



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
ESCUELA NACIONAL DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
SECCIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO E INVESTIGACIÓN

ESTRUCTURA Y DINÁMICA POBLACIONAL DE
Pinus montezumae Lamb. EN UN BOSQUE EN
LA ZONA DE MILPA ALTA, D. F.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO
EN CIENCIAS EN ECOLOGÍA

PRESENTA

BIÓL. JORGE LUIS GAMA OROZCO

DIRECTOR

Dr. CARLOS FABIÁN VARGAS MENDOZA



México, D. F. 2009.

El presente trabajo se realizó en el Laboratorio de Variación Biológica y Evolución de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional, bajo la dirección del Dr. Carlos Fabián Vargas Mendoza.

La presente investigación contó con apoyo parcial de Fomento de Investigación y Cultura Superior (FICSAC-UIA), en el “Programa de Apoyo para la Obtención de Grados de Prestadores de Servicios Profesionales Docentes” en la Universidad Iberoamericana A.C. Ciudad de México, en el periodo primavera-otoño 2009.

La presente investigación contó con apoyo parcial del Instituto de Ciencia y Tecnología del Distrito Federal por medio de un Proyecto de Investigación con clave SIP/DF/2007/095.

RESUMEN

Se llevó a cabo un estudio demográfico en un bosque de pino-encino, en el límite sur del Valle de México, en la Delegación Milpa Alta, Distrito Federal, en terrenos del CICS-IPN, en un bosque maduro, no sujeto a aprovechamiento. Se hicieron dos censos, espaciados entre 9 y 14 años; se tomaron medidas del diámetro a la altura del pecho (DAP), muestras del número de conos y semillas presentes en los árboles para estimar la fecundidad, así como el estado fitosanitario de los árboles con relación al ataque por descortezadores.

Con los datos obtenidos se construyó una tabla de distribución de frecuencias con valores de DAP y se estimó la edad y la estructura de la población. Los resultados arrojaron que la estructura de edades muestra que hay mayor número de individuos jóvenes, pero los adultos representan la clase dominante. La edad de los árboles que va desde 2 hasta 106 años y los valores de DAP de 1.2 hasta 87 cm. Se determinaron las probabilidades de mortalidad y sobrevivencia de los individuos. Se construyó una matriz de transiciones y se determinó la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (λ), la matriz de sensibilidad y elasticidad con el software PopTools. Se obtuvo un valor de $\lambda=1.445$, lo cual indica que la población está en crecimiento. El análisis de elasticidad y sensibilidad arrojó que entre las categorías de jóvenes y adultos, es decir el paso entre las categorías C1 y C2 son las que mayor impacto tienen en la estructura, crecimiento y estabilidad de la población. Se hicieron simulaciones para estimar el crecimiento de la población bajo diferentes condiciones de ataque por descortezadores mediante el programa RAMAS Ecolab y también bajo condiciones de competencia. El resultado de la simulación con 8 árboles afectados por descortezadores, mostró que la población se mantiene estable; con las simulaciones realizadas considerando un ataque de 80 árboles afectados por descortezadores, la población presenta fluctuaciones, pero regresa a la estabilidad después de un tiempo y con un ataque de 800 árboles afectados, como podría ser una infestación, la población decae hasta desaparecer después de varias generaciones. Las simulaciones considerando competencia, indicaron que ésta recrudescer las consecuencias de la presencia de descortezadores. La cantidad de descortezadores presente en el bosque, se encuentra en cantidades que en este momento no representan peligro para la estabilidad del mismo; sin embargo, éstos insectos pueden salirse de control con variaciones en las condiciones climáticas, de la población de insectos o del bosque mismo, por lo que pueden incrementar su número y poner en riesgo la estabilidad y permanencia de la población en estudio.

ABSTRACT

A tree demographic research was conducted at a oak-pine forest located at the southern edge of the Mexico City's valley in Milpa Alta County, Distrito Federal in an area designed as tree sanctuary belonging to the CICS-IPN which is an aged forest not subjected to forestry. A census was conducted in *Pinus montezumae* Lamb. trees, twice in a span of 9 and 14 years in which DBH ("diameter at breast height ") measurements were taken and samples of cones and seeds present in trees were collected to estimate fertility and health conditions of tree population in correlation to bark beetles attacks. A frequency distribution chart of DBH values was created with the data obtained to estimate age and structure of tree population. The results showed a substantial increase within the young tree population, although adult trees form the dominant majority according to their base area measurements as represented in other pine forests. That tree population has trees the range in age from 2 to 106 years old and DBH values from 1.2 to 87 cm in size; also, with this research the probability of mortality and survival of trees was determined. A progression matrix was elaborated using PopTools software, the intrinsic growth rate amongst tree population was $\lambda = 1.445$ which indicates that tree population is increased. The elasticity and sensibility analysis indicates the transition from C1 to C2 categories has the greatest impact in terms of structure, growth and stability within tree population. Various simulations were performed to estimate tree population growth under different stress conditions of bark beetles attacks and under competency conditions using RAMAS Ecolab software. The simulation results of these bark beetles attacks in the field indicate tree population maintained stability considering a moderate amount of bark beetles was used, tree population show fluctuations, however it goes back to a stable condition after some time. With a massive attack as it occurs during a real infestation, tree population will decay until becoming extinct after a few generations. Simulations results in regards to competency indicate that consequences to the presence of bark beetles are worsened. The amount of bark beetles currently present among the tree population is low enough not to represent a hazard to the health stability of the forest; nevertheless, the bark beetle population could grow out of control depending on climate changes, reproductive variations amongst the bark beetle colony or other variations within the forest itself. Therefore, if bark beetle population is not closely monitored it could easily turn into an infestation which could threaten and place in high risk the stability and existence of the tree population in our study.

ÍNDICE

	Página
INTRODUCCIÓN	1
A) El bosque de <i>Pinus</i>	1
B) Insectos descortezadores de pinos	4
C) Modelos en biología	5
ANTECEDENTES	6
A) Dinámica de poblaciones vegetales	8
<i>i) Biología de poblaciones</i>	8
<i>ii) Demografía</i>	11
<i>iii) Demografía en Pinos</i>	15
<i>iv) Modelo parásito-huésped</i>	16
<i>v) Ejemplos del efectos demográficos de los depredadores sobre árboles de pino</i>	16
B) Modelos y simulaciones.	17
OBJETIVOS	19
ESPECIE Y SITIO DE ESTUDIO	20
A) Descripción de <i>Pinus montezumae</i> Lamb	20
B) Descripción de la zona de estudio	20
METODOLOGÍA	23
A) Medidas dasonómicas	23
<i>i) Censos y Trabajo de Campo</i>	23
<i>ii) Fecundidad</i>	24
B) Tabla de vida	24
C) Modelo y proyección matricial	25
D) Escenarios poblacionales	26
<i>i) Construcción de escenarios bajo diferente intensidad de ataque por descortezadores</i>	26
RESULTADOS	30
A) Medidas dasonómicas	30
B) Tabla de vida	30
C) Modelo y proyección matricial	34
D) Escenarios poblacionales	36
DISCUSIÓN	42
A) Medidas dasonómicas y tabla de vida	42
B) Modelo y Proyección Matricial	45
C) Escenarios poblacionales	47
CONCLUSIONES	51
ESTUDIOS A FUTURO	52
GLOSARIO	54
LITERATURA CITADA	55

LISTA DE TABLAS

		Página
Tabla 1	Simulación de los diferentes escenarios para la población de <i>P. montezumae</i> por ataque de descortezadores y por competencia intraespecífica.	29
Tabla 2	Edades de <i>P. montezumae</i> registradas en la zona de estudio.	31
Tabla 3	Crecimiento promedio del DAP en <i>P. montezumae</i> en la zona de estudio.	32
Tabla 4	Tabla de distribución de frecuencias por categorías de tallas, sobrevivencia y fecundidad, para <i>P. montezumae</i> .	33
Tabla 5	Tabla de vida para <i>P. montezumae</i> , incluye fecundidad, sobrevivencia, mortalidad.	33
Tabla 6	Matriz de Leslie para la población de <i>P. montezumae</i> .	34
Tabla 7	Autovectores y autovalores obtenidos a partir de la Matriz de Leslie para <i>P. montezumae</i> . Se muestran las 6 categorías establecidas para la población, los autovectores, autovalores y el valor reproductivo.	35
Tabla 8	Matriz de sensibilidad para <i>P. montezumae</i> .	35
Tabla 9	Matriz de elasticidad para <i>P. montezumae</i> .	35

LISTA DE FIGURAS

	Página	
Figura A-1	Gráfica de ciclo de vida con cuatro clases de edad; 1 es el banco de semillas, l_x y m_x son respectivamente las tasas de supervivencia y la fecundidad para cada edad, respectivamente y las flechas indican las transiciones (Adaptado de Caswell, 1989).	10
Figura M-1	Localización de la zona de estudio, en los límites de la Delegación Milpa Alta, Distrito Federal, con el Municipio de Juchitepec, Estado de México, en terrenos del CICS-IPN (CICITEC IPN). (Tomado de: www.madystore.com/images/G_SELL_MEX.jpg , www.sedesol.gob.mx y Aerofoto S.A. de C.V.).	22
Figura M-2	Gráfica de ciclo de vida para <i>P. montezumae</i> . Las flechas indican las probabilidades de un individuo de mantenerse en la misma categoría o pasar a las siguientes categorías.	26
Figura M-3	Principales categorías de DAP atacadas por los descortezadores en la zona de estudio (modificado de González y Camacho, 1990)	27
Figura R-1	Curva de crecimiento poblacional para <i>P. montezumae</i> , se muestra un crecimiento estable, sin considerar el ataque por descortezadores (modelo “ <i>ceiling</i> ” o logístico, en el programa). En la gráfica se muestra ya la estabilidad de la población.	36
Figura R-2	Simulaciones sobre el desarrollo de la población de <i>P. montezumae</i> , con el modelo logístico; las simulaciones 2 a 6 fueron considerando el ataque de descortezadores sobre lo observado en el campo (8 árboles plagados de un total de 5000) en las diferentes categorías; la simulación 7 es con 80 árboles plagados en todas las categorías y de la simulación 8 a la 11 es con ataque masivo de 800 árboles plagados en las diferentes categorías. (Ver tabla 1)	38
Figura R-3	. Simulaciones sobre el desarrollo de la población de <i>P. montezumae</i> , con los modelos <i>contest</i> y <i>scramble</i> , que son densodependientes, la simulación 12 y 13 corresponden a sólo el efecto de la competencia intraespecífica de cada uno de esos modelos; de las simulaciones 14 y 15 corresponden al modelo <i>contest</i> con ataque de los descortezadores en todas las categorías a diferente intensidad (Ver tabla 1).	40
Figura R-4.	Se presentan las categorías de tallas y la cantidad de individuos de <i>P. montezumae</i> en la zona de estudio.	33
Figura R-5	Gráfica de fecundidad en las categorías de la población de <i>P. montezumae</i> en la zona de estudio.	45
Figura D-1	Curva hipotética de un equilibrio poblacional dual. Las poblaciones de insectos normalmente se encuentran en un punto estable entre las dos flechas K. Sin embargo, un estímulo externo de perturbación puede hacer brincar a la población hacia K1 y de ahí incrementar la población de forma descontrolada (Tomado de Raffa <i>et al.</i> , 2005).	49

INTRODUCCIÓN

Los bosques de coníferas, tan frecuentes en las zonas de clima templado y frío en el hemisferio boreal, también caracterizan muchos sectores del territorio de México, donde presentan amplia variedad florística y ecológica (Rzedowski, 1978). Si bien, algunos parecen representar comunidades secundarias, que se mantienen como tales debido al disturbio causado por el hombre, otros corresponden a la fase clímax y al parecer han existido en México desde hace millones de años (Rzedowski, 1978). Según Flores *et al.* (1971) los bosques de coníferas ocupan cerca del 15 % del territorio nacional y de éstos más del 90 % corresponden a bosques de pino o de pino y encino.

Los pinos son muy importantes y frecuentemente componentes dominantes de la vegetación de una gran extensión de bosques en el Hemisferio Norte. Tienen gran importancia económica por la utilización de la pulpa para fabricar papel, los frutos, las resinas, la madera y otros productos (Richardson, 1998). Los pinos influyen en los ecosistemas de muchas maneras; afectan los ciclos biogeoquímicos, hidrológicos, regímenes de fuego y proveen alimento y crean hábitat para animales; determinan de manera importante el régimen climático a nivel regional y global (Richardson, 1998).

A) El bosque de *Pinus*

De acuerdo a Critchfield y Little, (1966), existen en México 35 especies de *Pinus*, aunque otros autores como Martínez (1948), reconoce 39 especies, 18 variedades y 9 formas; Look (1950) cita 53 especies, variedades y formas, en tanto que Eguiluz Piedra (1988) reconoce 69 taxa, entre especies, subespecies y variedades, de un total de 111 especies de *Pinus* en el mundo, (Richardson, 1998); y en trabajos mas recientes el número de especies y

subespecies ha seguido cambiando (Price *et al.*, 1987; Farjon y Styles, 1997; Earle, 2006). Esto nos muestra las dificultades que existen en la taxonomía de este grupo.

La gran mayoría de los pinos mexicanos poseen una distribución geográfica restringida al territorio nacional y a algunas áreas vecinas en donde todos constituyen elementos dominantes o codominantes en la vegetación actual (Rzedowski, 1978). Aunque la mayoría de las especies mexicanas de *Pinus* poseen afinidades por climas templados a fríos y semihúmedos hasta suelos ácidos, también se les llega a encontrar en lugares semiáridos, cálidos y hasta en suelos alcalinos, donde generalmente, se encuentran formando mosaicos con bosques de *Quercus* o *Abies*. (Rzedowski, 1978). La mayoría de la masa forestal de pinos mexicanos se desarrolla entre los 1500 y los 3000 m snm., normalmente sobre suelos de origen volcánico, de color café o rojizo, de texturas arcillosas a livianas, de tipo podsólicos o forestales de montaña, con horizontes de humus de 10 a 30 cm. y el suelo se encuentra siempre cubierto de hojas secas de pino (Rzedowski, 1978).

Según un estudio de la FAO (FRA, 2005) sobre la dinámica del cambio de la vegetación en México (usando datos de INEGI, 1993 y 2002), existen cerca de 34,000,000 ha (15% de la superficie total del país), que se han deforestado a una tasa de 1,500,000 ha/año para 1975; a una tasa de 242,000 hectáreas por año para el 1992 (FRA, 2005).

La influencia del hombre sobre la distribución geográfica y la composición florística de los pinares en México sigue siendo considerable (FRA, 2005); la explotación forestal inadecuada, clandestina, que produce desmontes con fines de ampliación de zonas agrícolas, ganaderas y habitacionales constituyen factores que restan superficie a los bosques y modifican la composición de lo que queda; el pastoreo y el uso del fuego como instrumento de manejo de los pastos ejercen una fuerte influencia sobre los pinares más que cualquier otro factor de disturbio (Rzedowski, 1978). A pesar de que se trata de un aspecto

de fundamental interés práctico y económico, se carece casi por completo de investigaciones encaminadas a conocer la dinámica de la vegetación en áreas de pinares mexicanos. (Rzedowski, 1978).

Dentro de la riqueza forestal de México los pinares constituyen un recurso de primera importancia por la demanda de su madera, por la facilidad de explotación, por la relativa rapidez de crecimiento de muchas de sus especies y sobre todo por la extensa área de distribución y buen desarrollo que presentan estos bosques en el país; entre las especies más explotadas están *P. arizonica*, *P. engelmannii*, *P. montezumae*, *P. pseudostrobus*, *P. ayacahuite*, *P. cooperi*, y *P. durangensis* (Rzedowski, 1978).

Como se muestra del listado anterior, *Pinus montezumae* Lamb. se considera una especie maderable de gran importancia económica (Calderón *et. al.*, 2006), se utiliza en la fabricación de triplay, celulosa, papel, cajas de empaque, puntales para mina, postes para cableados, ebanistería, duela y en la industria constructora, además de ser una especie resinera importante (Eguiluz Piedra, 1988). La especie se ha utilizado en la recuperación de suelos degradados y se recomienda para plantaciones ornamentales (Eguiluz Piedra, 1988).

Por la gran importancia económica y ecológica de *P. montezumae*, resulta necesario realizar investigaciones enfocadas a la aplicación de estudios ambientales que ayuden a llevar a cabo un manejo adecuado para la preservación y explotación de la especie (Calderón *et. al.*, 2006). Por todo lo anterior, centraremos el estudio precisamente en esta especie.

B) Insectos descortezadores de pinos

Además de la acción humana, hay otros factores que afectan el estado de los bosques de pino en México, algunos de los más importantes son los ataques por insectos descortezadores (Zúñiga *et al.*, 1999; Salinas-Moreno *et al.*, 2004).

El gorgojo del pino es un insecto descortezador que ataca los pinares (Billings, *et al.*, 1996). Entre las diferentes especies de escarabajos del pino en Centroamérica, una de las más destructivas es *Dendroctonus frontalis*, en México *D. mexicanus* es la especie causante del mayor número de daños (Billings *et al.*, 1996). Se ha visto que los ataques en pinos pueden ocurrir más frecuentemente en árboles debilitados por rayos, fuegos, alta densidad del rodal u otras causas. Una vez que tienen de 30 a 50 pinos infestados, los brotes son capaces de crecer rápidamente si no se aplica ningún control (estudioagroforestal.com.ar). Bajo estas condiciones de plaga, los gorgojos pueden matar hasta pinos sanos en bosques ralos. Las crías del escarabajo se desarrollan dentro de la corteza de los árboles, cumpliendo el ciclo de vida en 4 a 6 semanas (dependiendo de la especie). Al emerger del árbol, los adultos nuevos vuelan en búsqueda de un hospedante nuevo y solamente sobreviven unos pocos días fuera del árbol. (estudioagroforestal.com.ar).

Como ya se mencionó, en México una de las principales especies de descortezadores es *Dendroctonus mexicanus* (Coleoptera: Scolytidae), que está afectando más de 2300 hectáreas de bosque en la cuenca de Zirahuén, en Michoacán (Sáenz, 2004).

Existe ya un programa que se denomina "modelo de protección del descortezador" y se realiza en coordinación con la CONAFOR, INIFAP y el Colegio de Postgraduados. Su

objetivo es proteger el bosque de esta plaga, que afecta principalmente a los pinos y que origina fuertes pérdidas económicas a los propietarios de zonas boscosas (Sáenz, 2004). La utilización de los recursos naturales, y en particular los forestales deben ser manejados de manera racional, de manera sustentable, es decir aprovechar el recurso desde el punto de vista económico, pero sin poner en peligro la estabilidad del ecosistema ni la continuidad del mismo. Para ello se hace necesario el que haya estudios de dinámica poblacional de los recursos forestales, para conocerlos mejor y se puedan hacer sugerencias adecuadas para su manejo (Sáenz, 2004).

C) Modelos en biología

Una manera frecuente para utilizar modelos de aprovechamiento forestal ha sido mediante la simulación del desarrollo de cohortes dentro de una estructura poblacional establecida según el tamaño de los individuos (Cohen, 2003); la utilización de un modelo de una población forestal, al incorporar datos cuantitativos, puede servir para hacer una proyección en el tiempo que simule el efecto sobre la especie de la variación de uno o más de los componentes del sistema modelado (Cohen, 2003).

ANTECEDENTES

La expansión de las angiospermas con el consecuente declive de las gimnospermas fue uno de los más importantes procesos fitogeográficos en la historia de la tierra (Stewart, 1983). Las angiospermas iniciaron en el Cretácico Temprano (120 millones de años atrás) y actualmente cuentan con unas 250 000 a 300 000 especies. Las Gimnospermas iniciaron en el Devónico Medio (hace unos 365 millones de años) pero nunca han alcanzado más de unas 4000 especies (Fuller *et. al.*, 1974; Margulis y Schwartz, 1982; Stewart y Rothwell, 1993; Carrión y Cabezudo, 2003). Las Pináceas evolucionaron en el Jurásico Medio y el género *Pinus* evolucionó en el Cretácico Inferior (Stewart, 1983).

Para el final del Mesozoico, los pinos ya se habían diversificado en dos grandes grupos: *Strobus* y *Pinus*, y ya habían migrado a latitudes medias del Hemisferio Norte del supercontinente Laurasia (Mirov, 1967). Grandes cambios del ambiente en el Cretácico Temprano (entre 130 y 90 millones de años atrás) llevaron a una rápida dispersión y diversificación de las angiospermas a lo largo de las latitudes medias, iniciando profundos cambios en los ecosistemas terrestres (Mirov, 1967). De esta manera al diversificarse y expandirse las angiospermas, empezaron a reemplazar a las otrora dominantes gimnospermas; quedando éstas reducidas a pequeños refugios fríos y secos, en zonas cercanas a latitudes polares y medias, generalmente asociadas a cadenas montañosas; estos hábitats han permanecido como el principal dominio de las gimnospermas (Richardson, 1998). La dispersión y desplazamiento de las gimnospermas las llevó a la diversificación de los grupos existentes en la actualidad; las glaciaciones que se presentaron a lo largo del Cenozoico fueron el factor determinante para la expansión en los taxa actuales, existiendo dos grandes centros de diversificación, en México y en el Noreste de Asia (Richardson,

1998). Entre los factores que contribuyeron a la rápida migración e incremento de las poblaciones de pinos en el Holoceno están: Una abundante producción de semillas por individuos jóvenes, la habilidad para restablecer rápidamente nuevos individuos en sitios expuestos después de un disturbio, mecanismos efectivos de dispersión de semillas a gran distancia, un sistema de apareamiento que permitió la reproducción aún en individuos aislados, una serie de rasgos que le confirieron a los pinos una gran capacidad de resiliencia en grandes zonas sujetas a disturbios y la habilidad de colonizar sitios pobres en nutrientes, los cual las llevó a una gran capacidad de invadir nuevos espacios y diversificarse aún bajo condiciones difíciles (Richardson, 1998).

La diversidad actual de las coníferas comprende 8 familias, 68 géneros, 629 especies y alrededor de 176 taxa intraespecíficos (Farjon, 1998). Una gran proporción de las coníferas existentes, se encuentran en el Hemisferio Norte: Siete familias y alrededor del 70 % de los géneros y especies (Farjon, 1998). Una de las familias mas importantes es la de las Pináceas la cual incluye el género *Pinus* (Farjon, 1998).

Los bosques de coníferas tienen tasas relativamente bajas de ganancia de carbón por unidad de hoja comparados con bosques deciduos y bajos valores de índice de área foliar (Nebel y Matile, 1992). Retienen sus hojas por varios años y tienen un arreglo que les permite una máxima irradiación con ese follaje. A pesar de los valores bajos del índice de área foliar, los pinos son más efectivos colonizadores que otras coníferas en un proceso de sucesión debido a que alcanzan más rápido el dosel por su follaje; son también más eficientes que los árboles deciduos (Nebel y Matile, 1992; Reich *et al.*, 1995).

Los pinos se pueden como un grupo que ha invadido muchos tipos de ecosistemas, desde los fríos y secos, hasta los cálido-húmedos (Mirov, 1967), con un gran predominio en zonas templadas y montañosas del Hemisferio Norte; y presentan gran capacidad de

invasión de terrenos sujetos a perturbaciones hechas por el hombre (Musálem y Martínez, 2003), algunos se ven fuertemente favorecidos por el fuego y otros han desarrollado la capacidad de dispersar sus semillas gracias a animales, sobre todo aquellos que sus semillas carecen de alas para la dispersión por el viento (Richardson, 1998).

A) Dinámica de poblaciones vegetales

i) Biología de poblaciones

Una población es un conjunto de individuos de la misma especie viviendo en la misma área (Silvertown y Doust, 1993). La población tiene varios tipos de estructura, una de ellas es la estructura genética, la cual describe las frecuencias génicas y genotípicas; otra es la estructura espacial, la que describe la variación en densidad de la población. En términos ecológicos también existe la estructura de edades que describe el número relativo de jóvenes y viejos en la población, así como también la estructura por talla, que describe el número de individuos grandes y pequeños, por tamaño. (Silvertown y Doust, 1993).

La biología de poblaciones intenta explicar el origen de estos diferentes tipos de estructuras, para entender como se influyen entre sí y cómo y por qué cambian en el tiempo (Silvertown y Doust, 1993). Los cambios en el número de individuos en el tiempo es el objetivo de la dinámica poblacional, la cual resume el resultado—de los procesos de nacimiento, muerte, inmigración y emigración (Caswell, 1989; Silvertown y Doust, 1993).

La población crece cuando la incorporación de nuevos individuos es mayor que el número de muertes y disminuye cuando la mortalidad supera al número de nacimientos (Cohen, 2003). La estabilidad de la población se alcanza cuando la tasa de nacimientos está equilibrada con la tasa de muertes (Caswell, 1989).

Cuando las condiciones son adecuadas y los recursos están disponibles para una población, ésta podrá crecer exponencialmente, aunque con el tiempo la tasa de crecimiento poblacional se hace lenta y eventualmente alcanzará un tamaño máximo llamado capacidad de carga (Watkinson, 1997). La tasa de crecimiento está regulada y limitada por la disponibilidad de recursos (Watkinson, 1997). En poblaciones naturales de plantas son varios los factores, como polinizadores, herbívoros, enfermedades y plagas, dispersión de semillas por animales, suelo, clima, densidad de la misma población y competencia por otras especies (Caswell, 1989; Silvertown y Doust, 1993).

La probabilidad de un individuo de morir o reproducirse frecuentemente está relacionada con su edad, de tal manera que la estructura de edades de una población determina lo que puede suceder con ésta en un futuro (Caswell, 1989). La proporción de jóvenes es un indicio de su posible futuro, pero esto depende también de la probabilidad de los jóvenes de sobrevivir hasta el estado adulto. Esta información es convencionalmente resumida en una tabla de vida (Silvertown y Doust, 1993). Las tablas de vida fueron creadas originalmente para estudiar las poblaciones humanas y usadas por actuarios para calcular el riesgo para seguros de vida de sus clientes (Hutchinson, 1978). De hecho las tablas de vida fueron introducidas en biología de poblaciones vegetales siguiendo su uso para poblaciones animales, pero por muchas razones son inapropiadas por las peculiaridades de las plantas. La tasa de crecimiento de las plantas es altamente dependiente del ambiente y por lo tanto, muy variable, por lo que las tablas de vida no son la mejor forma de mostrar la estructura de una población vegetal (Silvertown y Doust, 1993).

Una alternativa simple para las tablas de vida que usan la edad o el estadio de la planta para clasificar a los individuos en la población es la gráfica de ciclo de vida. Cada

clase de edad o estadio en el ciclo de vida es representado por un nodo y transiciones entre los nodos son mostrados por flechas que los unen (Caswell, 1989). Tasas de transición apropiadas entre los estadios y la producción de semillas se obtienen de estudios de campo (Silvertown y Doust, 1993). Fig. A-1.

A continuación se muestra un ejemplo de una gráfica de ciclo de vida con cuatro clases de edad.

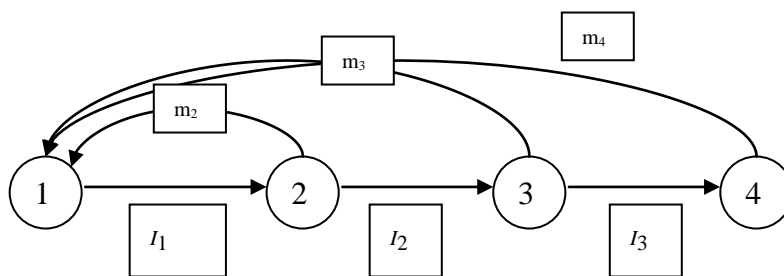


FIG. A-1 Gráfica de ciclo de vida con cuatro clases de edad; 1 es el banco de semillas, l_x y m_x son respectivamente las tasas de supervivencia y la fecundidad para cada edad, respectivamente y las flechas indican las transiciones (Adaptado de Caswell, 1989).

El ciclo de vida de una planta describe cómo vive, alcanza su talla adulta, se reproduce y finalmente cómo se desarrolla un individuo en una población determinada en un tiempo determinado (Caswell, 1989).

ii) Demografía

La esencia de la biología de poblaciones está dada por una simple ecuación que relaciona el número de individuos por unidad de área N_t a un tiempo t comparado con el número de individuos un periodo de tiempo posterior N_{t+1} (por ejemplo un año):

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E \quad \text{Ecuación 2.1}$$

donde B es el número de nacimientos, D es el número de muertes, I y E son respectivamente inmigrantes y emigrantes en la población. B, D, I y E, son conocidos como parámetros demográficos y son los principales en la biología de poblaciones (Caswell, 1989); y podemos definirlos como sigue:

$$B = B/N_t \quad D = D/N_t \quad E = E/N_t \quad I = I/N_t$$

La dinámica de una población puede ser resumida por la relación N_{t+1}/N_t , la cual se conoce como tasa intrínseca de crecimiento poblacional ($\lambda = \text{lambda}$) (Silvertown Silvertown y Doust, 1993). El balance entre los dos parámetros demográficos con incremento N_t (B y I) y los de decremento (D y E) determinan que la población permanezca estable ($N_{t+1} = N_t$ y $\lambda = 1$), se incremente ($N_{t+1} > N_t$, $\lambda > 1$) o decrezca ($N_{t+1} < N_t$, $\lambda < 1$) (Silvertown y Doust, 1993).

Usando estas definiciones la ecuación 2.1 puede reescribirse:

$$N_{t+1} = N_t (1 + B - D + I - E) \quad \text{Ecuación 2.2}$$

Dividiendo ambos lados de la ecuación 2.2 entre N_t y recordando que $\lambda = N_{t+1}/N_t$ podemos encontrar que:

$$\lambda = 1 + B - D + I - E \quad \text{Ecuación 2.3}$$

Cuando $B + I > D + E$ la población se multiplica por λ cada año. Este crecimiento es exponencial. Para calcular N después de x años para una población que empieza con N_t individuos, podemos usar la ecuación que describe el incremento exponencial:

$$N_{t+x} = N_t e^{rx} \quad \text{Ecuación 2.4}$$

Donde e es la base de los logaritmos naturales y r es la tasa intrínseca de crecimiento natural de la población. En sentido estricto el término “intrínseco”, no lo es tanto, ya que está condicionado por todas las variables ecológicas que alteran B , D , E , I ; si consideramos $x = 1$ y dividimos ambos miembros de la ecuación 2.4 entre N_t y expresamos el resultado en términos de los logaritmos naturales, tenemos:

$$\ln \lambda = r \quad \text{Ecuación 2.5}$$

Algunas veces es más útil medir el cambio en N_t a lo largo de una generación más que de un año a otro. Una generación se define como el promedio de tiempo τ (tau) entre que una madre se reproduce y su hija hace lo mismo (Caswell, 1989). Así, la tasa de incremento poblacional sobre una generación es llamada tasa reproductiva neta (R_o) y es:

$$R_o = N_{t+\tau}/N_t \quad \text{Ecuación 2.6}$$

Dado que R_o es medido sobre τ años, la tasa anual de incremento está dada por R_o raíz de τ :

$$\lambda = R_o^{1/\tau} \quad \text{Ecuación 2.7}$$

R_o puede ser también calculado de una tabla de vida usando la fórmula:

$$R_o = \sum l_x m_x \quad \text{Ecuación 2.8}$$

Donde l_x y m_x son respectivamente las tasas de supervivencia y la fecundidad para cada edad.

No es fácil que las poblaciones se incrementen exponencialmente por mucho tiempo, valores de r o de λ significativamente grandes llevan a la población a incrementarse

rápidamente, pero esto después es frenado por la poca disponibilidad de recursos en el ambiente, generalmente las especies que lo hacen es cuando invaden nuevos hábitats después de alguna perturbación (Caswell, 1989; Silvertown y Doust, 1993; Cohen, 2003).

El análisis del ciclo de vida, estimado en términos de la tasa de crecimiento poblacional (λ) a los cambios de los elementos considerados en la matriz de transición (la gráfica de ciclo de vida), aporta el conocimiento sobre qué parte del ciclo de vida está bajo mayor presión de selección. Desde el punto de vista del manejo, nos indican que partes del ciclo de vida deben ser enfatizadas en conservación o control de plagas (Ebert, 1999; Cohen, 2003). El cambio en λ con cambio en a_i , es $d(\lambda)/d(a_i)$, lo cual es la derivada parcial de λ con respecto a a_i y es llamada la sensibilidad de λ a los cambios en a_i (Caswell, 1989; Ebert, 1999).

Diferentes elementos a_i , del ciclo de vida muestran las probabilidades de sobrevivencia de la edad específica (p_x) y su fecundidad (m_x), es decir, como cada etapa contribuye diferencialmente a la tasa de crecimiento de la población (λ). Estas contribuciones diferenciales pueden ser medidas como la sensibilidad proporcional o “elasticidad”, que tiene una ventaja sobre la sensibilidad dada por $d(\lambda)/d(a_i)$, debido a que los elementos a_i tienen diferentes unidades (Caswell, 1989). Todos los valores p_x son probabilidades y así no pueden exceder el valor de 1, pero las fecundidades, m_x , no están ligadas a 1 y pueden ser mucho más grandes (Caswell, 1989). La elasticidad se define como:

$$e_i = d(\ln \lambda)/d(a_i)$$

$$e_i = a_i/\lambda * d(\lambda)/d(a_i)$$

Las semillas, en las especies de plantas que se reproducen sexualmente, son el primer estadio y su sobrevivencia y emergencia suelen tener especial relevancia sobre el tamaño de la población total. La viabilidad a corto plazo y la germinación rápida de las semillas puede llevar a una explosión de la población si la germinación coincide con condiciones favorables o la extinción si las condiciones son hostiles después de la germinación (Cohen, 2003).

La germinación periódica de unas semillas de una población con viabilidad a largo plazo limita la capacidad inmediata para el crecimiento poblacional, pero asegura que, al menos, algunas semillas germinen durante las condiciones favorables; también disminuye la probabilidad de mortalidad causada por competencia intra-específica entre semillas (Hutchings, 1997). La germinación retrasada de una cohorte de semillas ha sido llamada “dispersión en tiempo”. En muchas especies que germinan de esta manera, las semillas en latencia sobrepasan grandemente el número de plantas creciendo (Hutchings, 1997).

La distribución espacial de las plantas maduras refleja el patrón espacial de reclutamiento y la modificación de este patrón por factores de mortalidad, que difieren en intensidad de un sitio a otro (Hutchings, 1997). La distribución de plantas adultas sobrevivientes es menos agregada que las de las plántulas cuando la mortalidad por densidad-dependencia es fuerte. En contraste, cuando la mortalidad por factores abióticos es importante se espera que la mortalidad ocurra en los bordes de la distribución de la población, donde las condiciones son menos favorables y donde el reclutamiento es menor y en parcelas (Hutchings, 1997).

Muchos factores, incluyendo la disponibilidad de recursos limitantes, la historia pasada del hábitat, las características físicas del hábitat, la herbivoría, el mutualismo, y las perturbaciones, pueden influenciar la estructura y dinámica de una comunidad de plantas

(Tilman, 1987). Se ha sugerido que la tasa de aporte de nutrientes puede controlar el curso de la sucesión y la abundancia de las especies en las comunidades (Tilman, 1987).

iii) Demografía en Pinos

En lo que se refiere a estudios acerca de estructura y dinámica poblacional en pinos, es limitado lo que se encuentra actualmente en la literatura (Bosh, 1971; Suzán-Azpiri et al 2003; Buckley et al., 2005), y en México no es fácil encontrar bibliografía al respecto. De una serie de consultas hechas en la Universidad de Chapingo se encontró un estudio sobre modelos de crecimiento en *Pinus montezumae*, en una plantación en San Juan Tetla, Puebla, el cual toma medidas del crecimiento en volumen forestal y densidad de árboles por hectárea, es decir el enfoque es silvícola y no ecológico (Acosta, 1991).

Otros estudios acerca de *P. montezumae* incluyen producción de conos, producción de semillas y sobrevivencia de las mismas (Alvarado, 1985; Acosta, 1986, Pérez, 1988). En lo que se refiere a la producción de conos, ésta presenta gran variabilidad y depende de las condiciones del medio y de la densidad de árboles en una zona determinada, encontrándose que a densidad alta y baja la producción de conos es relativamente baja y a densidad media la producción es alta, aunque está dada principalmente por la cobertura del árbol y de los árboles vecinos (Pérez 1988). La producción de semillas por *P. montezumae* es variable y está en función de las condiciones del ambiente y de las características mismas de cada individuo; en un estudio bajo condiciones de plantación se muestra una producción promedio de 81,000 semillas por individuo en un periodo de febrero a junio siendo a mediados de marzo el periodo de mayor producción (Acosta, 1986).

En cuanto a la sobrevivencia, Musalem (1984) encontró que para *P. montezumae*, sobrevive un árbol por cada 654 semillas y ocurre una mortalidad del 82.2% de plántulas

durante los primeros meses de edad. Bajo condiciones de vivero el porcentaje de germinación de semillas es relativamente alto, alrededor del 86 % y la sobrevivencia de plántulas durante los primeros meses de vida fue también cercana al 90 % siendo algunas especies de hongos y ataque por tuzas los principales causantes de la mortalidad (Alvarado, 1985)

iv) Modelo parásito-huésped

v) Ejemplos del efectos demográficos de los depredadores sobre árboles de pino

En la literatura revisada en esta tesis fueron pocos los trabajos que se refirieran al impacto demográfico que tienen los parásitos sobre sus huéspedes, siendo estas últimas pinos o coníferas. Sin embargo, uno de los trabajos bien documentados sobre el efecto de los depredadores de semillas sobre árboles es el trabajo de Siepielski y Benkman (2008); en este estudio se muestra como varias especies de ardillas del género *Tamiasciurus* tienen efectos demográficos directos e indirectos sobre dos especies de pino *Pinus flexilis* y *P. albicaulis*. Además de mostrar el efecto reproductivo adverso de la depredación de conos y semillas sobre estos árboles, posteriormente afectan la alimentación de su dispersor primario el ave *Nucifraga colombiana* (Siepielski y Benkman, 2008).

Otro ejemplo del impacto demográfico sobre una planta fue documentado por García y Ehrlén (2002) al ver el efecto de algunos insectos herbívoro y defoliadores sobre la herbácea *Primula veris*. En este caso se cuantificó el efecto en términos de la sobrevivencia, crecimiento y producción de semillas todo esto en un análisis matricial de crecimiento demográfico. Los resultados que observaron mostraron que, sobre el

crecimiento y la sobrevivencia el efecto era pequeño y poco significativo, no así sobre la producción de semillas. Aunado a lo anterior, se vió que la producción de frutos en las temporadas siguientes fueron fuertemente afectada por los herbívoros y los defoliadores (García y Ehrlén, 2002).

B) Modelos y Simulaciones.

Una de las funciones básicas de cualquier ciencia es la de elaborar predicciones acerca del futuro, los científicos desarrollan modelos para hacer dichas predicciones y desarrollan técnicas para la obtención y organización de esta información (Sutton, 2000); en un momento dado, se acumula información suficiente para poder descubrir las relaciones que existen entre los diferentes aspectos de ella. Los modelos se desarrollan para explicar las relaciones que pueden existir entre los diferentes aspectos de la información (Sutton, 2000).

Un modelo se puede concebir como una representación ideal y concreta de un objeto o fenómeno con fines de estudio y experimentación (Océano Uno Color, 1998). También, se puede entender como una representación simplificada de la realidad para poder entenderla, explicarla y predecirla; es decir los modelos simplifican la realidad determinando, minuciosamente las variables que parecen ser claves en una situación dada. Esto permite a los científicos hacer predicciones sobre el futuro, lo cual constituye la meta de la ciencia (Sutton, 2000).

Existen diferentes tipos de modelos, como los estáticos, que representan objetos (mapas, modelos de globos terráqueos, prótesis, etc.), los dinámicos (como las simulaciones), que cambian en el tiempo y representan procesos, (simulación de un incendio forestal por ejemplo, o de difusión de un contaminante, así como del crecimiento poblacional, (www.slideshare.net)). La simulación es entonces, la representación del funcionamiento de un proceso por medio de la computadora (Naylor, *et al.*, 1988); de esta

forma, los modelos dinámicos requieren de la simulación para funcionar (Naylor, *et al.*, 1988).

Los modelos y simulaciones tienen ventajas y desventajas; entre las ventajas se puede mencionar: adquirir una rápida experiencia a muy bajo costo y sin riesgos. No se compromete la confiabilidad del sistema en los ensayos. Todo sistema, por complejo que sea, puede ser modelado, y sobre ese modelo es posible ensayar alternativas. Puede utilizarse, durante la vida de un sistema, para probar modificaciones antes que estas se implementen (si es que los resultados de la simulación aconsejan su uso; Naylor, *et al.*, 1988).

Entre las desventajas se puede mencionar que: no se debe utilizar cuando existan técnicas analíticas que permitan plantear, resolver y optimizar todo el sistema o alguna parte del mismo. Se corre el riesgo de tomar medidas erróneas basadas en aplicar conclusiones falsas obtenidas mediante un modelo que no representa la realidad. Existe el riesgo de utilizar un modelo fuera de los límites para el cual fue construido, queriendo realizar ensayos para el cual el modelo no es válido (Naylor, *et al.*, 1988).

En el campo ecológico algunos modelos comunes son los que representan las estrategias adaptativas, los modelos de crecimiento poblacional, los modelos de interacción depredador-presa, modelos de competencia, los modelos de optimización, etc.(Ravinovich y Halffter, 1979; Grime, 1982; Rockwood, 2006).

En este contexto, en el presente trabajo se simularán modelos de crecimiento poblacional y la estructura de poblacional con el software RAMAS Ecolab. (Akayacka, 2001) para poder entender la interacción compleja de los parásito *Dendroctonus adjunctus* y *D. valnes* sobre uno de sus huéspedes *Pinus montezumae*.

OBJETIVO GENERAL

1.- Determinar la estructura poblacional así como la dinámica poblacional de *Pinus montezumae* Lamb., en un bosque del sur del D.F.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1.- Determinar la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (λ), para *P. montezumae* en la localidad de estudio, así como conocer la distribución de edades de esta población.

2.- Analizar el efecto de la competencia intraespecífica en la dinámica poblacional de esta especie.

3.- Determinar el efecto del ataque de los descortezadores sobre la dinámica poblacional de *P. montezumae*.

ESPECIE Y SITIO DE ESTUDIO

A) Descripción de *Pinus montezumae* Lamb.

Árbol de 20 a 30 m de altura; tronco con un diámetro hasta de unos 90 cm, corteza moreno-rojiza, gruesa y áspera, desde que el árbol es joven, ramillas con las bases de las brácteas persistentes, abultadas, cortas y muy próximas entre sí; hojas reunidas en número de 5, a veces 4 o 6 en cada fascículo, miden de 15 a 45 cm de largo, gruesas, colgantes, vaina persistente; amentos masculinos de 2 cm de largo, de color café-rojizo, los conillos femeninos oblongos, de color púrpura a moreno-azulado, glaucos, solitarios o en grupos de 2 a 3; conos largamente ovoides, algo encorvados y semidecíduos, de 8.5 a 15 cm de largo, de color moreno opaco o levemente lustrosos, dispuestos por pares o en grupos de 3, son casi sésiles; semillas de 6 a 7 mm de largo, de color oscuro, ala de unos 20 mm de largo por 7 mm de ancho, de color café: En el Valle de México crece de 2300 a 3000 m de altitud. Se ha encontrado en los municipios de Villa Nicolás Romero a Tlalpan, en Tlalmanalco y Amecameca. Fuera del Valle se extiende de Nuevo León, Coahuila y de Jalisco hasta Guatemala (Rzedowski y Rzedowski, 1979).

B) Descripción de la zona de estudio

La zona de estudio se encuentra en el límite sur del Valle de México, en la Delegación Milpa Alta. El Valle de México es una cuenca hidrográfica endorreica, en cuya parte baja se encuentra la capital del país, en el centro del mismo en la porción meridional de la provincia fisiográfica llamada Altiplanicie Mexicana, cuyos bordes laterales son las Sierras Madres Oriental y Occidental. El límite austral, lo define la cadena montañosa que corre del oeste al este aproximadamente entre los paralelos 19 y 20 de latitud N, denominada Eje

Volcánico Transversal, su vertiente sur marca el brusco desnivel hacia las tierras bajas de la depresión del Río Balsas. (Rzedowski y Rzedowski, 1979).

Geográficamente el Valle de México, forma parte del Eje Volcánico Transversal. El Valle tiene una superficie de 7500 km² y su forma es ligeramente alargada en el sentido NNE-SSW. Su eje mayor es de unos 130 km, mientras que su anchura máxima alcanza cerca de 90 km. Las coordenadas geográficas correspondientes a sus puntos extremos son 19° 02' y 20° 12' de latitud N, 98° 28' y 99° 32' de longitud W. El límite boreal está definido por las crestas de la Sierra de Pachuca, del lado NW las Sierras de Tezontlalpan y de Alcaparrosa; por el oeste las serranías de Monte Bajo, Monte Alto y Monte de las Cruces; al sur la Sierra del Ajusco y al este las Sierras Nevada y de Calpulalpan constituyen los límites naturales. La orografía accidentada de la cuenca se traduce en una diversidad climática muy grande; en su conjunto el área representa un mosaico climático complejo con muchos gradientes individuales que frecuentemente se superponen. En las zonas montañosas con precipitación superior a 600 mm anuales predomina un clima Cwbg, de acuerdo a la clasificación de Koppen, modificada por García (Rzedowski y Rzedowski, 1979).

La zona de estudio corresponde a un sitio serrano de la Delegación Milpa Alta, cerca de los límites del municipio de Juchitepec, Estado de México, en terrenos del Centro Interdisciplinario de Ciencias de la Salud, del IPN. Corresponde a un bosque de *Pinus montezumae*, mezclado con *Pinus teocote*, *Abies religiosa* y en algunas zonas se encuentran árboles de *Quercus spp.* y *Alnus jorullensis*, y con menor frecuencia *Arbutus glandulosa*, *Buddleia cordata* y *Garria laurifolia* (González, R. R., 1989; González y Camacho, 1990); las coordenadas de la zona de estudio son 19° 05' de latitud N y 98° 58' de longitud W, altitud 2966 msnm. (Ver mapas de localización, Figura M1).

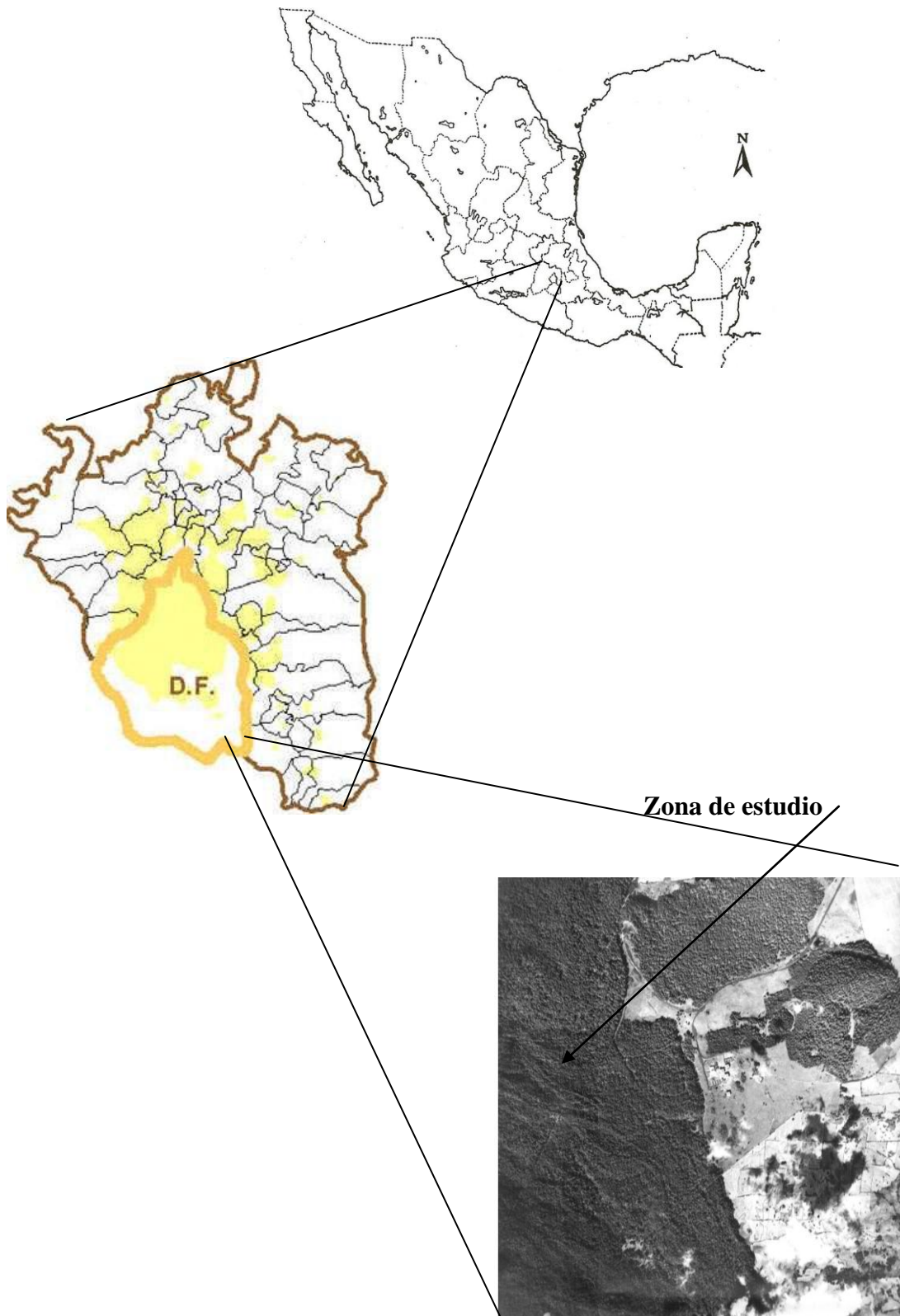


Fig. M-1 Localización de la zona de estudio, en los límites de la Delegación Milpa Alta, Distrito Federal, con el Municipio de Juchitepec, Estado de México, en terrenos del CICS-IPN (CICITEC IPN). (Tomado de: www.madystore.com/images/G_SELL_MEX.jpg, www.sedesol.gob.mx y Aerofoto S.A. de C.V.).

METODOLOGÍA

A) Medidas dasonómicas

i) Censos y Trabajo de Campo

En la zona de estudio se hicieron dos censos, uno inicial con dos muestreos en sitios distintos, en los años 1991-92 uno y 1998 el otro. En cada muestreo se tomaron los datos de diámetro a la altura del pecho (DAP), a 1.5 m del suelo, aproximadamente; en el de 1991-92 se extrajeron núcleos del tronco de los árboles con el taladro de Pressler (Brito, 2002; Génova y Santana, 2006), y se estimó la edad de los árboles por el conteo de los anillos de crecimiento (Herrera, 1999; Salazar, 1999; Hernández *et al.*, 2003; Campelo, 2006). Se marcaron los árboles con etiquetas metálicas a una altura aproximada de 2 m. El segundo muestreo del censo inicial se llevó a cabo en el año de 1998, en dos transectos de aproximadamente 500 m de longitud (ver plano de localización, Fig.M-1). Aquí, se tomaron datos de DAP, el número de conos por individuo y número de semillas por cono. Se registraron datos de presencia o ausencia de ataque por descortezadores y el estado fitosanitario de los árboles.

El censo final se realizó entre los años 2006 y 2008, donde se localizaron la mayoría de los árboles registrados en el censo inicial, a cada árbol se le volvió a registrar el DAP y el estado fitosanitario en el cuál se encontraba. En caso de haber muerto el individuo se registró para la estimación de mortandad; los árboles adultos registrados en el censo inicial fueron 82, en el censo final se registraron 164, de los cuales 61 correspondieron a juveniles y el resto a adultos; de éstos, 42 árboles fueron tomados en cuenta para establecer la tasa de crecimiento de DAP registrada entre los dos censos.

Como se midió el DAP en dos momentos del estudio, separados varios años, se reportó la tasa de incremento del DAP de cada árbol y el incremento promedio por año.

ii) Fecundidad

La fecundidad se estimó mediante el conteo de número de conos presentes en las ramas de cada árbol (los conos que estaban en el suelo no fueron considerados), mediante observación directa y usando un contador mecánico. Posteriormente se tomaron y sortearon al azar de 3 a 5 conos por árbol y se procedió a contar el número de semillas presentes.

B) Tabla de vida

A partir de los datos obtenidos con el DAP se establecieron intervalos, para hacer la distribución de frecuencias por categoría de talla. Lo primero fue determinar el rango de los datos, es decir, el valor mayor de DAP menos el menor y con base en éste se dividieron en 6 intervalos o categorías. El ancho promedio de cada categoría fue de 10 cm, excepto las primeras dos que fueron de 20 cm, que coincidió con las categorías más jóvenes y que tenían mayor número de individuos que las clases subsiguientes (Moloney, 1986; Agren y Zackrisson, 1990). A la hora de construir la distribución de frecuencias se buscó que las clases no quedaran vacías, es decir, que siempre tuvieran individuos que las representaran buscando que el número de categorías fuera similar al de otros estudios hechos en otras poblaciones de pinos y coníferas (Agren y Zackrisson, 1990; Busing y Spies, 1995; Suzán-Azpiri *et al.*, 2003).

Con los datos de distribución de frecuencias para cada clase de edad, se determinaron las probabilidades de transición para cada categoría, se procedió a realizar las gráficas y analizar la población por categorías de talla, utilizando el software PopTools (Hood, 2001); posteriormente se procedió a la construcción del modelo matricial.

C) Modelo y proyección matricial

Los parámetros poblacionales obtenidos en el apartado anterior sirvieron para estimar la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (λ); mediante el uso de matrices como la de Leslie, que tiene una serie de supuestos que permiten considerar la población en estudio como una sola cohorte de individuos a través del tiempo (Casswell, 1989). Esto resulta muy apropiado cuando se pretende llevar a cabo una evaluación rápida de la población, con miras a realizar propuestas para su manejo (Cohen, 2003).

Con base en los datos de la distribución de frecuencias para el DAP se determinó la probabilidad de permanencia de los árboles en cada categoría y su posterior paso a la siguiente, con esto se estimó también la sobrevivencia de los individuos (Caswell, 1989).

Esto se llevó a cabo de la siguiente manera; se podían dar tres casos, a saber:

a) Un individuo en el censo inicial estaba incluido en una categoría y para el segundo censo aún se mantenía en esa categoría.

b) El individuo registrado en una categoría en el primer censo, en el segundo censo pasa a la siguiente categoría.

c) Un individuo que haya sido registrado en una determinada categoría en el primer censo y en el segundo censo ya no se le encuentra o se le reporta como muerto.

De ésta manera se fueron calculando las probabilidades de sobrevivencia y mortalidad para cada categoría de talla y así se construyó la matriz de transiciones. Todos estos datos se alimentaron en el software PopTools (Hood, 2001) y éste realizó el modelo de la gráfica de ciclo de vida para la especie en estudio.

A partir de la matriz y utilizando el software antes mencionado, se calculó el vector, el cual equivale a la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (λ). También, por el mismo método, se determinaron los autovectores y autovalores y se hizo el cálculo de la tasa finita

de crecimiento poblacional, la tasa reproductiva neta (R_0) y estimaron los valores de elasticidad y sensibilidad. El análisis estadístico de los datos, también se llevó a cabo mediante el software PopTools (Hood, 2001).

A partir de los datos alimentados a la matriz, se obtuvo la gráfica de ciclo de vida que fue la siguiente. Ver Figura M-2.

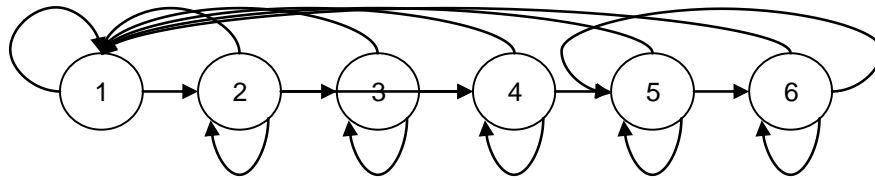


Figura M-2. Gráfica de ciclo de vida para *P. montezumae*. Las flechas indican las probabilidades de un individuo de mantenerse en la misma categoría o pasar a las siguientes categorías.

D) Escenarios poblacionales

i) Construcción de escenarios bajo diferente intensidad de ataque por descortezadores

Como uno de los objetivos en el presente trabajo fue determinar el efecto del ataque de los descortezadores sobre la dinámica poblacional de *P. montezumae*, se analizó cómo se afecta la dinámica de la población en estudio al simular mediante el software RAMAS EcoLab[®] (Ackayaka *et al.*, 1995), el ataque de las plagas, considerando las categorías de DAP donde la especie puede ser más sensible al ataque de los descortezadores, y se observó cómo se afecta la población y se dio una conclusión al respecto. Según González y Camacho (1990), las categorías donde los árboles pueden ser más sensibles al ataque de las plagas son entre 35 y 55 cm. de DAP (ver figura M-3); sin embargo, se simularon también valores mayores,

menores y un ataque generalizado en todas las categorías de DAP, para ver cuál sería el comportamiento de la población bajo tales condiciones.

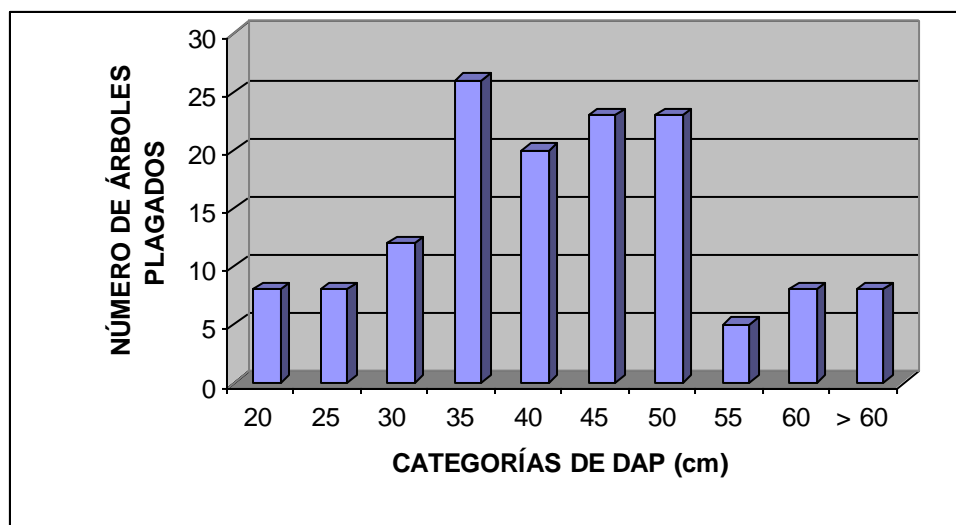


Figura M-3 Principales categorías de DAP atacadas por los descortezadores en la zona de estudio (modificado de González y Camacho, 1990).

Para la simulación de la competencia intraespecífica se utilizó también el software RAMAS EcoLab[®] (Ackayaka *et al.*, 1995), el cual se alimentó con los datos obtenidos a partir de la matriz de Leslie. Se consideró un grupo de 5000 árboles, esto fue una estimación, ya que desde el primer censo se midió la distancia al árbol más cercano y con esto se determinó la densidad de árboles por hectárea y se extrapolo al área del muestreo; de ese total de árboles, se encontraron sólo 8 árboles plagados (Sánchez, 2006). Así se modificaron las frecuencias obtenidas de los datos originales para ajustarse al tamaño poblacional total ya mencionado; se incluyó además la tasa finita de crecimiento poblacional (R_0). El software RAMAS EcoLab[®] (Akayaka *et al.*, 1995) permite modificar la cantidad de árboles plagados y las categorías sobre las cuales puede ocurrir el ataque de tal forma que se vea el efecto poblacional del ataque en las diferentes categorías de talla, (es decir, se considera como si hubiera extracción o cosecha). La simulación se corrió con

10 réplicas y el tiempo que se usó para ver la tendencia del crecimiento poblacional fue de 50 generaciones con estocasticidad demográfica; finalmente se simuló un proceso de competencia intraespecífica como se describe a continuación.

El software considera dos modalidades: “*contest*” y “*scramble*”:

a) “*Contest*”, está basado en el modelo de competencia tipo Beverton-Holt (De La Sen y Alonso-Quesada, 2008), característico de lucha por recursos y se produce como resultado de territorialidad, en el caso de los árboles de pinos se asume que es competencia por los nutrientes en el suelo.

b) “*Scramble*” es un modelo denso-dependiente, característico de la lucha por recursos de forma más agresiva; éste también involucra procesos estocásticos y limitaciones ambientales (Akçayaka *et al.*, 1995). En el caso de los árboles de pino este modelo supone entonces que hay competencia por luz, agua y nutrientes donde la densidad afecta la adquisición de los recursos.

Primero se consideró el crecimiento normal de la población sin competencia y sin ataque de descortezadores, con el modelo de crecimiento logístico (simulación 1). Posteriormente se consideraron los escenarios con el mismo modelo, pero con ataque de descortezadores en diferentes categorías y modificando también la intensidad del ataque (simulaciones 2 a la 11); posteriormente se utilizaron los modelos “*contest*” y “*scramble*”, para ver únicamente la competencia intraespecífica (simulaciones 12 y 13) y finalmente se consideraron estos dos modelos de competencia, pero incluyendo ataque por descortezadores en todas las categorías de talla y con diferente intensidad de ataque (simulaciones 14 a 19; ver Tabla 1).

Tabla 1. Simulación de los diferentes escenarios para la población de *P. montezumae* por ataque de descortezadores y por competencia intraespecífica en la zona de estudio.

Simulación	Tipo de Crecimiento	Ataque por descortezadores (si/no)	Categorías Afectadas	No. de árboles Plagados
1	Logístico	No	-	-
2	Logístico	Si	C1 a C2	8
3	Logístico	Si	C1 a C3	8
4	Logístico	Si	C1 a C4	8
5	Logístico	Si	C1 a C5	8
6	Logístico	Si	C1 a C6	8
7	Logístico	Si	C1 a C6	80
8	Logístico	Si	C1 a C6	800
9	Logístico	Si	C1 a C2	800
10	Logístico	Si	C5 a C6	800
11	Logístico	Si	C2 a C4	800
12	<i>Contest</i>	No	-	-
13	<i>Scramble</i>	No	-	-
14	<i>Contest</i>	Si	C1 a C6	8
15	<i>Contest</i>	Si	C1 a C6	80
16	<i>Contest</i>	Si	C1 a C6	800
17	<i>Scramble</i>	Si	C1 a C6	8
18	<i>Scramble</i>	Si	C1 a C6	80
19	<i>Scramble</i>	Si	C1 a C6	800

RESULTADOS

A) Medidas dasonómicas

De los 164 árboles registrados, los tamaños de DAP medidos oscilaron entre 1.2 cm para los más pequeños y 87 cm para los de mayor talla. La edad de los pinos muestreados oscila de 1 a 2 años en los más jóvenes hasta 106 años para los individuos más longevos. Ver Tabla 2.

El crecimiento promedio registrado en el DAP para la población de *P. montezumae* por año en la zona de estudio fue de 0.498 cm (0.498 ± 0.089 cm/año promedio y error estándar respectivamente) (Scheffler, 1981). Ver Tabla 3.

B) Tabla de vida

Las tablas de vida obtenidas a partir de los datos registrados en la zona de estudio se representan en las Tablas 4 y 5, donde se puede observar que las categorías dominantes en la población en cuanto a número de individuos son C1 y C2 (ver Figura 4) y es la sobrevivencia entre las categorías C1 y C2, las que son determinantes en la sobrevivencia de la población, aunque las categorías dominantes en cuanto a fecundidad son las categorías de adultos, es decir, de la C2 a la C6.

Tabla 2. Edades de *Pinus montezumae* Lamb. registradas en la zona de estudio. Calculadas con la siguiente ecuación: Edad = -5.359 + (1.121(DAP)). El DAP se mide en cm. y la edad en años.

Individuo	Edad (años)	Individuo	Edad (años)	Individuo	Edad (años)	Individuo	Edad (años)
J43	1.345	J28	3.755	N20	41.028	T1D69	68.583
J35	1.502	J65	3.778	N16	44.953	T1I4	68.940
J39	1.659	J25	3.924	T2I61	45.033	T2I9	68.940
J5	1.670	J3	3.924	161	45.074	T1D4	69.297
J68	1.838	J58	3.924	N19	45.310	86	69.298
J12	1.906	J6	4.013	N15	45.667	126	69.657
J44	1.939	J32	4.036	135	45.746	T2D14	71.081
J49	1.995	J16	4.148	N18	46.024	T1I10	71.438
J13	2.018	J59	4.148	N10	46.381	114	71.798
J60	2.096	J27	4.204	T1D53	50.028	85	73.939
J17	2.242	J20	4.282	20	50.387	T1D32	75.006
J24	2.242	J26	4.417	112	52.169	T1D47	75.006
J36	2.242	J9	4.473	T2I32	52.883	T1I21	75.720
J37	2.332	J41	4.484	21	52.887	T2D46	75.720
J50	2.399	J15	5.269	84	53.414	T2D85	76.433
J29	2.455	J19	5.706	T1D6	53.597	T2I16	77.147
J23	2.466	J22	6.278	T2D12	53.597	T1D9	78.574
J18	2.556	J4	6.311	108	53.952	T1I41	79.645
J57	2.556	J14	6.446	117	53.952	T1D2	79.645
J67	2.590	107	8.641	T1D27	54.310	T1D34	82.143
J61	2.657	N7	15.694	T1D46	55.738	102	83.569
J42	2.690	N22	21.046	109	56.093	T1I43	84.640
J11	2.803	N4	21.760	T1D1	56.451	T1I42	85.711
J47	2.859	N2	22.117	T1D30	56.808	43	87.851
J30	2.892	N6	23.544	T2D17	56.808	97	88.367
J64	2.948	T2D39	28.619	83	57.517	T1I35	89.279
J8	3.004	N12	29.610	T2D13	59.306	147	92.268
J62	3.004	N17	30.680	22	60.375	104	106.045
J56	3.027	T1D43	31.117	T2D15	60.376		
J40	3.139	N3	31.751	T2I8	60.376		
J63	3.150	N8	31.751	T1I44	60.733		
J51	3.228	T1D29	32.187	T1D56	61.447		
J2	3.251	N5	32.464	T2D16	61.447		
J7	3.273	T140	33.258	T2I20	63.231		
J55	3.318	N9	34.605	T2D98	65.015		
J21	3.363	N21	34.784	23	65.375		
J45	3.363	N1	35.676	127	65.722		
J38	3.531	N14	37.103	T1D62	66.085		
J66	3.554	167	37.182	115	66.260		
J1	3.576	T1D48	37.183	137	66.798		
J34	3.621	N11	37.460	T2D11	67.513		
J31	3.643	N13	38.174	T1D75	67.870		
J10	3.654	120	38.964	T1D5	68.583		

Tabla 3. Crecimiento promedio del DAP en *P. montezumae* en la zona de estudio. (0.498 ± 0.089 cm/año promedio y error estándar respectivamente).

1992 DAP (cm)	1998 DAP (cm)	2006-2008 DAP (cm)	INCREMENTO EN 9-14 AÑOS (cm)	INCREMENTO EN UN AÑO (cm)
30.50		37.24	6.74	0.48
30.50		39.47	8.97	0.64
34.00		46.15	12.15	0.87
35.60		50.61	15.01	1.07
63.60		70.66	7.06	0.50
37.00		43.60	6.60	0.47
29.00		39.94	10.94	0.78
48.00		58.25	10.25	0.73
42.60		54.11	11.51	0.82
53.80		66.84	13.04	0.93
73.60		86.89	13.29	0.95
29.20		40.42	11.22	0.80
29.90		42.33	12.43	0.89
27.10		38.83	11.73	0.84
42.40		56.34	13.94	1.00
38.10		51.40	13.30	0.95
30.48		40.42	9.94	0.71
20.00		27.05	7.05	0.50
53.30		54.43	1.13	0.08
46.20		50.92	4.72	0.34
30.48		33.10	2.62	0.19
45.90		51.88	5.98	0.43
19.00		25.46	6.46	0.46
	58.25	61.12	2.86	0.32
	64.30	65.57	1.27	0.14
	26.42	31.19	4.77	0.53
	67.80	70.98	3.18	0.35
	73.21	76.39	3.18	0.35
	67.80	68.44	0.64	0.07
	58.57	61.12	2.55	0.28
	47.43	48.70	1.27	0.14
	41.38	44.56	3.18	0.35
	44.56	46.15	1.59	0.18
	49.66	56.02	6.37	0.71
	60.16	62.71	2.55	0.28
	51.57	53.48	1.91	0.21
	47.43	49.34	1.91	0.21
	22.28	23.24	0.95	0.11
	64.30	66.85	2.55	0.28
	64.94	68.44	3.50	0.39
	58.25	62.07	3.82	0.42
	65.57	71.30	5.73	0.64
	43.93	44.25	0.32	0.04
			PROMEDIO	0.498

Tabla 4 Tabla de distribución de frecuencias por categorías de tallas, sobrevivencia y fecundidad, para *P. montezumae*.

Intervalo de DAP (cm)	Categoría	Frecuencia	Sobrevivencia	Fecundidad (No de conos)
1.2-20	C1	69	1.000	3
20.1-40	C2	32	0.464	455
40.1-52	C3	27	0.844	605
52.1-62	C4	17	0.629	114
62.1-70	C5	10	0.588	65
70.1-80	C6	9	0.900	50
Totales		164		1292

Tabla 5. Tabla de vida para *P. montezumae*. Incluye fecundidad, sobrevivencia y mortalidad.

X	N_x	$N_x (std)$	l_x	d_x	q_x	p_x	m_x
C1	69	1000	1.000	536	0.536	0.464	3
C2	32	464	0.464	73	0.157	0.843	455
C3	27	391	0.843	145	0.371	0.629	605
C4	17	246	0.629	101	0.411	0.589	114
C5	10	145	0.589	15	0.103	0.897	65
C6	9	130	0.897	130	1.000	0.000	50

x = categorías de tallas; N_x = Número de individuos registrados por categoría; $N_x (std)$ = número de individuos ajustados a 1000; l_x = sobrevivencia específica por categoría; d_x = número de muertes por categoría; q_x = mortalidad específica por categoría; p_x = probabilidad de sobrevivencia específica por categoría, durante el tiempo que dura la categoría; m_x = fecundidad por categoría.

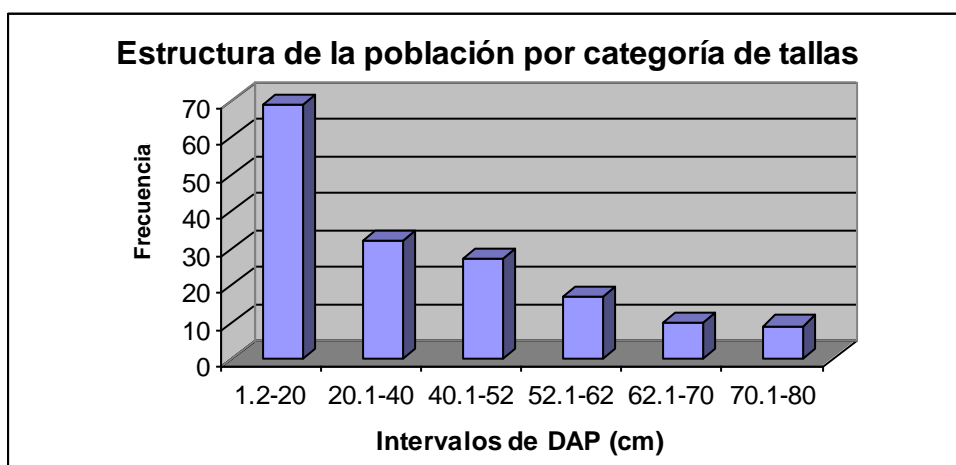


Figura R-4. Se presentan las categorías de tallas y el número de individuos de *P. montezumae* por categoría en la zona de estudio.

C) Modelo y proyección matricial

La matriz obtenida de acuerdo a la tabla de vida construida y los datos de fecundidad, sobrevivencia y mortalidad fue la siguiente (ver Tabla 6).

Tabla 6. Matriz de Leslie para la población de *P. montezumae*.

	C1	C2	C3	C4	C5	C6
C1	0.886	14.219	22.407	6.706	6.500	6.250
C2	0.029	0.409	0	0	0	0
C3	0	0.273	0.300	0	0	0
C4	0	0.045	0.250	0.286	0	0
C5	0	0	0	0.143	0.400	0.167
C6	0	0	0	0	0.300	0.500

Las columnas indican las categorías de los individuos registrados de la población. La primera fila indica la fecundidad por categoría, los valores en las diagonales indican las respectivas probabilidades de sobrevivencia por cada categoría.

La tasa intrínseca de crecimiento poblacional (λ) calculada dio un valor de 1.445, lo cual indica, que al ser un valor mayor a 1, que la población está creciendo.

También, como resultado de la aplicación del programa PopTools (Hood, 2001) se determinaron los autovectores y autovalores de la matriz y se presentan en la Tabla 7, los resultados obtenidos para éstos, muestran que el valor más alto para el vector es de 96.4 % correspondiente a la categoría C1, también el autovalor más alto obtenido es el de la categoría C1, que corresponde a 1.445, ya que es la etapa más crítica para la sobrevivencia y crecimiento de la población. Es decir la transición entre la categoría C1 y la C2, es la que determina en buena medida la estructura y dinámica de la población.

Tabla No. 7. Autovectores y autovalores obtenidos a partir de la Matriz de Leslie para *P. montezumae*. Se muestran las 6 categorías establecidas para la población, los autovectores y autovalores y el valor reproductivo.

Categorías	Frecuencias	Autovalores		Autovectores Estructura de edades	Valor reproductivo
		Real	Imaginarios		
C1	69	1.445	0.000	96.4%	1.5%
C2	32	0.663	0.000	2.7%	30.0%
C3	27	0.242	0.000	0.6%	32.3%
C4	17	0.209	0.000	0.2%	10.5%
C5	10	0.111	0.323	0.0%	13.1%
C6	9	0.111	-0.323	0.0%	12.5%

También se determinaron las matrices de elasticidad y de sensibilidad, que se muestran en las Tablas 8 y 9 respectivamente.

Tabla No. 8 Matriz de sensibilidad para *P. montezumae*.

Sen	C1	C2	C3	C4	C5	C6
C1	0.58845703	0.016231241	0.00386633	0.001470267	0.0002117	6.7219E-05
C2	11.5177364	0.317690414	0	0	0	0
C3	0	0.341897165	0.08144093	0	0	0
C4	0	0.111001901	0.02644098	0.010054835	0	0
C5	0	0	0	0.012574439	0.0018108	0.00057489
C6	0	0	0	0	0.0017198	0.000546

Los valores de sensibilidad indican que tanto el crecimiento de la población se ve afectado por los cambios en un determinado elemento de la matriz de transición (Busing y Spies, 1995).

Tabla No. 9. Matriz de elasticidad para *P. montezumae*.

Elas	C1	C2	C3	C4	C5	C6
C1	0.36071124	0.159721882	0.05995727	0.006823441	0.0009524	0.00029075
C2	0.22774579	0.089944624	0	0	0	0
C3	0	0.064532032	0.0169089	0	0	0
C4	0	0.003491878	0.00457477	0.001988191	0	0
C5	0	0	0	0.001243202	0.0005013	6.6311E-05
C6	0	0	0	0	0.0003571	0.00018894

Los valores de elasticidad indican la sensibilidad del crecimiento de la población a los cambios proporcionales en un elemento dado de la matriz de transición (Busing y Spies, 1995).

En las tablas anteriores puede verse nuevamente que los valores más importantes en la matriz de elasticidad son entre las categorías C1 y C2, con valores de 0.588 y 11.51, respectivamente; posteriormente el paso entre la categoría C2 y C3, con valores de 0.34; en la matriz de elasticidad, también entre las categorías C1 y C2 son los valores de 0.36 y 0.227 respectivamente los más importantes, al ser los valores más altos, nos indican que la sobrevivencia entre estas dos categorías son las que más impacto causan a la estructura y posterior desarrollo de la población.

D) Escenarios poblacionales (Efecto de los parásitos y de competencia intraespecífica)

La simulación de escenarios se presenta en la Tabla 1.

La simulación 1 nos arroja una curva de crecimiento sigmoideal, la población se estabiliza en un tamaño de 5000 y se mantiene estable, prácticamente de forma indefinida (ver Figura R-1).

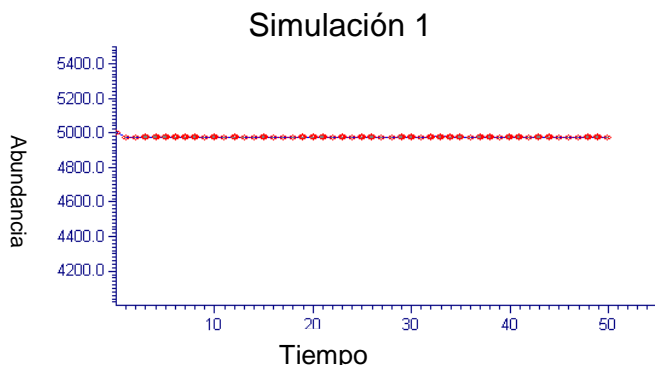


Figura R-1 Curva de crecimiento poblacional para *P. montezumae*, se muestra un crecimiento estable, sin considerar el ataque por descortezadores (modelo “ceiling” o logístico, en el programa). En la gráfica se muestra ya la estabilidad de la población.

En las siguientes simulaciones donde se enfocó el ataque a cada una de las categorías (desde C1 hasta C6) el resultado fue el mismo, estabilidad, es decir el ataque no afecta de manera apreciable a la población de pinos. Los resultados de las simulaciones 2 a la 6 dieron el mismo patrón a la simulación 1, es decir, la población se mantuvo estable.

El resultado de la simulación 7 fue que la población tuvo algunas fluctuaciones y después de unas 15 generaciones, se volvió a estabilizar, pero por debajo de la capacidad de carga máxima de la población. En la simulación 8 el resultado fue que la población desaparece después de unas 5 generaciones. En la simulación 9 la población desaparece después de 8 generaciones (ver Figura R-2).

Si se concentra el ataque sobre las categorías C5 y C6, que son las más longevas, no hay afectación, (Simulación 10); pero si se concentra en las categorías C2 a la C4 que según González y Camacho (1990) son las categorías donde preferentemente se concentra el ataque, la población decrece de manera suave, para desaparecer, después de 45 generaciones (Simulación 11, Figura R-2).

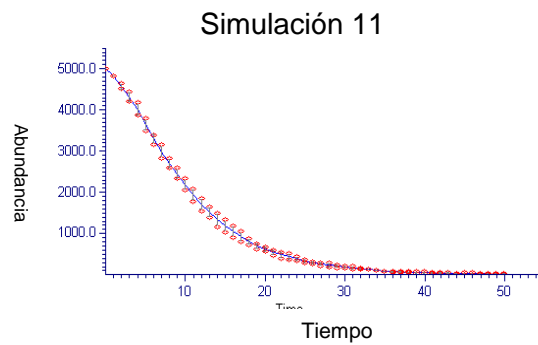
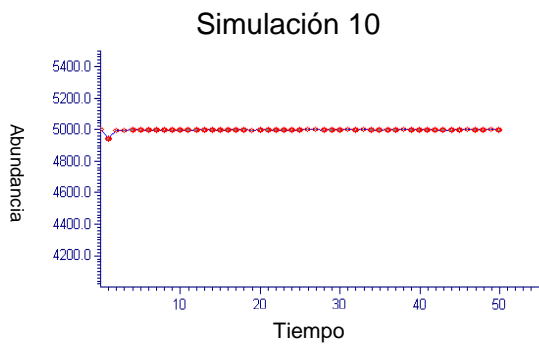
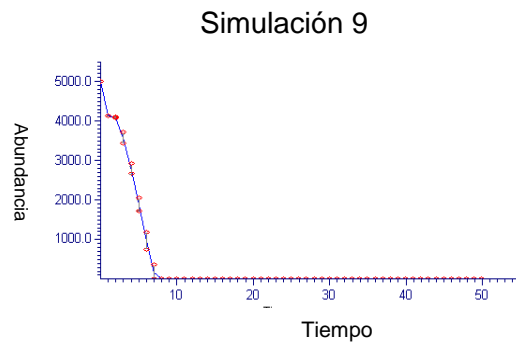
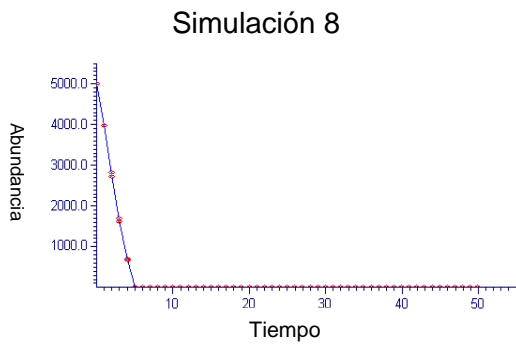
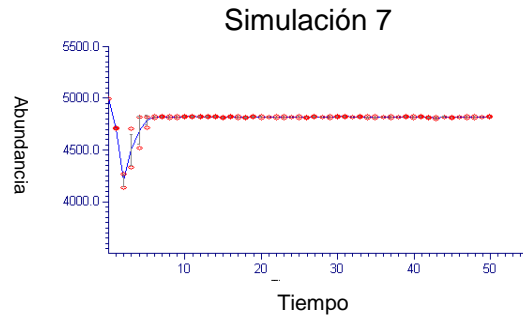
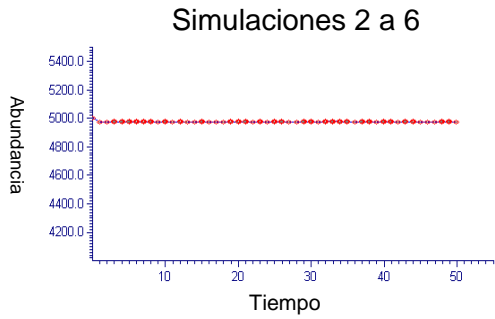


Figura R-2. Simulaciones sobre el desarrollo de la población de *P. montezumae*, con el modelo logístico; las simulaciones 2 a 6 fueron considerando el ataque de descortezadores sobre lo observado en el campo (8 árboles plagados de un total de 5000) en las diferentes categorías; la simulación 7 es con 80 árboles plagados en todas las categorías y de la simulación 8 a la 11 es con ataque masivo de 800 árboles plagados en las diferentes categorías. (Ver tabla 1)

La simulación 12 con el modelo “*contest*” dio como resultado que al inicio, hay un crecimiento explosivo de la población, entre la primera y segunda generación, aumentando hasta cerca de 30000 individuos, pero precisamente como resultado de la competencia, se da una disminución abrupta hasta estabilizarse alrededor de la cuarta o quinta generación, alrededor de los 5000 individuos, que es lo que se fijó como la capacidad de carga del ambiente.

A utilizar el modelo “*scramble*” (simulación 13), ocurrió algo similar que con el modelo “*contest*”, también crece explosivamente la población, después de la primera generación, alrededor de los 30000 individuos, pero después de esto, la población decae abruptamente, hasta casi desaparecer y posteriormente se va recuperando poco a poco, hasta estabilizarse después de cerca de 10 generaciones, también alrededor de la capacidad de carga del ambiente.

En la simulación 14, la población crece hasta alrededor de 30000 individuos y luego baja y se estabiliza alrededor de 4500 individuos. La simulación 15 fue con el mismo modelo pero considerando un ataque 10 veces mayor (80 árboles plagados), el resultado fue que también la población sube hasta 30000 individuos entre la primera y segunda generación y luego baja hasta casi extinguirse (alrededor de 600 individuos y sigue bajando después de las 50 generaciones). Ver figura R-3.

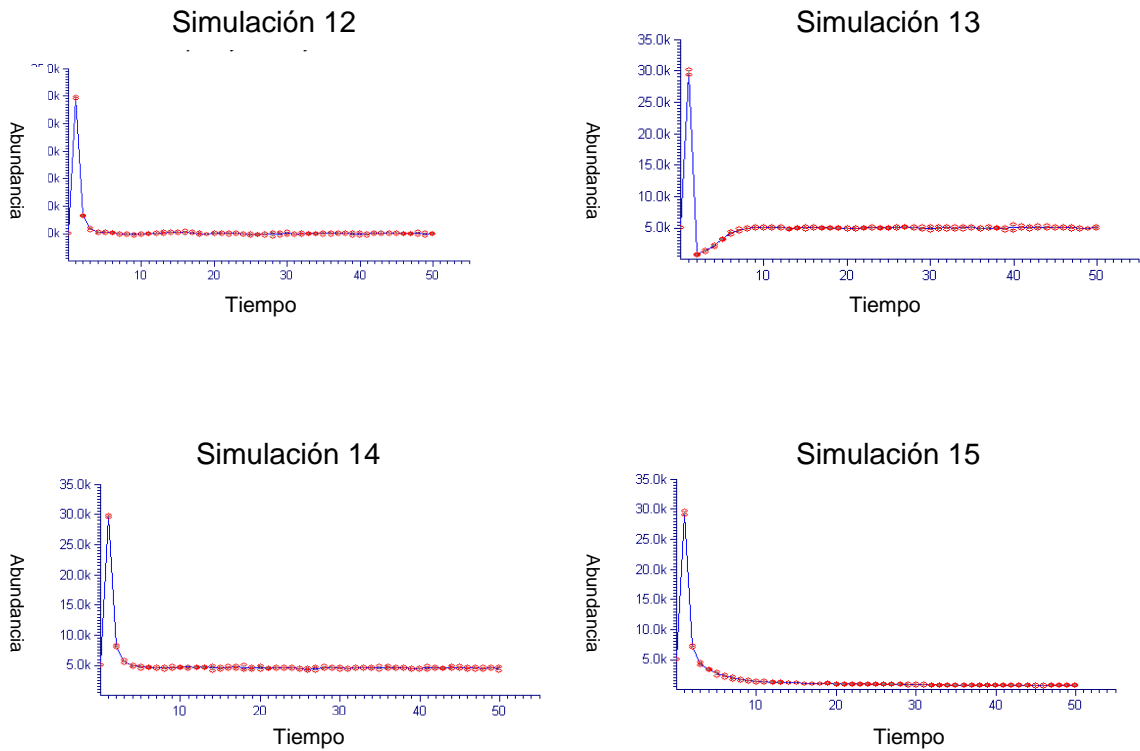


Figura R-3. Simulaciones sobre el desarrollo de la población de *P. montezumae*, con los modelos *contest* y *scramble*, que son densodependientes, la simulación 12 y 13 corresponden a sólo el efecto de la competencia intraespecífica de cada uno de esos modelos; de las simulaciones 14 y 15 corresponden al modelo *contest* con ataque de los descortezadores en todas las categorías a diferente intensidad (Ver tabla 1).

En la simulación 16, la población aumenta también hasta 30000 individuos y luego baja abruptamente para extinguirse después de 5 generaciones.

El resultado de la simulación 17, con el modelo *scramble* y con 8 árboles plagados, mostró que la población sube hasta 30000 individuos y luego baja abruptamente hasta unos 700 individuos y se estabiliza después de 10 generaciones en alrededor de 4700 individuos. Con 80 árboles plagados, (simulación 18), la población crece hasta 30000 individuos y luego baja casi hasta cerca de 600 individuos y luego se estabiliza después de 50 generaciones en 1250 individuos aproximadamente. La simulación 19 con ataque masivo

de 800 árboles plagados provocó que la población creciera hasta 28000 y después bajó hasta extinguirse después de la segunda generación (ver Figura R-4).

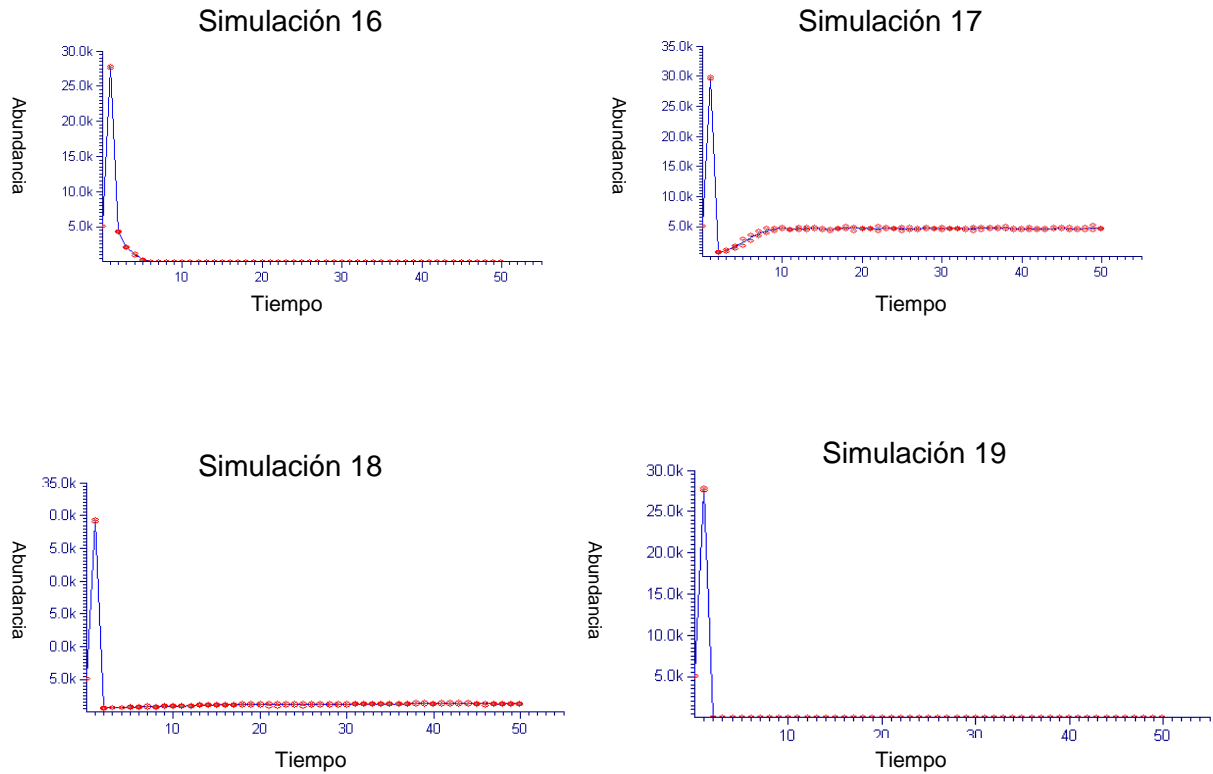


Figura R-4. Simulaciones sobre el desarrollo de la población de *P. montezumae* en la zona de estudio, con los modelos *contest* y *scramble*, que son densodependientes, la simulación 16 corresponde al modelo *contest* con ataque masivo de los descortezadores en todas las categorías; de las simulaciones 17 a 19 corresponden al modelo *scramble* con ataque generalizado en todas las categorías, pero con diferente grado de infestación. (Ver tabla 1).

DISCUSIÓN

Uno de los puntos importantes que se debe destacar en este trabajo, es que se hizo una estimación de parámetros relativamente confiable, debido a que se contó con el tiempo suficiente para determinar el crecimiento de cada individuo y estimar una tasa de mortandad (entre 9 y 14 años), que para una especie como *P. montezumae* es necesario y no como en otras especies de plantas de crecimiento rápido (Larson, 1992; Suzán-Azpiri *et al.*, 2003). De esta forma, el objetivo general de la tesis fue el determinar la estructura poblacional así como la dinámica poblacional de *P. montezumae*, que nos mostró que tanto la estructura como la dinámica es la típica para una conífera (Busing y Spies, 1995; Suzán-Azpiri *et al.*, 2003). Es decir, un crecimiento lento pero sostenido y una estructura de edades con todas las categorías bien representadas (Agren y Zackrisson, 1990).

A) Medidas dasonómicas y tabla de vida

En cuanto a lo que se refiere al crecimiento, vemos que el incremento promedio total en los 14 años fue de 6.28 ± 4.47 cm (promedio \pm desviación estándar) y el incremento por año fue de 0.498 ± 0.089 cm. En un estudio realizado con 9 especies de árboles de bosques templados se observó la tasa de crecimiento del tallo para cada especie y también en función de su posición en el dosel (Estudio del Missouri Ozark Forest Ecosystem Project; MOFEP). Así se definieron 4 tipos de árboles:

- i) Dominantes (D) = cuando su cobertura de la parte aérea no era tapada por otro árbol.
- ii) Codominante (C) = cuando estaba a la par que otra especie o individuo con respecto al sombreado.
- iii) Intermedio (I) = cuando la corona estaba tapada en algún porcentaje.

iv) Supreso (S) = cuando su cobertura era menor a los demás árboles y era sombreado.

En el primer caso el crecimiento es de 0.4 ± 0.08 cm/año, la segunda categoría es de 0.3 ± 0.03 cm/año. Los Intermedios es de 0.18 ± 0.05 cm/año y finalmente los Supresos de 0.13 ± 0.05 cm/año. Con estos valores podemos definir que la mayoría de los árboles de este estudio están en la categoría de los árboles dominantes.

En el caso de los datos para *Pinus echinata* los valores para las cuatro categorías son $D = 0.27 \pm 0.03$ cm/año, $C = 0.20 \pm 0.04$ cm/año, $I = 0.10 \pm 0.05$ cm/año y $S = 0.06 \pm 0.008$ cm/año (Estudio del Missouri Ozark Forest Ecosystem Project; MOFEP). Lo cual es inferior a lo que encontramos en *P. montezumae*.

Si se consideran las diferentes categorías de tamaños en *Pinus echinata* las tasas de crecimiento varían, así para los individuos más pequeños C1 (entre 11 a 15 cm de DAP) el crecimiento va de 0.048 a 0.098 cm/año (en S e I respectivamente); para la categoría C2 de 15 a 20 cm de DAP el crecimiento varía desde 0.053 a 0.248 cm/año (para S y D respectivamente). En C3 (28 cm de DAP) el crecimiento fue de 0.1 a 0.238 cm/año. En la categoría C4 entre (28 a 35 cm de DAP) el crecimiento va de 0.145 a 0.27 cm/año (en I y S respectivamente). Finalmente la tasa de crecimiento en la categoría C5 (mas de 35 cm de DAP) fue de 0.25 a 0.278 cm/año en los C y D respectivamente.

Como ya se mencionó, el valor registrado para *P. montezumae* en la zona de estudio es sin lugar a duda mucho mayor a lo reportado: 0.489 ± 0.089 cm/año. La razón es que éste es un bosque natural sin manejo, con ciclos de nutrientes seguramente no alterados. Mientras que los datos reportados para *P. echinata*, provienen de un estudio en zonas sujetas a manejo (Estudio del Missouri Ozark Forest Ecosystem Project; MOFEP). Además nuestra especie, se puede desarrollar en sitios secos o áridos, aunque bajo estas

condiciones el crecimiento es lento y los árboles son de baja estatura y muy ramificados. Presenta una estrategia de crecimiento llamada “grass stage”, cespitosa. Mediante esta estrategia durante los primeros cinco años los árboles jóvenes crecen muy lentamente, generalmente de 15 a 30 cm. sin embargo, el grueso y denso crecimiento de las hojas formado a nivel del suelo aparentemente protege al joven tallo del daño de los incendios. Bajo suelo, una enorme raíz se desarrolla durante este periodo, después del cual, iniciará un rápido crecimiento del tallo y desarrollo de la corteza (Fichas Técnicas, conafor.gob.mx).

Por otro lado, la tabla de vida obtenida para *P. montezumae*, nos revela la estructura de la población, en esta tabla las categorías no tienen la misma amplitud, como podría observarse en una tabla de vida para animales y los valores de mortalidad, sobrevivencia y fecundidad están condicionados por variables ambientales y no necesariamente por características intrínsecas de la población (Smith, 1980). Sin embargo, es claro que la distribución de edades en la población está concentrada en las tallas de juveniles o adultos jóvenes; ésta es la típica distribución de una población en crecimiento. Para el caso de otras especies de pinos Suzan-Aspirí *et al* (2003) encontraron la misma estructura de edades y distribución en *Pinus nelsoni* y *P. cembroides* ambas especies presentan en general un crecimiento discreto de la población.

Para el caso de otras especies de plantas se ha visto que cuando hay una población sesgada hacia los estadios adultos la perturbación es muy grande (Parra-Tabla *et al.*, 2009). En poblaciones muy fragmentadas las probabilidades de reclutamiento bajan por falta de sitios adecuados para el establecimiento eso hace que las poblaciones vayan envejeciendo y se vuelvan inviables (Soulé, 1986; Bruna y Oli, 2005).

Al analizar la Figura R-5, donde se presenta la gráfica de fecundidad contra categorías de talla, pueden verse las categorías C2 a la C4 que son las que más participación tienen en la fecundidad de la población, la categoría C1, al ser juveniles, prácticamente no tienen conos, y los más longevos, en las categorías C5 a C6, el número de conos también es bajo, esto también es característico de las poblaciones de pinos.

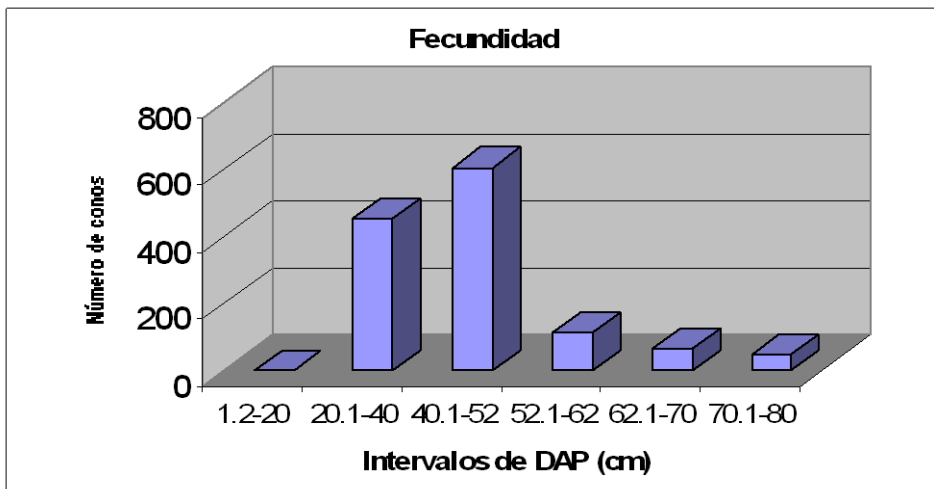


Figura R-5. Gráfica de fecundidad en las categorías de talla de la población de *P. montezumae* en la zona de estudio.

B) Modelo y Proyección Matricial

A partir de la matriz de Leslie construida para la población y utilizando el software PopTools (Hood, 2001) se calculó el vector, el cual equivale a la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (λ) para el cual se obtuvo un valor de 1.45, lo cual indica, que al ser un valor mayor a 1, que la población está creciendo. (Caswell, 1989; Silvertown y Doust, 1993; Rockwood, 2006).

Con respecto a los valores de lambda reportados para diferentes especies se puede ver que el valor para Ranunculaceae es de 1.52 (entre 0.75 a 4.25); en Mimosaceae 1.002 (0.35 – 1.31); Pinaceae 1.028 (0.99 – 1.09); Euphorbiaceae 1.0085; Agavaceae 1.007 (0.97

– 1.04); Palmaceae 1.11 (1.06 – 1.15); Crasulaceae 1.088 (0.96 – 1.34) y Orchidaceae 1.11 (0.92 – 1.34) Datos tomados de Larson (1992). Nuevamente en este caso los datos para *P. montezumae* mostraron una tasa de crecimiento poblacional muy alta 1.45, por arriba de otras Pináceas y casi a nivel de plantas herbáceas. En términos de $r = 0.37$ ($\ln \lambda = r$), esto es, el número de individuos que se ganan por individuo por generación. Esto nos indica que cada 3 generaciones un árbol contribuye con un individuo al crecimiento poblacional. Esta población crece y esto podría ayudarnos a explicar porque se puede mantener una tasa de ataque por los descortezadores sin que se modifiquen los valores poblacionales. Esta diferencia se puede deber a que en el presente estudio se registraron árboles de tamaño mayor al que en otros casos (87 cm. de DAP).

También, como resultado de la aplicación del programa PopTools (Hood, 2001) se determinaron los autovectores y autovalores de la matriz (Tabla 5). Al observar la tabla de autovectores y autovalores se observa que en la columna de los autovalores, (eigenvalores), el primero presente en la primera categoría, corresponde exactamente al valor de λ y en las categorías inferiores este valor va disminuyendo para alcanzar las cifras más bajas en la categoría de los árboles más longevos. Esto ocurre así por la cantidad de individuos presentes en las diferentes categorías, la primera categoría es la que tiene más individuos y por eso, impacta el valor de λ .

En la columna de autovectores (eigenvectores), también en la primera categoría, por el número de individuos, se obtienen los valores más altos, y junto con la segunda categoría, acumulan cerca del 99 % de la estructura poblacional. En la columna del valor reproductivo, al contrario de las anteriores, la C1, es la que menos valor aporta, debido a que al ser los individuos más jóvenes, la producción de conos es mínima y es en las

categorías C2 y C3, las que aportan un valor mayor, por el número de conos contados en estas y su participación en la fecundidad.

También se determinaron las matrices de sensibilidad y elasticidad (ver Tablas 8 y 9 respectivamente). Los valores de sensibilidad indican que tanto el crecimiento de la población se ve afectado por los cambios en un determinado elemento de la matriz de transición; así mismo los valores de elasticidad indican la sensibilidad del crecimiento de la población a los cambios proporcionales en un elemento dado de la matriz de transición (Busing y Spies, 1995).

Al observar las tablas de sensibilidad y elasticidad, se nota que en la de sensibilidad, los valores más altos y que pueden impactar el valor de λ , son la sobrevivencia de las categorías C1 a C2 y C2 a C3, de manera similar en la tabla de elasticidad es entre las categorías C1 a C1 y C1 a C2, en cuanto a la fecundidad, el impacto que se nota es mucho menor que en la sobrevivencia, ya que los valores obtenidos son mucho más bajos.

C) Escenarios poblacionales

El análisis de los diferentes escenarios para la población de *P. montezumae* tuvo como primera consideración un desarrollo normal de la población, sin tomar en cuenta algún porcentaje de ataque por descortezadores, ni competencia, el resultado fue, un crecimiento poblacional estable. Esto se puede deber a que como la zona de estudio corresponde a un bosque maduro dentro de los terrenos del CICS IPN, no está sometido a explotación intensa, es decir, aunque oficialmente el bosque no está sometido a manejo, se llegó a detectar extracción clandestina de madera, además que se lleva a cabo cierto manejo de pastizales, es decir hay incendios controlados para utilizar el bosque en pastoreo.

Al simular el ataque de los descortezadores, en las diferentes categorías de tallas, con el valor de árboles plagados registrados (8 árboles por cada 5000 árboles), la población se mantuvo estable, no hubo afectación que pudiera comprometer de manera alguna la estabilidad y estructura de la población. Este resultado nos lleva a pensar que el ataque por descortezadores en esa zona, en los niveles que se registraron es algo constante en la población pero que no llega a afectarla, por lo que bajo esas condiciones los descortezadores no representan un peligro real para la población. Las simulaciones siguientes, considerando un ataque, primero 10 veces mayor al registrado (80 árboles plagados de 5000), y posteriormente un ataque masivo, es decir, 800 árboles plagados de 5000, llevó invariablemente a la extinción de la población. Esto nos lleva a pensar que para grados de infestación muy superiores a lo observado en el campo, la población compromete seriamente su estabilidad, por lo que deberá vigilarse estrechamente el estado fitosanitario del bosque para su conservación y permanencia.

La dinámica poblacional de algunas especies de descortezadores puede cambiar y modificar su abundancia en el tiempo (Berryman, 1974). Normalmente la densidad poblacional de los insectos plaga es baja, en un área determinada (Sánchez, 2006). Durante varios años los descortezadores pueden estar atacando árboles, pero el reclutamiento natural compensa estas pérdidas (Raffa *et al.*, 2005). Esta mortandad a nivel del ecosistema puede ayudar a la formación de espacios en el dosel que permite el crecimiento de las plántulas y juveniles, así como el reciclamiento de nutrientes en los árboles muertos (Raffa *et al.*, 2005).

Sin embargo, el problema serio surge cuando hay una irrupción masiva y se incrementa la mortandad a casi el 100% (Amman, 1977), este ataque se da en cientos de hectáreas por algunos años (Raffa *et al.*, 2005). El resultado de este ataque es una alteración

grande del bosque en cuanto a su estructura de edades, tasa de crecimiento y deforestación (Raffa *et al.*, 2005).

Una explicación de esta dinámica es la que asume que hay una capacidad bimodal en la densidad poblacional de los insectos plaga (Raffa, *et al.*, 2005). En etapa endémica, normalmente las plagas están por debajo de una capacidad de carga K donde la población fluctúa (ver Figura D-1). Pero por alguna perturbación ambiental (como una sequía) la densidad poblacional del insecto se puede incrementar y llegar a una segunda capacidad de carga K_1 donde el valor de equilibrio para la población es mucho más alto que el anterior (K) Figura D-1. El crecimiento en este caso está retroalimentado positivamente y la población crecerá (Raffa, *et al.*, 2005).

Esta hipótesis del doble equilibrio puede ser la que explique el resultado que se encontró en la simulación, donde a cierto valor de crecimiento la tasa de ataque se vuelve descontrolada y extermina localmente la población de pinos.

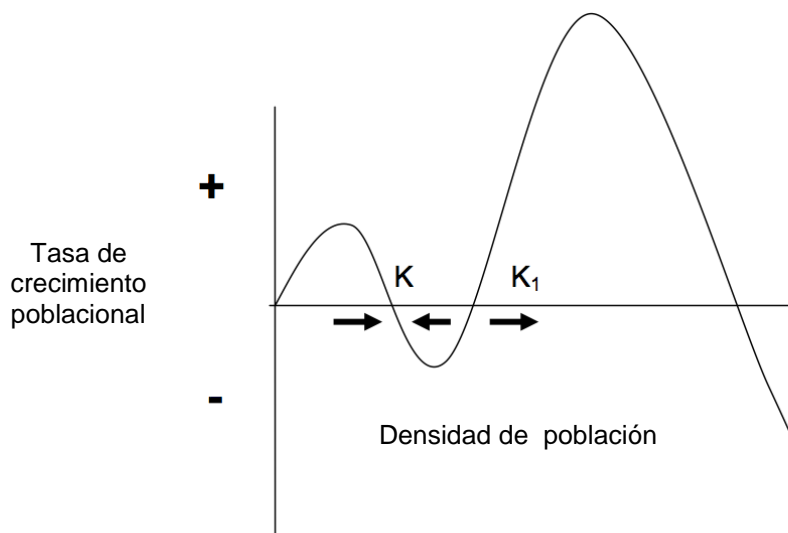


Figura D-1. Curva hipotética de un equilibrio poblacional dual. Las poblaciones de insectos normalmente se encuentran en un punto estable entre las dos flechas K . Sin embargo, un estímulo externo de perturbación puede hacer brincar a la población hacia K_1 y de ahí incrementar la población de forma descontrolada (Tomado de Raffa *et al.*, 2005).

Las siguientes simulaciones fueron hechas con los modelos de densodependencia “*contest*” y “*scramble*”, sin ataque por descortezadores y los resultados llevaron a la población a estabilidad, con algunas fluctuaciones, esto debido principalmente, a que en el modelo “*scramble*”, la competencia simulada es más fuerte, al ser una población vegetal, ésta se lleva a cabo por espacio, por luz, por agua y nutrientes (Smith, 1980; Alvarado 1985; Acosta, 1986; Acosta, 1991; Pérez, 1988; Rockwood, 2006). Las simulaciones siguientes fueron con esos dos modelos densodependientes y con ataque por descortezadores en todas las categorías y el resultado es que en donde el ataque es ligero, se acentúan los efectos de la competencia, que llevan a la población primero a crecer bruscamente pero luego, por el efecto mismo de la competencia, la población decrece fuertemente llegándose a estabilizar en un número muy por debajo de la capacidad de carga, pero en aquellas simulaciones donde el ataque por descortezadores es fuerte, invariablemente lleva a la desaparición de la población, incluso en un periodo corto de tiempo, unas cuantas generaciones. Todo lo anterior nos lleva a pensar, que las condiciones predominantes en la zona de estudio son de competencia, (Smith 1980; Pianka, 1983), por lo que bajo estas condiciones y con la presencia de descortezadores, si no se mantienen bajo control, la población de pinos puede verse seriamente amenazada.

CONCLUSIONES

- Se encontró que la población estudiada corresponde a un bosque maduro, en crecimiento, cuyas edades de los árboles oscilan entre 2 y 106 años.
- La estructura de edades revela que hay mayor número de individuos jóvenes en la población, aunque en cuanto a dominancia los árboles adultos y maduros son los que tienen mayor importancia en la población, por el volumen de madera que representan, con relación al área basal.
- La tasa de crecimiento promedio en la población fue de 0.489 ± 0.089 cm/año.
- El valor de λ para *P. montezumae* en la localidad de estudio fue de 1.4449, que al ser un valor mayor a la unidad, nos indica que la población está creciendo.
- Al simularse el ataque por descortezadores, en las condiciones de campo, el ataque no afecta de manera apreciable la población, pero si éstos se salen de control, como sería bajo las condiciones simuladas de ataque masivo, la población puede verse seriamente amenazada.
- La competencia intraespecífica aumenta el efecto de decrecimiento poblacional y aunado a la presencia del descortezador se pueden eliminar grandes cantidades de árboles en una localidad.

ESTUDIOS A FUTURO

El estudio llevado a cabo y los resultados obtenidos, son válidos para la zona de estudio y si se quiere generalizar el comportamiento de acuerdo al modelo aplicado, deberán hacerse estudios con otras poblaciones y bajo otras condiciones; en la medida que se haga esto, se podrá disponer de datos más completos y poder sugerir estrategias más generalizadas para un manejo del bosque. Además el modelo conlleva ciertas limitaciones, ya que si se quiere un estudio más profundo, deberían analizarse algunos otros factores, como algunas variables ambientales, que en las plantas son muy importantes, como pueden ser presencia de fuegos, condiciones de sequía, humedad del suelo, insolación, etc. (Agren y Zackrisson, 1990).

Otro estudio que puede arrojar datos interesantes podría ser un bosque sometido a explotación forestal y con mayor grado de infestación por descortezadores, como podrían ser las zonas plagadas reportadas por Salinas *et al.* (2004) para el territorio nacional, y analizar el comportamiento de la población bajo estas condiciones.

También pueden analizarse los efectos debidos a la tala clandestina, que si bien en la zona no es tan marcada, si puede llegar a influir; otro factor más puede ser la presencia de fuegos recurrentes, que llegan a utilizarse en el bosque para manejar los pastos y permitir los renuevos para el pastoreo, pueden ser también un factor influyente, ya que pueden salir de control y provocar incendios generalizados que afecten y vuelvan sensibles a los árboles al ataque por descortezadores.

Una limitante fuerte en este tipo de estudios, es la duración de los mismos, al ser los pinos árboles de crecimiento lento y muy longevos, los estudios que se llevan a cabo son muy tardados y quizá sea esta la razón de la poca cantidad de trabajos realizados en este campo, comparados con otro tipo de especies con ciclo de vida más corto. Aquí es donde se acentúa la importancia de la aplicación de los modelos y simulaciones, que pueden resolver en parte ciertas las limitaciones que la población de pinos, por su naturaleza impone.

GLOSARIO

Tasa de mortalidad específica por edad.- Es el porcentaje de individuos de cualquier grupo de edad que mueren durante un periodo de tiempo; es designada como q_x .

Porcentaje de sobrevivencia específica por edad.- Iniciando con un número o cohorte de individuos recién nacidos, se calcula el porcentaje de esta población inicial viva a cada edad por sustracción del porcentaje de muertes en cada edad. La fracción sobreviviente a la edad x da la probabilidad que un recién nacido sobreviva a determinada edad, usualmente se designa como l_x .

Esperanza media de vida.- Es cuánto va a vivir en promedio un individuo hasta la edad x , es igual a la talla media de la cohorte.

Fecundidad.- Es el número de descendientes producidos por un organismo promedio de edad x durante un periodo de edad, se designa como m_x , (Pianka, 1983).

LITERATURA CITADA:

- Ackayaka, H. R., M. A. Burgman y L. R. Ginzburg, 1995, Applied Population Ecology, Principles and Computer Exercises using Ramas Ecolab, 2nd Edition, Applied Biomathematics Inc., NY. Disponible en: http://www.ramas.com/appopn.htm#APE_description Consultado el 15 de Julio de 2009.
- Acosta, M., 1986, Estudio de dispersión de semillas en *Pinus montezumae* Lamb., Tesis Ing. Agr. en bosques, Universidad Autónoma de Chapingo, México.
- Acosta, M., 1991, Modelo de crecimiento para *Pinus montezumae* Lamb. En el CEF San Juan Tetla, Puebla, Tesis Maestría en Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Chapingo, México.
- Agren, J. y O. Zackrisson, 1990, Age and size structure of *Pinus sylvestris* populations on mires in Central and Northern Sweden, *Journal of Ecology*, 78, 1049-1062.
- Alvarado, R., 1985, Tablas de vida de *Pinus montezumae* Lamb bajo condiciones de vivero, Tesis Ing. Agr. Universidad Autónoma de Chapingo, México.
- Amman, G.D. 1977, The role of the mountain pine beetle in lodgepole pine ecosystems: Impact on succession, in: *The Role of Arthropods in Forest Ecosystems* (W.J. Mattson, ed,), Springer-Verlag, pp. 3-18.
- Begon, M. y M. Mortimer, 1981, *Population Ecology. A unified study of animals and plants*, Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Berryman, A.A., 1974, Dynamics of bark beetle populations: towards a general productivity model, *Environ. Entomol.* 3: 579-585
- Billings, R. F., Flores, J. E. y R. S. Cameron. 1996. Los escarabajos descortezadores del pino, con énfasis en *Dendroctonus frontalis*: Guía para la detección aérea. Texas Forest Service Publication 149. 19 p.
- Bosch, C. A., 1971, Redwoods: A Population Model, *Science*, Vol. 172, 23 april, 1971, p. 345-349.
- Brito, M. C. E., 2002, Determinación de la edad aproximada de *Pinus maximinoi* en el núcleo del cerro Uyuca Tesis Ing. Agr., Escuela Agrícola Panamericana. El Zamorano, Honduras.
en:http://www.zamorano.edu/herbario/pag_adicionales/research/018.pdf
Consultado el 5 de mayo de 2009
- Bruna, E. M., and M. K. Oli, 2005, Demographic effects of habitat fragmentation on a tropical herb: Life-table response experiments. *Ecology* **86**:1816-1824.

- Buckley, Y. M., Brockerhoff, E., Langer, L., Ledgard, N., North H. y M. Rees, 2005, Slowing down a pine despite uncertainty in demography and dispersal, *Journal of Applied Ecology*, 42, 1020-1030.
- Busing, R.T. y T. A. Spies, 1995, United States Department of Agriculture Forest Service Pacific Northwest Research Station Research Note PNW-RN-515.
- Calderón, P. N., J. Jasso M., J.J Martínez H., J. Vargas H. y A. Gomez G., 2006, Estimulación temprana del crecimiento del epicotilo en plántulas de *Pinus montezumae* Lamb., Ra Ximai, año/vol.2, No. 3, p.847-864. en: <http://www.uaim.edu.mx/webraximhai/Ej-06articulosPDF/ART%2014%20estimu.pdf> Consultado el 2 de junio de 2009.
- Campelo, F., C. Nabais, H. Freitas, y E. Gutierrez, 2006, Climatic significance of tree-ring width and intra-annual density fluctuations in *Pinus pinea* from a dry Mediterranean area in Portugal, *Ann. For. Sci.* 64: 229–238. en:<http://www.afsjournal.org/index.php?option=article&access=standard&Itemid=129&url=/articles/forest/ref/2007/02/f7024/f7024.html> Consultado en el 15 de junio de 2009.
- Carrión, J. S. y B. Cabezudo, 2003, Perspectivas recientes en la evolución vegetal, *Anales de Biología* 25: 163-198. Universidad de Murcia en: <http://www.um.es/analesdebiologia/numeros/25/PDF/14-PERSPECT.pdf> Consultado el 3 de agosto de 2009.
- Caswell, H., 1989, *Matrix populations models. Construction, analysis and interpretation*, Sinauer Associates, Inc. Publishers, Massachusetts.
- Cohen, F., A. C., 2003, Modelo dinámico de aprovechamiento forestal de *Bursera simaruba* (L.) Sarg. A partir de su estructura poblacional en selva mediana subperennifolia en Calakmul, Campeche, México, Universidad Autónoma de Yucatán, México.
- Compañía Mexicana Aerofoto S.A. de C.V., Original del vuelo No. 3008 Ciudad de México/91 F29- No. 22 Escala 1:15000.
- Critchfield, W. B. y E. L. Little, Jr., 1966, *Geographic distribution of the pines of the World*. U.S. Department of Agriculture. Forest Service. Misc. Pub. 991. Washington, D.C. 97 pp.
- De La Sen, M. y S. Alonso-Quesada, 2008, “Model-Matching-Based Control of the Beverton-Holt Equation in Ecology,” *Discrete Dynamics in Nature and Society*, vol. 2008, Article ID 793512, 21 pages.,. doi:10.1155/2008/793512 En: <http://www.hindawi.com/journals/ddns/2008/793512.cta.html> Consultado el 6 de julio de 2009.

- Earle, C. J., 2006, Conifer-Hunting in Mexico, en:
http://www.conifers.org/topics/mexico_trip.htm Consultado el 27 de Julio de 2009.
- Ebert, T. A., 1999, Plant and Animal Populations. Methods in Demography, Academic Press, USA. 312 p.
- Eguiluz Piedra, T., 1988, Distribución natural de los pinos en México. México, Centro de Genética Forestal, A.C. Nota Técnica No. 1. 6 p.
- Estudioagroforestal.com.ar
en:<http://www.estudioagroforestal.com.ar/bichario/descortezador.html>
Consultado el 20 de abril de 2009.
- Fagerholm, H. y G. Högnäs, 2002, Stability classification of a Ricker model with two random parameters, Adv. in Appl. Probab. 34, no. 1 (2002), 112-127
doi:10.1239/aap/1019160952 en:
http://biblioteca.universia.net/html_bura/ficha/params/id/939035.html Consultado el 7 de julio de 2009.
- Farjon, A., 1998, World Checklist and Bibliography of Conifers, Kew, U.K. Royal Botanic Garden. 212 p.
- Farjon, A. y B. T. Styles., 1997. *Pinus* (Pinaceae). Flora Neotropica 75. New York Botanical Garden.
- Flores, M., J. Jiménez, X. Madrigal, F. Moncayo y F. Takaki, 1971, Memoria del mapa de tipos de vegetación de la República Mexicana, Secretaría de Recursos Hidráulicos, México, D.F. 59 p.
- FRA, 2005 Informe de Recursos Forestales Globales de la FAO (FRA2005). En:
www.fao.org/forestry/site/32038/sp_1 Consultado 4 de mayo de 2009
- Freeman, D.R. y Roussopoulos P.J 1983. Tables for predicting the slash weight of shortleaf pine. General Technical Report NC-93. St. Paul, MN: U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station
- Fuller, H., Carothers, Z. B., Payne W. W. y M. K. Balbach, 1974, Botánica, Nueva Editorial Interamericana, México, p.409.
- García, M.B. y Ehrlén J. 2002. Reproductive effort and herbivory timing in a perennial herb: fitness components at the individual and population levels. American Journal of Botany **89**: 1295-1302.
- Génova, M. y C. Santana, 2006, Crecimiento y longevidad en el pino canario (*Pinus canariensis* Smith.), Invest Agrar: Sist Recur For. 15(3), 296-307.
En:[http://www.inia.es/gcontrec/pub/296-307-\(05\)-Crecimiento_1166008019890.pdf](http://www.inia.es/gcontrec/pub/296-307-(05)-Crecimiento_1166008019890.pdf)
Consultado el 24 de junio de 2009.

- González, R. R., 1989, Diagnóstico fitosanitario de los bosques del CICS-IPN. Informe de actividades Dirección de Estudios de Posgrado e Investigación – Instituto Politécnico Nacional. Instituto Politécnico Nacional edit., México.
- González, R. y A. Camacho, 1990, Los bosques del CICS-IPN, En: Memorias del XI Congreso Mexicano de Botánica, Oaxtepec, Morelos, 30 septiembre al 5 de octubre, p. 302.
- Grime, J. P., 1982, Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación, LIMUSA, México, 291 p.
- Hernández, I., C. Flores, E. Cornejo y S. Valencia, 2003, Crecimiento de tres especies de pino en una plantación establecida en Santiago Comaltepec, Ixtlán, Oaxaca. En: <http://www.uaaan.mx/DirInv/Rdos2003/recforestales/comaltepec.pdf> Consultado el 26 de junio de 2009.
- Herrera, J, 1999, La dendrocronología: Un medio básico para conocer la historia de nuestros bosques. Euskonews & Media 50.zbk 10: 15 – 22
en:<http://www.euskonews.com/0050zkb/gaia5001es.html#articulo> Consultado el 15 de junio de 2009.
- Hutchings, M. J., 1997, The structure of plants populations. En: Plant Ecology, Michael J. Crawly (ed) Blackwell Science, Oxford, chap. 11:325-358.
- Hutchinson, G. E. 1978, An Introduction to Population Ecology, Yale University Press New Haven, CT., 260 p.
- Hood, G. 2001. PopTools EXCEL Add-in. Canberra, Australia, CSIRO. Available from URL [<http://www.cse.csiro.au/poptools/matrices.htm>]. Consultado el 25 de Julio de 2009.
- Larson, J. G., 1992, Estudio demográfico de *Echeveria gibbiflora* DC (Crassulaceae) en el Pedregal de San Ángel, Tesis Facultad de Ciencias UNAM.
- Look, E. E. M., 1950, The Pines of Mexico and British Honduras, South Africa Department of Forestry Bulletin 34. Pretoria Department of Forestry.
- [Madystore.com/images](http://www.madystore.com/images) en: www.madystore.com/images/G_SELL_MEX.jpg
www.sedesol.gob.mx Consultado en línea el 26 de mayo de 2009.
- Margulis L. y K. V. Schwartz, 1982, Los Cinco Reinos, Ed. Labor, España, p. 260-269.
- Márquez, E., 2000, Tablas de Vida en el tiempo: Crecimiento Poblacional,
en:<http://prof.usb.ve/ejmarque/cursos/ea2181/core/demo05.html#top> Consultado el 18 de junio de 2009.
- Martínez, M., 1948, Los pinos mexicanos, 2ª. Edición, Ediciones Botas, México, 362 p.

- Mirov, N. T., 1967, The Genus *Pinus*, New York, Ronald Press, 602 p.
- Moloney, K. A., 1986, A generalized algorithm for determining category size, *Oecologia* (Berlin) 69: 176-180.
- Musálem, M. A. y M. A. Martínez G., 2003, Monografía de *Pinus leiophylla*, INIFAP, México, 85 p.
- Musálem, M. A., 1984, Effect of environmental factors on regeneration of *Pinus montezumae* Lamb., in a temperate forest of México, Ph. D. Disertation, Yale University, 244 p.
- Naylor, T, Balintfy, J., Burdick, D. y K. Chu, 1988, Técnicas de simulación en computadoras, LIMUSA, México, 453 p.
- Nebel, B. y P. Matile, 1992, Longevity and senescence of needles in *Pinus cembra* L. *Trees: Structure & Function*, 6, 156-61.
- Nota Informativa No. 5 Red de Monitoreo de Políticas Públicas-CCMSS, mayo de 2006 en: http://www.ccmss.org.mx/documentos/nota_info_5_inventarios_forestales_nacional_es.doc Consultado el 20 de abril de 2009.
- Océano Uno Color, 1998, Diccionario Enciclopédico, Editorial Océano, España, p. 1078, 1497.
- [Palazón, J. A., 2006, Dinámica de poblaciones: crecimiento de poblaciones multietáneas, en: http://fobos.bio.um.es/palazon/ecologia/dinpobIII.pdf Consultado el 10 de junio de 2009.](http://fobos.bio.um.es/palazon/ecologia/dinpobIII.pdf)
- Pérez, B. J.L., 1988, Estimación de la producción de conos de *Pinus montezumae* Lamb. en el CEF San Juan Tetla, Puebla, Tesis Ing. Agr. en bosques, Universidad Autónoma de Chapingo, México.
- Pianka, E. R., 1983, *Evolutionary Ecology*, 3rd. Edition, Harper & Row, USA, 416 p.
- Price, R. A., J. Olsen-Stojkovich & J. M. Lowenstein, 1987, Relationships Among the Genera of Pinaceae: An Immunological Comparison, *Systematic Botany*, Vol. 12, No. 1, pp. 91-97.
- Raffa. K. R., Aukeman B.H., Erbilgin N., Klepzig K.D. y K. R. Wallin, 2005, Interactions among conifer terpenoids and bark beetles across multiple levels of sacle: An attempt to understand links between population patterns and physiological process. *Rec. Adv. Phytochem.* 39: 80-118.
- Rabinovich, J. y G. Halftter (Compiladores), 1979, *Tópicos de Ecología Contemporánea*, Fondo de Cultura Económica, México, p. 137-154.

- Reich, P.B., Kloeppel, B.D. Ellsworth, D.S. y M.B. Walters, 1995, Different photosynthesis- nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. *Oecologia*, 104: 24-30.
- Richardson, D. M. (Ed.), 1998, *Ecology and Biogeography of Pinus*, Cambridge University Press, Cambridge, p. 3-46, 137-149.
- Rockwood, L. L., 2006, *Introduction to Population Ecology*, Blackwell Publishing, U.K., 339 p.
- Rzedowski, J., 1978, La vegetación de México, LIMUSA, México, p. 283-302.
- Rzedowski, J. y G.C Rzedowski, 1979, Flora Fanerogámica del Valle de México, Vol. 1, CECSA, México, p.14-18, 68.
- Sáenz, S., 2004, “Atacan la plaga “mexicanus” en Zirahuén”, Agencia CUASAR, 25 de febrero de 2004. en: <http://www.mimorelia.com/vernota.php?id=3015>
Consultado el 20 de abril de 2009.
- Salazar, G. J., Vargas, H. J., Jasso, M. J., Molina, G. J., Ramírez, H. C. y J. López U., 1999, Variación en el patrón de crecimiento en altura de cuatro especies de *Pinus* en edades tempranas. *Madera y Bosques* 5(2):19-34
En:<http://www.ecologia.edu.mx/publicaciones/resumenes/5.2/pdf/Salazar%20et%20al%201999.PDF> Consultado el 25 de junio de 2009.
- Salinas-Moreno, Y., Mendoza M. G., Barrios M. A., Cisneros, R., Macías-Sámamo, J., y G. Zúñiga, 2004, Areography of the genus *Dendroctonus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in Mexico, *Journal of Biogeography*, 31: 1163-1177.
- Sánchez, S. H., 2006, Comparación de las estructuras genéticas poblacionales del descortezador *Dendroctonus valens* Leconte (Coleoptera:Curculionidae: Scolytinae) y su huesped *Pinus lawsonii* Rozel (Pinaceae), Tesis de Maestría, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN, México.
- Scheffler, W. C., 1981, *Bioestadística*, Fondo Educativo Interamericano, México, 267 p.
- Siepielski, A.M. y C.W. Benkman. 2008. Seed predation and selection exerted by a seed predator influence subapline tree densities. *Ecology* 89: 2960-2966.
- Silvertown, J.W. y J. L. Doust, 1993, *Introduction to Plant Population Biology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. 1-14, 72-106.
- Slideshare.net en: <http://www.slideshare.net/amfeli/tema-1-modelos-y-simulacin>
Consultado el 2 de noviembre de 2009.

- Smith, R. L., 1980, Ecology and Field Biology, 3rd. Edition, Harper & Row Publishers, New York, 835 p.
- Soulé, E. 1986. Conservation biology: the science of scarcity and diversity. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts., 584 p.
- Stewart, W. N. y G. W. Rothwell, 1993, Paleobotany and the Evolution of Plants, 2nd Edition, Cambridge University Press, 535 p.
- Stewart, W. N. 1983, Paleobotany and the Evolution of the Plants, Cambridge: Cambridge University Press, 521 p.
- Sutton, D. B. y N. P. Harmon, 2000, Fundamentos de Ecología, LIMUSA, México, p.25-27.
- Suzán-Azpiri, H., Sánchez-Ramos G., Martínez-Avalos J.G., Villa-Melgarejo S. y Franco M. 2003. Population structure of *Pinus nelsoni* Shaw, an endemic pinyon pine in Tamaulipas, Mexico. Forest Ecology and Management 165:193-203.
- Watkinson, R. A., 1997, Plant Population Dynamics, en Plant Ecology: 359-401
- Zúñiga G., Mendoza-Correa, G., Cisneros, R., & Salinas-Moreno, Y., 1999, Zonas de sobreposición en la áreas de distribución geográfica de las especies mexicanas de *Dendroctonus* Ericsson (Coleoptera: Scolitydae) y sus implicaciones ecológico-evolutivas. Acta Zoológica Mexicana (Nueva serie), 77, 1-22.