad utilizando el enfoque empírico para la población P-M en 2001-2. Los datos observados están en **negritas**, y los valores de fecundidad que se incorporaron en la matriz correspondiente están en *italicas*.

	Categorías de tamaño				
	Plántulas	Adultos 1	Adultos 2	Adultos 3	Total
No. de individuos por categoría	40	42	18	16	116
No. de inflorescencias por categoría	0	0	3	20	23
Proporción del esfuerzo reproductivo por categoría	0	0	0.13	0.87	1.0
Plántulas emergidas en esta población en t+1	0	0	3.64	24.34	28
Fecundidad promedio por categoría	0	0	0.202	1.52	

Método mecanicista:

Este método consideró el número de semillas producidas por los individuos de cada categoría, así como la probabilidad de germinación de las semillas y de emergencia de plántulas en condiciones naturales. Se multiplicó el número estimado de semillas por fruto (57.62 semillas) por el número de frutos producidos por los individuos de cada categoría para obtener el número estimado de semillas por categoría. Este número de semillas se dividió entre el número de individuos por categoría (N_j) para obtener el número estimado de semillas por individuo, el cual se multiplicó por 0.044 para obtener la fecundidad (pues el 4.4% de las semillas germinan para convertirse en plántulas, según los resultados de Hernández-Rosas 2003). Este procedimiento se demuestra en la Cuadro A3-2.

Cuadro A3-2. Procedimiento utilizado para calcular las entradas de fecundidad utilizando el enfoque mecanicista para la población P-M en 2001-2. Los datos observados están en **negritas**, y los valores de fecundidad que se incorporaron en la matriz correspondiente están en *italicas*.

	Categorías de tamaño				
	Plántulas	Adultos 1	Adultos 2	Adultos 3	Total
No. de individuos por categoría	40	42	18	16	116
No. de inflorescencias por categoría en 2001	0	0	3	20	23
No. de semillas por categoría	0	0	174	1160	1334
No. de semillas por individuo	0	0	9.66	72.5	
Fecundidad promedio por categoría (no. de plántulas que se esperaría observar en 2002, por individuo adulto)	0	0	0.429	3.219	