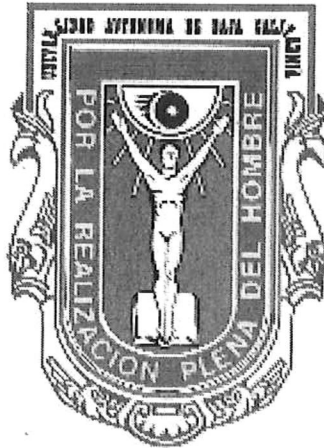


**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE
BAJA CALIFORNIA**

FACULTAD DE CIENCIAS



**MODELOS DE CRECIMIENTO PARA LA ESTIMACIÓN DE LA
EDAD CON APLICACIÓN EN EL CIRIO
(*Fouquieria columnaris*)**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
EN MANEJO DE ECOSISTEMAS DE ZONAS ÁRIDAS**

PRESENTA

ZAIRA RAMÍREZ APUD LÓPEZ

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE
BAJA CALIFORNIA**

FACULTAD DE CIENCIAS



**MODELOS DE CRECIMIENTO PARA LA ESTIMACIÓN DE LA
EDAD CON APLICACIÓN EN EL CIRIO**
(Fouquieria columnaris)

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
EN MANEJO DE ECOSISTEMAS DE ZONAS ÁRIDAS**

PRESENTA

ZAIRA RAMÍREZ APUD LÓPEZ



Ensenada, B.C

Junio del 2002.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS

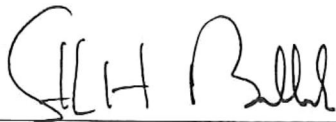
MODELOS DE CRECIMIENTO PARA LA ESTIMACIÓN DE EDAD
CON APLICACIÓN EN EL CIRIO
(Fouquieria columnaris)

TESIS
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
EN MANEJO DE ECOSISTEMAS DE ZONAS ÁRIDAS

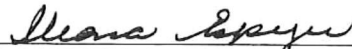
PRESENTA

ZAIRA RAMÍREZ APUD LÓPEZ

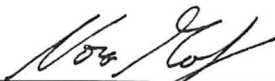
APROBADA POR



DR. STEPHEN HOLMES BULLOCK RUNQUIST
DIRECTOR DE TESIS



DRA. MARTHA ILEANA ESPEJEL CARBAJAL
ASESOR



DRA. NORA ELISA MARTIJENA ADINET
ASESOR



M. C. JORGE SEPÚLVEDA BETANCOURT
ASESOR

*A la gran mujer que es mi madre.
Contigo comparto mis pequeños logros que son
tuyos también.
Gracias Ale*

A mi familia

A mis amigos

AGRADECIMIENTOS

De manera muy especial quiero agradecerle al Dr Stephen Bullock por la dirección de esta tesis, por proponerme este tema para la tesis y por todo el apoyo logístico económico y emocional que me brindó durante la realización de mis estudios de Maestría.

Agradezco a mis asesores Dra Ileana Espejel, Dra. Nora Martijena y M. C Jorge Sepúlveda por las valiosas aportaciones que realizaron para obtener el producto final de este trabajo.

Al Dr. R. Turner y R Hasting y así como también al M. C Martín Escoto por permitirme utilizar sus datos en los análisis de este trabajo.

A José Luis Aguilar por los comentarios hechos al escrito.

A los catedráticos de la facultad, maestros y compañeros por todas las vivencias compartidas.

A mis amigos y familiares por su constante apoyo durante mi estancia en esta ciudad.

A Mario Salazar por su valioso apoyo en campo y sobre todo por su amistad.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca - crédito otorgada para la realización de mis estudios de Maestría.

Al Servicio Nacional de Pesca y Vida Silvestre (Fish and Wildlife Service) de Estados Unidos por la beca complementaria brindada (convenio USFWS - SEMARNAP: 1448 - 98210 - 99 - G339).

Al Centro de Investigación y Educación Superior de Ensenada (CICESE) por el apoyo logístico proporcionado para el trabajo de campo.

Al Area de Protección de Flora y Fauna del Valle de los cirios por su apoyo a este trabajo de tesis.

A todas y cada una de las personas que de alguna manera estuvieron apoyándome en esta aventura, mil gracias de corazón.

RESUMEN

El cirio (*Fouquieria columnaris*) es una planta leñosa suculenta, casi endémica y común en el desierto del centro de Baja California. Es una especie prioritaria para su estudio dado su alto valor turístico, histórico y como planta de ornato o madera decorativa. Esta tesis contribuye a los fundamentos para su manejo sostenible con estimaciones de edad por varios métodos basados en el análisis del patrón de crecimiento. Los datos utilizados fueron los de Turner y colaboradores (no publ.), con un intervalo de 27 años, de sitios cerca de Cataviñá y Punta Prieta, más otros datos presentados por Escoto (1999). Por el grado de variabilidad que presentaron la altura y la longitud, se consideró la altura como la dimensión más adecuada para estimar la edad.

El patrón de crecimiento fue analizado primero entre plantas pequeñas (hasta 1.5 m altura) encontrando que no hubo indicación de tendencias no lineales en esta etapa.

El patrón de crecimiento entre todos los individuos (0 – 12 m) fue analizado por contadas categorías definidas por el número de individuos (10, 20 y 40) o por intervalos de altura (0.5, 1 y 2 m). por otro lado se aplicaron ajustes no lineales a unas ecuaciones explícitas con todos los datos por individuo y con los promedios por clase. En general, el crecimiento aumentó rápidamente en altura en las plantas pequeñas hasta alcanzar un máximo alrededor de los 1 – 3 m, luego disminuyó paulatinamente. El promedio del máximo crecimiento fue alrededor de 0.05 m año⁻¹ y el crecimiento de las plantas más altas fue alrededor de 0.010 m año⁻¹. el modelo más simple que ajustó bien los datos fue: $Crecimiento = 0.065 * Altura * e^{(-0.465 * Altura)}$.

Las primeras estimaciones de edad se obtuvieron por tablas de sumas acumuladas: las curvas de edad – tamaño resultantes fueron semejantes entre las varias agrupaciones de datos pero las diferencias fueron cerca de 20 años a alturas de 0.25 – 4 m y aumentaron en forma continua a alturas arriba de los 6.5 m. Por otro lado, las curvas basadas en los ajustes mostraron diferencias de cerca de 15 años a todas las alturas arriba de 1 – 2 m. En general, estos datos y métodos señalaron que en 25 años se pueden esperar plantas de 0.2 – 0.5 m, que en 100 años se pueden esperar plantas de 2.2 – 3.5 m y que plantas de más de 10 m de altura probablemente tienen más de 300 años de edad.

Los métodos estándares arriba mencionados no permiten estimar el probable error o variación en la edad estimada, aunque los datos de campo muestran diferencias notorias entre los individuos en la tasa de crecimiento y que estas diferencias persisten muchos años (“autocorrelación”). Por lo tanto se investigaron las tendencias y la variabilidad a través de un programa de computación (CRECE8), el cual simula individuos, con crecimientos tomados de los datos de campo de manera aleatoria-estratificada, con o sin algún factor de autocorrelación. Con el valor de autocorrelación encontrado por escoto (1999), este método dio un rango de variación en la edad (para incluir el 90% de los individuos) de 125 – 400 años para una altura de 7.5 m.

Este estudio da una pauta para la discusión de probabilidades y problemas en el manejo del cirio. La variabilidad en la relación tamaño – edad sugiere la poca factibilidad de cosechar troncos de manera sostenible. Las tendencias promedio demuestran un crecimiento demasiado lento para el aprovechamiento comercial de las poblaciones naturales. Aunque habría un porcentaje de plantas con un crecimiento mucho más rápido, no se puede identificarlos a simple vista.

Por otro lado, los métodos demostrados en este estudio deberían ser aplicables al análisis de una gran variedad de especies en la península bajacaliforniana (por ej. el cardón, las palmas) u otros ecosistemas (por ej. el Karoo sudafricano, la puna sudamericana).

ABSTRACT

Cirio (*Fouquieria columnaris*) is a succulent woody plant that is almost endemic to and common in the central desert of Baja California peninsula. The species has priority for study because of its value for tourism, ecological importance, for local use and as an ornamental plant or decorative wood. This thesis contributes technical tools needed for sustainable management by using several methods to estimate age based on growth trends. The field data were obtained from Turner and collaborators, for an interval of 27 years at sites near Cataviñá and Punta Prieta, and from the data presented by Escoto (1999). Due to the difference in variance between measures of height and total stem length, height was considered the most adequate for estimating age.

The growth trend of small plants (0.05 to 1.5 m) was analyzed first, and showed only a linear increase in growth rate, with no apparent non-linear tendency.

The growth trend among all individuals (0 – 12 m) was analyzed by grouping the data into a small number of categories based on number of individuals (10, 20 and 40) or height intervals (0.5, 1 and 2 m). Also, explicit non-linear curves were fit to the data for all individuals and to the category means. In general, growth increased rapidly with height, reaching an maximum between 1 and 3 m height, then diminished slowly. The mean of the maximum rate was about 0.05 m y^{-1} and growth of the tallest plants was about 0.010 m y^{-1} . The simplest model that gave a good fit to the data was: $Growth\ rate = Height * e^{(-0.465 * Height)}$.

Age estimates were obtained first from the size-growth tables by simple cumulative sums. The size-age curves resulting from the various tables were similar but the differences were c.20 y at heights of 0.25 – 4 m, and increased progressively at heights over 6.5 m. As a second approximation, the summation was made more precise by using the fitted growth curve, which allowed very narrow size categories. The resulting size-age curves showed differences of c. 15 y at all heights above 1 – 2 m. In general, these methods suggested that at 25 y, plants may average 0.2 – 0.5 m height; at 100 y, plants may average 2.2 – 3.5 m; and plants more than 10 m tall are probably more than 300 y old.

The above-mentioned, standard methods do not permit estimation of the probable error or variation in the estimated age, although the field data show notorious differences among individuals in growth rates and that these differences persist for many years (i. e., individuals autocorrelated). To address this problem, the present study examined trends and variability by means of a computer program (CRECE8), which simulates individuals, with increments taken from the field data by a stratified-random algorithm, with or without an autocorrelation factor. Using the autocorrelation reported by Escoto (1999), this method showed that age estimates which include 90% of the plants of a given height would be 125 – 400 y for plants of 7.5 m height.

The results of this study contribute to the discussion of the possibilities and problems in the management of cirio. The estimated variation in the size-age relation suggests that a sustained harvest scheme is hardly feasible. Even the mean trend shows growth too slow for commercial exploitation of natural populations. Although a small percentage of plants may growth very fast, these cannot be identified by sight.

These methods demonstrated in this study should also be applicable to analyzes of a great variety of other species in Baja California peninsula (e. g., cardón, palms) or other ecosystems (e. g., the South African karoo or the South American puna).

CONTENIDO

RESUMEN

ABSTRACT

INTRODUCCIÓN.....	1
Crecimiento y Edad	4
Altura y Longitud	6
Individuos pequeños.....	7
Modelos.....	8
ANTECEDENTES BÁSICOS DE LA ESPECIE.....	10
Distribución.....	10
Biología.....	10
Historia del manejo	11
OBJETIVO GENERAL.....	13
OBJETIVOS PARTICULARES.....	13
JUSTIFICACIÓN.....	14
AREA DE ESTUDIO.....	15
METODOLOGÍA.....	16
Altura vs Longitud.....	16
Crecimiento.....	17
<u>Individuos pequeños</u>	17
<u>Agrupaciones y Modelos</u>	18
Tamaño edad.....	21
<u>Cuadros promedio</u>	21
<u>Función explícita</u>	21
<u>Simulación</u>	21
RESULTADOS.....	24
Altura vs Longitud.....	24
Relación crecimiento – tamaño.....	25
<u>Plantas pequeñas</u>	25
<u>Agrupaciones</u>	29
Por número de individuos.....	29
Por rangos de altura.....	32
Intervalos desiguales de altura.....	33
<u>Ajuste de curvas explícitas</u>	36
Estimación de edad.....	41
<u>Estimaciones por categorías</u>	41
<u>Estimaciones con modelos de crecimiento</u>	44
<u>Estimaciones por simulación</u>	46
Normalidad.....	48
Autocorrelación.....	49
DISCUSIÓN.....	52
¿Cómo medir el crecimiento?.....	55
Patrones generales de crecimiento.....	55

<i>Plantas pequeñas</i>	55
<i>Análisis con agrupaciones</i>	55
<i>Análisis sin agrupaciones</i>	57
Estimaciones de la Edad.....	59
<i>Crecimiento por categorías</i>	59
<i>Crecimiento con una función explícita</i>	59
<i>Por técnica de simulación</i>	60
Normatividad e implicaciones del presente trabajo.....	62
CONCLUSIONES.....	64
REFERENCIAS.....	66
ANEXO	

INDICE DE CUADROS Y FIGURAS

Lámina 1. Fotografía del desierto con cirios grandes

Lámina 2. Mapa de la distribución del cirio en la península de Baja California. Los puntos señalan la localización de los cuadrantes de Turner *et al.*

Figura 1. Comparación entre las dimensiones altura y longitud, de la relación crecimiento – tamaño.

Figura 2. Relación crecimiento – altura en plantas con altura menor a los 0.5 m.

Figura 3. Residuales de la relación crecimiento – altura en plantas de < 0.5 m.

Figura 4. Relación crecimiento – altura en plantas con altura menor a los 1.5 m.

Figura 5. Residuales de la relación crecimiento – altura en plantas de < 1.5 m.

Figura 6. Comparación de tendencias a < 0.5 m y < 1.5 m de altura.

Figura 7. Promedios de crecimiento con datos agrupados por número de plantas.

Figura 8. Cocientes de variación en el crecimiento, con categorías por número de plantas.

Figura 9. Promedios de crecimiento con datos agrupados por intervalos iguales de altura.

Figura 10. Cocientes de variación en el crecimiento, con categorías por intervalos de altura.

Figura 11. Promedios de crecimiento con datos agrupados por intervalos desiguales de altura.

Figura 12. Número de plantas agrupadas en las diferentes categorías de altura.

Figura 13. Relación crecimiento – altura con el dato para cada planta (n = 245).

Cuadro 1. Ajustes de los modelos de Ecuaciones 1 y 2 a diferentes conjuntos de datos.

Figura 14. Curvas ajustadas de la Ecuación 2, para los datos sin promediar y los promedios por N = 20 y 1 m.

Figura 15. Análisis de residuales de los ajustes de la Ecuación 2, con A) categorías de N = 20, B) categorías de 1 m y C) todos los datos sin promediar.

Figura 16. Relación edad – tamaño, basada en las tablas de crecimiento promedio por categorías de N plantas.

Figura 17. Relación edad – tamaño, basada en las tablas de crecimiento promedio por intervalos de altura.

Figura 18. Relación edad – tamaño, basada en las tablas y la Ecuación 2 con los datos sin promediar.

Figura 19. Relación edad – tamaño, basada en la Ecuación 2 ajustada a promedios por categorías y a todos los datos sin promediar.

Cuadro 2. Rangos de variación (m / años) para las curvas obtenidas de las diferentes categorizaciones en la estimación de edad.

Figura 20. Autocorrelación realizada en las simulaciones, para niveles del factor de autocorrelación especificado.

Figura 21. Sesgo de la distribución de frecuencias de la altura en las simulaciones, para los niveles de autocorrelación especificada de 0.0 y 0.7.

Figura 22. Medianas de la relación tamaño – edad en las simulaciones, para diferentes niveles de autocorrelación (promedio entre todas las corridas repetidas a diferentes valores de los otros factores especificados).

Figura 23. Amplitud de la altura, que incluye el 90% de los individuos, en relación con la edad y la autocorrelación (promedio entre todas las corridas repetidas a diferentes valores de los otros factores especificados).

Figura 24. relación edad – altura, mostrando la mediana y los extremos que abarcan 95% y 99% de los individuos simulados.

INTRODUCCIÓN

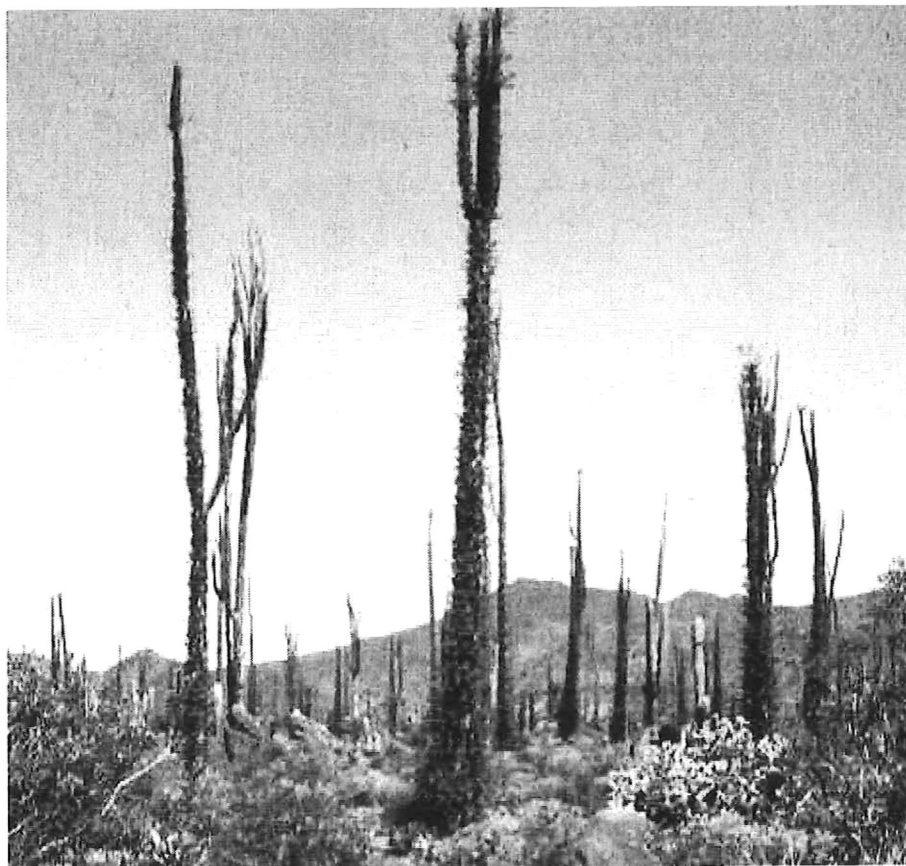
El cirio (*Fouquieria columnaris*) es una de las especies que más destaca en el desierto de la península bajacaliforniana, por su arquitectura tan peculiar (Lámina 1), su biomasa individual y poblacional y su frecuencia en paisajes diversos endémicos del Noroeste de México. Aunque existe interés por aprovechar las poblaciones naturales, todavía se desconocen muchas de sus funciones en el ecosistema así como aspectos fundamentales de su biología que se requieren conocer para tomar decisiones administrativas adecuadas sobre el manejo de la especie y su hábitat.

Conocer la edad de los individuos de una especie posee importantes aplicaciones en el área de la conservación, especialmente para el manejo. La tasa de establecimiento de los individuos de la población (Shreve, 1910), las estimaciones de estructura y dinámica de las clases de edad ayudan a evaluar la situación en la que se encuentra la población. Si la mayoría de los individuos presentan edades avanzadas y hay poco reclutamiento, muy probablemente, la población estará disminuyendo. Por el contrario, cuando los individuos jóvenes son relativamente abundantes podría ser señal de que la población aumenta. Para determinar la situación de la población se debe analizar su variación e implicaciones en el tiempo.

Un caso notorio es el del saguaro (*Carnegiea gigantea*), una cactácea gigante de Arizona, en el cual se ha detectado una aparente inestabilidad en sus poblaciones que ha preocupado a los científicos por tratarse de una especie dominante y un indicador de perturbaciones en el desierto sonorense. Además, es una especie “carismática” (Niering *et al*, 1963) muy importante para la gestión de la conservación de dicho desierto. Por esta razón, se ha intentado reconstruir la historia de sus poblaciones, a través de estudios sobre la estimación de la edad (Hastings y Alcorn, 1961;

Steenbergh y Lowe, 1983; Pierson y Turner, 1998), para evaluar los efectos generados por los cambios en el manejo - especialmente del ganado- así como por algunos factores climáticos.

Lámina 1. Fotografía del desierto con cirios grandes.



Las especies que poseen un alto valor comercial para un aprovechamiento forestal, como es el caso de la palmilla en Baja California (*Yucca schidigera*), los estudios de estimación de edad sirven para determinar los ciclos de corte de la especie, así como las tablas de producción (Sepúlveda, 1994). Comanor y Clark (1988) calcularon la productividad neta de la población en un periodo de tiempo, a través de la tasa de crecimiento del tallo, la biomasa de las hojas y el volumen del tallo. Concluyeron que los planes de manejo deben derivarse de los patrones de altura y asociarse con los patrones de crecimiento de las hojas.

Crecimiento y Edad

Los anillos de crecimiento anual que se desarrollan en algunas especies leñosas proporcionan el dato de la edad exacta que posee un determinado individuo. Sin embargo, hay muchas especies leñosas que no presentan tales anillos. En las especies de larga vida que se desarrollan en las zonas áridas, no es factible el seguimiento directo individual por su misma longevidad, ni hay rasgos anatómicos o morfológicos anuales que permitan medir el paso del tiempo. Por lo tanto, una opción es la estimación de la edad por medio de la tasa de crecimiento. Este es el caso para muchas especies suculentas y árboles tropicales (Shreve, 1910; Lieberman y Lieberman, 1985; Sarukhán *et al.*, 1985).

La generación de las bases de datos para las especies de larga vida debe hacerse por medio de mediciones repetidas de individuos marcados (por ej. Humphrey y Humphrey, 1990). Una variante que permite usar individuos no etiquetados ni mapeados, pero si reconocidos individualmente, es por medio del uso de fotografías repetidas en diferentes años y calibradas alguna vez para cada individuo (Shreve, 1910; Tschirley y Wagle, 1964; Escoto, 1999, ver Escoto y Bullock, en prensa).

Para estimar la edad de un individuo se utilizan mediciones, según la forma de la especie, puede ser la biomasa, el diámetro del tallo (el DAP de los forestales), la altura o la longitud (Shreve, 1910, Hastings y Alcorn, 1961; Lieberman y Lieberman, 1988; Sepulveda, 1994; Pierson y Turner, 1998). Las dos últimas han sido usadas para el cirio (*Fouquieria columnaris*) en Baja California (Humphrey y Humphrey, 1990; Escoto y Bullock, en prensa), quienes analizan los patrones que presentan (Escoto y Bullock, en prensa) estiman la relación tamaño - edad por medio de diferentes

modelos que relacionan con la tasa de crecimiento, el tamaño y el tiempo (Lieberman y Lieberman, 1985; Humphrey y Humphrey, 1990; Pierson y Turner, 1998).

Algunos estudios en otras especies han tratado la variabilidad entre individuos, con la tasa de crecimiento y con las estimaciones de edad, aunque es difícil definir si estas variaciones se presentan por factores genéticos o ambientales (Sarukhán *et al.*, 1985). En una población del cirio, Escoto y Bullock (en prensa) encontraron que el 40% de la variación entre individuos puede explicarse a través de unos pocos rasgos ambientales medidos de manera simple. También encontraron que una misma planta tiende a seguir un ritmo de crecimiento, sea alto o bajo, sobre periodos de varios años o décadas, con un factor de autocorrelación individual muy fuerte. El promedio de crecimiento en la población es un indicador débil, sobre todo, para su aplicación en la estimación de la edad de individuos.

Altura y Longitud

La altura es usada frecuentemente en estudios para determinar la edad. Algunos autores utilizan esta dimensión por ser fácil de obtener, al mismo tiempo que puede existir una correlación estrecha entre la altura y otras dimensiones como el área fotosintética, el volumen de reservas almacenadas, la cobertura de la copa o el volumen de madera aprovechable. Sin embargo, la altura podría ser una medición que subestime o sobrestime el crecimiento (y la edad) de especies que presentan varias ramificaciones, como es el caso del cirio y de otras especies leñosas y suculentas. La razón de prestar atención a este posible error es que el crecimiento anual en una especie ramificada no sólo se presenta en el incremento anual del tallo principal, sino que se encuentra distribuido en las diferentes ramificaciones del individuo. Surge entonces la duda, si la repartición del crecimiento en las ramas es o no el mismo durante el transcurso de un año, o si es constante a lo largo de varios años. Aunque más laborioso, podría ser mejor medir el crecimiento en todas las ramas. Tomando en cuenta que la estimación de la edad en los individuos se hace con base en la tasa de crecimiento que se obtiene, es necesario evaluar la longitud como indicador dentro de los modelos de crecimiento.

En el caso del cirio, la altura es la medición que representa el tamaño desde la base hasta el ápice de la planta, en tanto que la longitud se determina como la sumatoria del tallo principal junto con las ramificaciones axiales, y ambas han sido utilizadas en esta especie. Sin embargo, falta conocer el patrón de variabilidad de ambas medidas dasométricas para definir la medición que presenta un menor grado de variación y por ende sirva como un mejor indicador en los modelos de crecimiento para la estimación de la edad en el cirio.

Individuos pequeños

Humphrey y Humphrey (1990) estimaron las edades de cirios en Baja California, basándose en el crecimiento en altura de 19 plantas observadas durante 17 años, con tamaños iniciales de 2.2 m a 12.3 m. Para estimar la edad, asumieron que la tasa de crecimiento es constante desde la germinación y aplicaron la tasa de crecimiento promedio a todos los individuos. Con esta base, Humphrey (1991) estimó la edad del cirio más alto en 713 años, a pesar de que ese individuo mostró un crecimiento mucho mayor que el promedio.

Escoto y Bullock (en prensa) observaron que la tasa de crecimiento del cirio aumenta con el tamaño de la planta en los individuos menores a 1.5 m. También observaron que tal relación entre el crecimiento y la longitud no se presenta en los individuos mayores de 1.5 m. Esto demostró que el método de Humphrey y Humphrey (1990) tenía que ser modificado, y destacaba la necesidad de considerar a los individuos pequeños en su relación crecimiento - tamaño.

Modelos

Los modelos basados en técnicas determinísticas proveen estimaciones “aceptables” de la edad, siempre y cuando la variación entre individuos sea pequeña o esté bien relacionada con algún factor que sea evaluable (tamaño, rasgos del sitio) y los datos sean agrupados apropiadamente. Tal es el caso del modelo de la técnica de pasaje del tiempo, la cual se basa en el lapso de tiempo en que un individuo pasa de una clase a otra. Los valores son sumados en todos los intervalos de clases para poder producir una curva de crecimiento. Esta técnica presenta complicaciones si la elección del tamaño de clases no cuenta con suficientes datos (Lieberman y Lieberman, 1985).

Shreve (1910) estimó la edad del saguaro con base en la tasa de crecimiento de la altura, y observó que el crecimiento varía entre plantas de diferente tamaño. Shreve usó una curva (ajustada "a ojo") para representar la relación entre el crecimiento y la altura en un año. Luego obtuvo la relación altura - edad al sumar el crecimiento a través del tiempo. Al aplicar esta relación a diferentes individuos se asume que todos los individuos conforman a la relación “promedio”. En este estudio, los individuos seleccionados no tenían ramificaciones, por que el autor menciona que la producción de ramas causa una alteración en la tasa de crecimiento. Por otro lado, supone que hay diferencias según el clima y las localidades. El mismo Shreve (op cit.) reconoció que existen grandes diferencias en el crecimiento del saguaro en distintos sitios. Por lo mismo, en estudios posteriores, se ha estimado la edad del saguaro mejorando el muestreo y el análisis. La técnica de ajuste de los datos ha progresado de promedios por intervalo (Hastings y Alcorn, 1961), al ajuste de una función explícita (Turner 1990). También, se han presentado diferentes curvas altura - crecimiento para diferentes sitios (Pierson y Turner 1998). Estas fueron fortalecidas con muestras muy grandes y verificando las estimaciones de edad usando datos de crecimiento de dos periodos.

Asimismo, se combinaron los individuos dentro de clases de altura y se ajustaron las curvas de crecimiento a los promedios de las clases. Pierson y Turner (1998), tomaron el tamaño del individuo como la media durante el intervalo de estudio.

Lieberman y Lieberman (1985) proporcionaron una técnica de simulación (tipo “bootstrap”) para la construcción de curvas de tamaño - edad, tratándose en este caso de árboles de selva tropical húmeda. Esta técnica simula el crecimiento de árboles individuales de manera probabilística. Se basa en una matriz originada de los propios datos de campo que registra el tamaño de individuos marcados en un año y en algún otro posterior. Para construir la curva de crecimiento individual, se simula el incremento de tamaño mediante la elección de un dato al azar (usando la matriz de datos) entre un pequeño grupo de individuos de más o menos la misma talla. Al simular muchos individuos, cada uno por muchos años, se obtiene información para estimar no solamente el promedio de la relación tamaño - edad (que es comparable con las otras técnicas mencionadas), sino también límites de confianza y otros atributos de la variación en la relación. Esta técnica tiene otras ventajas, como es el no establecer clases fijas para promediar y el no depender de las técnicas de ajuste de curvas. Así, representa (mejor que una curva ajustada) las etapas de vida que presentan cambios rápidos en la tasa de crecimiento. Sin embargo, tal como otras técnicas, no incorpora la autocorrelación sino que asume una variación aleatoria en la tasa de crecimiento entre todos los individuos de tamaño parecido.

ANTECEDENTES BÁSICOS SOBRE LA ESPECIE

Distribución

El área principal de distribución del cirio se presenta dentro de la Península de Baja California en una región la cual comienza al este de San Quintín y se extiende hacia el sur hasta el Volcán Tres Vírgenes, el cual se ubica al este de San Ignacio (Humphrey, 1974; Lámina 2). Las poblaciones se presentan de forma discontinua y abarcan una extensión norte - sur de cerca de 400 km y en un sentido este - oeste unos 120 km (Humphrey, 1974). También el cirio ocupa una pequeña área del estado de Sonora, así como de la Isla Angel de la Guarda (Turner *et al.*), 1995). El cirio se reporta como un componente florístico típico de la zona y un componente común de la vegetación (Delgadillo, 1998). El cirio está ausente o muy escaso en suelos salinos, donde se presentan condiciones extremas de viento, frío, calor o sequía, la distribución local del cirio puede estar limitada con relación a la exposición de las laderas u otros rasgos fisiográficos (topografía, altitud, aridez etc.); tampoco prospera en arroyos activos.

Biología

El cirio se caracteriza por tener un tallo columnar y cónico, el cual puede llegar a rebasar los 12 m de altura (el récord publicado es de > 26 m; Humphrey 1991). El volumen del tallo principal está formado de tejido suculento, así como de tejido leñoso, el cual forma un tubo rígido, que no se expande o contrae a diferencia de las cactáceas (Henrickson, 1975). Con el tiempo el tronco principal puede llegar a ramificarse, de modo tal que la planta sigue creciendo con dos o varios ejes verticales (Lámina 1). Además desarrolla ramas laterales no suculentas las cuales dan la producción de espinas y pequeñas ramas cortas de las cuales se generan la mayoría de las hojas.

La planta produce hojas de corta vida en cualquier mes, según la disponibilidad de agua, pero la elongación de los tallos suculentos ocurre a consecuencia de las lluvias invernales. El periodo de floración se presenta durante el verano y la dispersión de las semillas empieza en noviembre (Humphrey y Humphrey, 1969; Humphrey, 1974).

Historia del Manejo

En la mayoría de las zonas de distribución del cirio son comunes los asentamientos humanos que basan parte de su economía en el uso de los recursos naturales. Antes de los 80's (J.L. Aguilar-Rodríguez, com. pers. Oficina de la Zona Marítima y Terrestre Federal, SEMARNAT, Ensenada) se permitía la extracción limitada de madera muerta sin permisos. En los 90's ya era necesario un permiso y se recibieron dos solicitudes, siendo aprobada una por el volumen de una tonelada, aunque al aparecer, el permiso no se ejerció (J.L. Aguilar-Rodríguez com. pers.). Por otro lado, se tiene conocimiento de que hubo y continúa la extracción clandestina pero, no se ha documentado.

Recientemente, el programa de Diversificación Productiva en el Sector Rural (INE-SEMARNAP, 1997), menciona al cirio, entre otras pocas especies notorias en el ámbito nacional, como una de las especies prioritarias en programas de conservación, recuperación y de aprovechamiento. Es notable que parte del área de distribución de esta especie fuera protegida en un decreto de área natural protegida de más de 2.5 millones de hectáreas ("Valle de los Cirios," Diario Oficial de la Federación, 2 Junio 1980, Primera Sección p. 9-10). De hecho, casi la totalidad de su distribución queda dentro de dos áreas naturales protegidas (Valle de los cirios, Reserva del Vizcaíno)

En el ámbito internacional, esta especie se encuentra protegida dentro de la reglamentación internacional del CITES (2001) con relación al tráfico y comercialización internacional, siendo

incluida en su apéndice II desde 1983. Esto no prohíbe el comercio sino que requiere de la supervisión y certificación por una Autoridad Científica nacional, para que ninguna explotación tenga un impacto negativo en las poblaciones del cirio. Existen restricciones más fuertes con respecto a comercio con la Comunidad Europea (desde 1997), que prohíben material otro que semillas, polen y productos de cultivo de tejido *in vitro*.

A pesar de su prioridad nacional y estatus internacional, el cirio no se encuentra enlistada dentro de la Norma Oficial Mexicana (SEMARNAT, 1994) en ninguno de los estatus, quizá por no estar considerada como una especie endémica o en peligro de extinción, aunque existe evidencia de la disminución en la densidad de sus poblaciones (Bullock *et al.*, no publ).

OBJETIVO GENERAL

- Evaluar la variación en las estimaciones de edad resultantes de los diferentes modelos de crecimiento y de las diferentes estimaciones de las tasas de crecimiento en *Fouquieria columnaris*, una especie clave del Desierto Central y de distribución restringida de Baja California.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Analizar la variabilidad de los patrones de crecimiento en altura y longitud, con la finalidad de escoger una de estas dos características morfométricas como la medición básica en los modelos de crecimiento.
- Evaluar la relación entre crecimiento y tamaño con respecto a los individuos pequeños, reconociendo las dificultades de la etapa de establecimiento por lo que el crecimiento puede ser muy diferente que entre plantas más grandes.
- Aplicar y comparar diferentes métodos de estimar tasas de crecimiento.
- Aplicar y comparar diferentes métodos de estimar la relación tamaño - edad.
- Cuantificar el efecto de la autocorrelación en la estimación de la edad, reconociendo tanto el grado de variación entre individuos como la consistencia del comportamiento individual.

JUSTIFICACIÓN

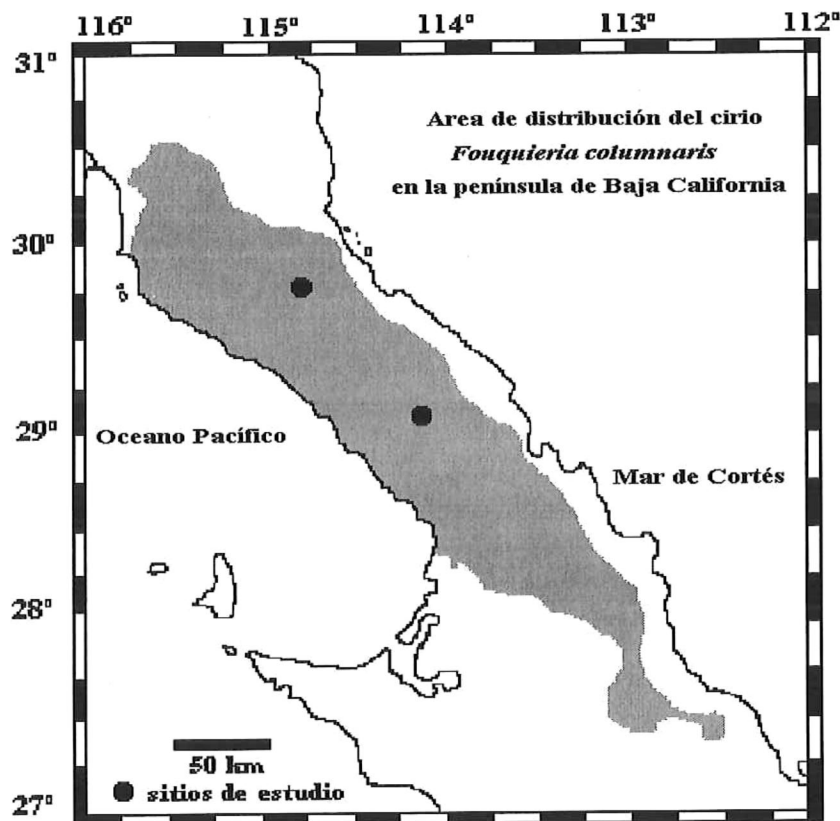
La estimación de la edad es una base importante para el estudio y la planificación que son dirigidos hacia el manejo, sea para fines de conservación o aprovechamientos artesanales o comerciales. Por ejemplo, apoya la propuesta de ciclos de corta de una especie y a la evaluación de causas y consecuencias de cambios en el manejo que afectan a la misma especie o al ecosistema al cual sirve de indicador.

Debido a la dificultad de estimar la edad en aquellas especies que no poseen características morfológicas que proporcionen este dato, el presente estudio pretende contribuir a la evaluación de los métodos en cuanto a los datos y modelos alternativos. Se aplica en este caso al cirio, teniendo en cuenta que esta especie se encuentra en un estatus de protección dentro del CITES (CITES, 2001), que su madera posee valor comercial y que la planta y sus poblaciones tienen cierto valor simbólico, de atractivo turístico y científico. Por todas estas razones, la especie ha generado notable preocupación en el gobierno federal, la cual ha sido incorporada dentro del programa de Diversificación Productiva en el Sector Rural (INE – SEMARNAP, 1997). Por otro lado, estudios recientes ponen en evidencia los patrones de mortalidad y reclutamiento del cirio, los cuales sugieren fuertes perturbaciones y/o inestabilidades en el ecosistema durante el siglo pasado (Bullock *et al.*, no publ.). Evaluar las posibilidades de estimar la edad en el cirio sería una contribución importante para entender los cambios y sus implicaciones para el manejo de la especie y del ecosistema en el ámbito regional.

ÁREA DE ESTUDIO

En la Lámina 2 se presenta la distribución del cirio en la península. Los datos de campo para este estudio fueron tomados en sitios del interior de la península en la mitad norte de la distribución. En el mapa se señalan los dos sitios, de cuadrantes con mediciones repetidas establecidos por R. Turner y R. Hastings, que aportaron los datos para la mayoría de los análisis.

Lámina 2. Mapa de la distribución del cirio en la península de Baja California. Los puntos señalan la localización de los cuadrantes de Turner *et al.*



METODOLOGÍA

Altura vs. Longitud

Se evaluaron dos diferentes medidas del “tamaño” del individuo y su crecimiento, la altura (medida del tallo principal) y la longitud (suma de las ramas suculentas del individuo a la medida del tallo principal). Los datos fueron tomados de Escoto (1999) y refieren a 97 individuos mayores de 1 m de altura, distribuidos en 12 localidades entre San Fernando y Agua de Higuera. Los intervalos de registro variaron entre sitios, desde 17 hasta 93 años. Se calculó el crecimiento promedio anual (m/año) para cada planta: $(\text{altura}_2 - \text{altura}_1)/(\text{intervalo entre tiempos 1 y 2})$ y $(\text{longitud}_2 - \text{longitud}_1)/(\text{intervalo})$. Se generó una matriz con los datos de campo que incluyeron las dos medidas para los mismos individuos así como el número de ramas que presentó cada uno. Dado que no hubo relación aparente entre crecimiento y tamaño, se analizó la variación en términos de la desviación estándar del crecimiento para las dos medidas, para determinar cual puede usarse con mayor confiabilidad. Esta comparación se hizo de dos maneras: 1) entre los 32 individuos ramificados, tal que cada individuo presentó datos de altura y de longitud y 2) comparando la desviación estándar entre todos los datos de altura ($n = 97$) y todos de longitud ($n = 32$).

Crecimiento

Los demás análisis de esta tesis utilizaron los datos de 245 plantas, con un intervalo de registro de 27 años (1971-1998), de un sitio cerca de Cataviñá y otro cerca de Punta Prieta (Turner *et al.*, no publ.).

Individuos pequeños

Para reconocer posibles patrones de cambios rápidos en el crecimiento entre plantas pequeñas, se realizó un análisis de los datos generados por Turner y colegas para 87 plantas menores de 1.5 m altura.

Se analizó un modelo lineal y un modelo exponencial para determinar el modelo de tamaño - crecimiento que muestre un mejor ajuste a los datos según las estadísticas y por comparación de sus residuales, usando el programa Statistica. Se hizo este análisis para las plantas de 0 – 0.5 m y otra vez para las de 0 – 1.5 m altura.

Modelo Lineal

$$y = a + b * x$$

Donde:

y = Crecimiento

x = Altura

Modelo Exponencial

$$y = a + e^{((b+c)*x)}$$

Donde:

y = Crecimiento

x = Altura

Agrupaciones y Modelos

Para representar la relación crecimiento - tamaño, primero se aplicó el método de promedios tomados entre categorías arbitrarias de individuos (Shreve 1910, Hastings y Alcorn 1961). Se exploraron los efectos de la delimitación de clases en dos tipos de categorizaciones: 1) con un número homogéneo de individuos en cada clase (10, 20 o 40 individuos) y 2) con un intervalo de altura homogéneo para cada clase (0.5 m, 1.0 m o 2.0 m). También se probaron clases desiguales de altura definidas con la intención de separar mejor las etapas de desarrollo según las curvas obtenidas por las otras categorizaciones (0 – 0.5 m, 0.51 – 1.50, 1.51 – 3.00, 3.01 – 7.00 y >7.01 m). Previo al análisis, los individuos fueron ordenados en la matriz de datos por su altura inicial. En todos los casos, para cada clase se calculó la altura promedio, el crecimiento anual promedio y el cociente de variación en el crecimiento.

El tener una función explícita que describa el patrón de la relación crecimiento - tamaño a través de una curva continua es una ventaja científica y técnica en contraste con los promedios por categorías, los cuales dejan un resultado de tablas simples de promedios.

La estimación de los parámetros de tales funciones se ha vuelto técnicamente simple con los avances en el apoyo y programación de las computadoras. Las curvas obtenidas de esta manera tienen la ventaja de permitir calcular una tasa de crecimiento para cualquier tamaño particular.

En el presente estudio, se usaron dos modelos, uno propuesto por Turner (1990):

$$C = P1 * A * e^{(-P2 * A)^{P3}} \dots\dots\dots \text{Ecuación 1}$$

Donde

C = Crecimiento

A = Altura

e = Exponencial

Y el otro por Bullock (no publ.):

$$C = Q1 * A * e^{(-Q2 * A)} \dots\dots\dots \text{Ecuación 2}$$

Donde

C = Crecimiento

A = Altura

e = Exponencial

Las dos funciones se ajustaron a los datos de todos los individuos y a los datos de las tablas de promedio por clase del análisis anterior (agrupaciones por categorías de altura e individuos). Se

utilizó el módulo de regresión no – lineal de Statistica y se compararon los ajustes a los datos, así como otras bondades y deficiencias de los modelos.

Tamaño- Edad

Las estimaciones de edad se obtuvieron por técnicas determinísticas (cuadros promedio y función explícita) y probabilísticas (por medio del programa de simulación Crece8)

Cuadros promedio

La primera estimación de edad se obtuvo con base en el método propuesto por Shreve (1910) y Hasting y Alcorn (1961). Esto comprende escoger un tamaño inicial y agregar el crecimiento correspondiente por clase de tamaño; luego se repitió el proceso de incrementar el tamaño según el crecimiento que correspondía. Las unidades de edad se incrementaron según la unidad en que se había expresado la tasa de crecimiento, que es anual en esta tesis.

Función explícita

Para las funciones explícitas y continuas de la relación crecimiento - altura se calculó el crecimiento que correspondía a cualquier altura, sin recurrir a una tabla de intervalos de altura y su crecimiento promedio. El cálculo de la relación altura - edad se hizo para intervalos anuales.

Simulación

El método de simulación permito caracterizar la variabilidad en la relación tamaño - edad, lo cual no es posible en los otros métodos. Se utilizaron los datos de campo para simular el desarrollo de un individuo a la vez. Este método fue elaborado en un programa de computadora (CRECE8), en el lenguaje "Basic". Se derivó de un programa escrito por Lieberman y Lieberman (1985), con extensos cambios elaborados por Bullock (no publ.). Debido a que cada individuo simulado tiene su propia trayectoria edad- tamaño, se utilizó CRECE8 para producir la historia de 700 individuos para cada combinación de parámetros (los cuales se describen posteriormente abajo). Esto permitió hacer resúmenes estadísticos de la población. Se analizaron varias características estadísticas de los datos

simulados de la relación tamaño - edad: 1) la mediana, 2) los extremos (representados por el mínimo y máximo 5%), 3) la amplitud entre estos extremos, 4) el sesgo (“skewness”) en la distribución de tamaños a una edad dada y 5) la correlación entre incrementos individuales sucesivos.

Los datos se organizaron en una matriz, con el tamaño (altura) de los individuos en la primera observación de en campo (O1) junto a su tamaño, registrado de una segunda observación en un periodo de tiempo posterior. Los individuos se colocaron en orden ascendente de O1.

Al iniciar la historia de un individuo, CRECE8 escoge de la matriz de datos de campo un tamaño inicial (T I) al azar entre los individuos más pequeños de la primera observación. El crecimiento en el siguiente intervalo de tiempo se produce al encontrar el O1 más cercano la tamaño actual del individuo simulado y entre cierto número (V1, “ventana inicial”) de individuos alrededor de O1 (de manera tal que incluye los individuos más pequeños y los más grandes alrededor del IT); escoge al azar un individuo de ese conjunto y calcula el crecimiento de este obtenido de la diferencia entre le tamaño que presenta en la segunda observación con el tamaño que presenta en la primera (O2 – O1); y aplica este crecimiento – o incremento – al individuo simulado. Para los siguientes intervalos de tiempo se repite este proceso de “crecer”. Cuando el individuo simulado alcanza in tamaño “límite de pequeños” (LP) especificado V1 se cambia por otro valor V2 (“ventana principal”). La simulación termina cuando obtiene la edad especificada (I A). Se repite todo el proceso hasta alcanzar el número establecido de individuos.

CRECE8 requiere como parámetros de operación especificados por el usuario: LP (= 0.50 o 1.50 m en este trabajo), V1 (10 o 20), y V2 (10 o 20), I A (400 años en intervalos de 10 años cada uno) y el número de individuos a simular (700), así como AC (autocorrelación; descripción más abajo). Por la combinación de los factores V1, V2, LP y AC, resultaron 40 corridas de CRECE8 (2 x 2 x 2 x 5), todas con 700 individuos “observados” a través de 400 años.

La versión actual de CRECE8 permite especificar un factor de autocorrelación ($0 \leq AC \leq 1.0$), tal que se puede controlar la relación entre los crecimientos de dos periodos sucesivos para el mismo individuo. El factor AC no entra en la determinación del crecimiento de plantas pequeñas. A tamaños mayores ($>LP$), el crecimiento en un periodo dado es el del periodo anterior multiplicado por AC más el producto de $1-AC$ por un crecimiento seleccionado al azar entre $V2$ como se describió arriba. Los valores de AC utilizados en este trabajo fueron 0, 0.3, 0.5, 0.7 y 0.9. Hay que hacer hincapié en el hecho de que los otros métodos de estimar la relación altura - edad asumen $AC = 0.0$, los datos de campo disponibles han señalado que el valor de AC es apreciable, alrededor de 0.7 (Escoto y Bullock, en prensa).

RESULTADOS

Altura vs. Longitud

La medición que presentó menor grado de variabilidad fue la altura. La desviación estándar para la altura fue de 0.015 m y para longitud fue de 0.042 m entre las 32 plantas ramificadas (Fig. 1), mientras las cifras respectivas para la muestra completa fueron 0.018 m y 0.042 m. La comparación estadística mostró diferencias significativas en ambos casos, al realizar la prueba de F : $F_C = 7.90$ y $F_{0.05(2),31,31} = 2.07$.

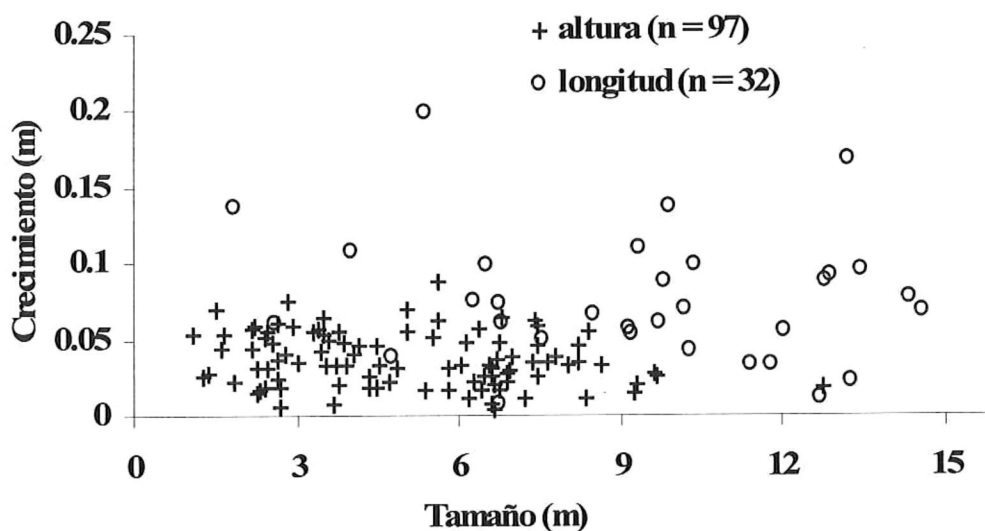


Figura 1. Comparación entre las dimensiones altura y longitud, de la relación crecimiento - tamaño

Relación Crecimiento - Tamaño

Plantas pequeñas

La tendencia del crecimiento entre individuos de 0 - 0.5 m altura fue de un aumento paulatino (Fig. 2). Se aplicó un modelo lineal el cual resultó significativo:

$$\text{Crecimiento} = 0.0038 + 0.0446 * \text{Altura}, (p < 0.001, R^2 = 0.22, n = 53).$$

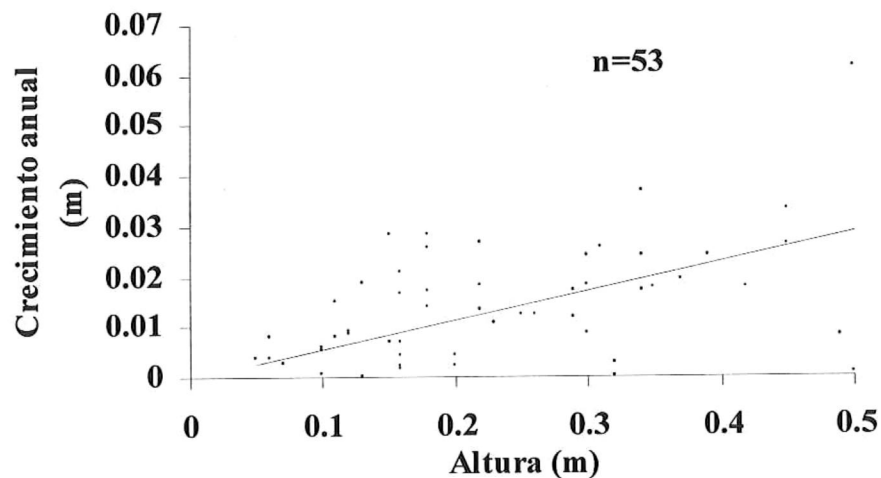


Figura 2. Relación crecimiento - altura en plantas con altura menor a los 0.5 m

También se aplicó un modelo de crecimiento no lineal, de tipo exponencial, pero por los rangos de alturas y crecimientos en los datos, la curva resultante no fue diferente de la anterior (Fig. 2).

El análisis de residuales mostró un coeficiente de correlación de cero entre ellos y la altura ($R = 0, p = 1$); tampoco hubo sesgos sistemáticos notables (Fig. 3). Así, aunque la dispersión de los datos fue grande (Fig. 2), se consideró que el modelo lineal es adecuado. Los residuales del modelo exponencial presentaron un patrón muy similar.

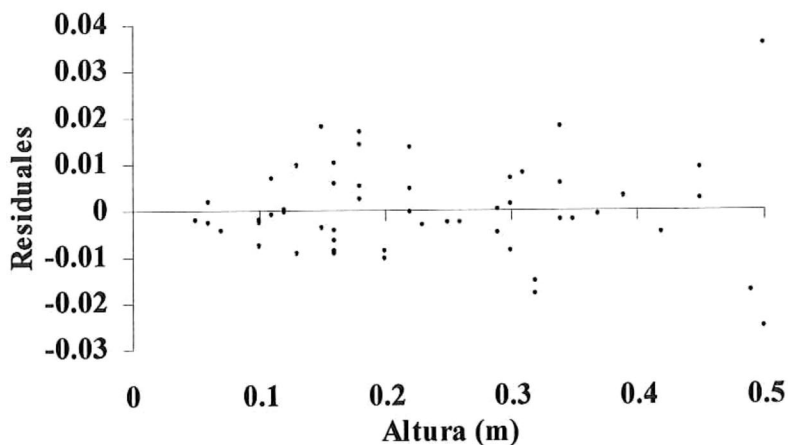


Figura 3. Residuales de la relación crecimiento - altura en plantas de < 0.5 m

El análisis se extendió a plantas de 0 - 1.5 m altura, en este caso, también se mostró una relación lineal significativa entre el crecimiento y la altura (Fig. 4):

$$\text{Crecimiento} = 0.0055 + 0.0392 * \text{Altura}, (p < 0.001, R^2 = 0.23, n = 87).$$

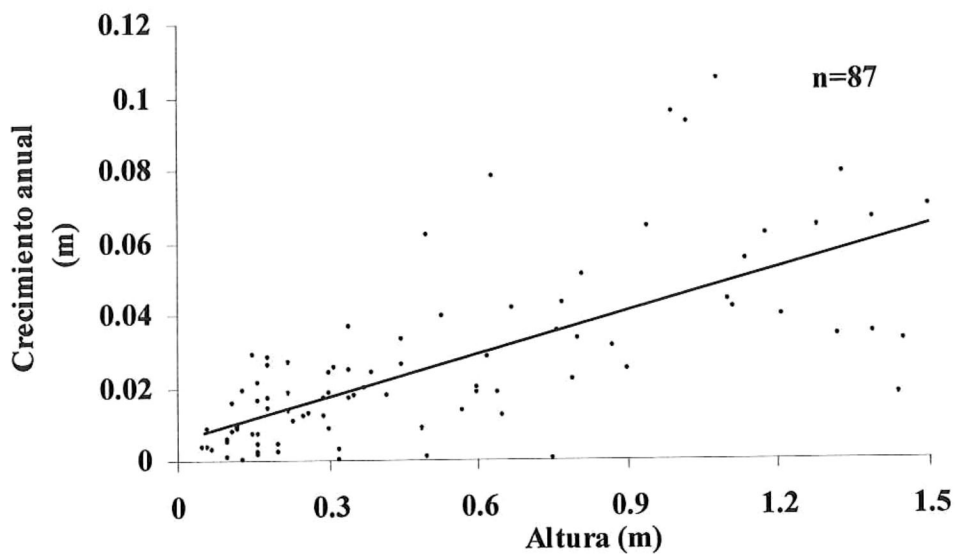


Figura 4. Relación crecimiento - altura en plantas con altura menor a los 1.5 m.

En este caso también la curva exponencial no es diferente de la curva lineal. Los residuales de la relación lineal mostraron un coeficiente de correlación de cero ($R = 0$, $p = 1$) y tampoco hubo sesgos sistemáticos notables (Fig. 5). Por ende, aún incluyendo individuos de mayor altura en el análisis, se consideró adecuado el modelo lineal.

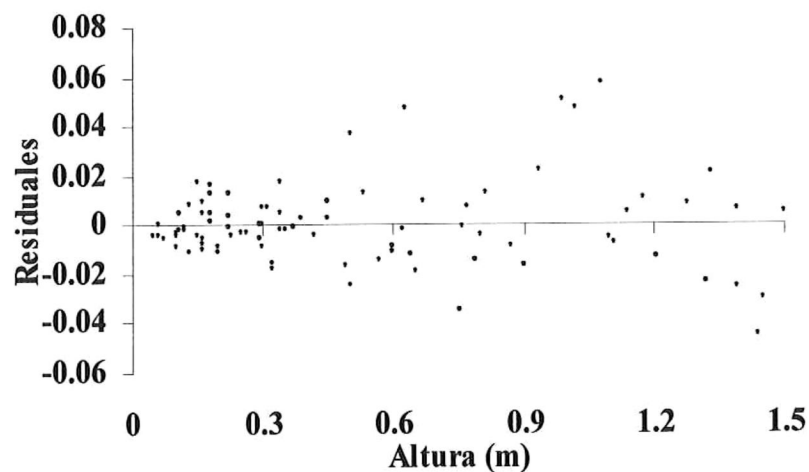


Figura 5. Residuales de la relación crecimiento - altura en plantas de < 1.5 m.

Al comparar las tendencias de 0 – 0.5 y 0 – 1.5 m, fue aparente que siguieron una misma tendencia de aumento gradual (Fig. 6). Con la finalidad de analizar la igualdad entre los coeficientes de las dos regresiones, se realizó una prueba de “t-Student”, partiendo de la hipótesis nula que no difieren significativamente. Se obtuvo un valor de $t = 0.0301$ comparado con el valor de tablas $t_{0.05(2),52} = 1.978$, por lo que no se rechazó la similitud de las pendientes.

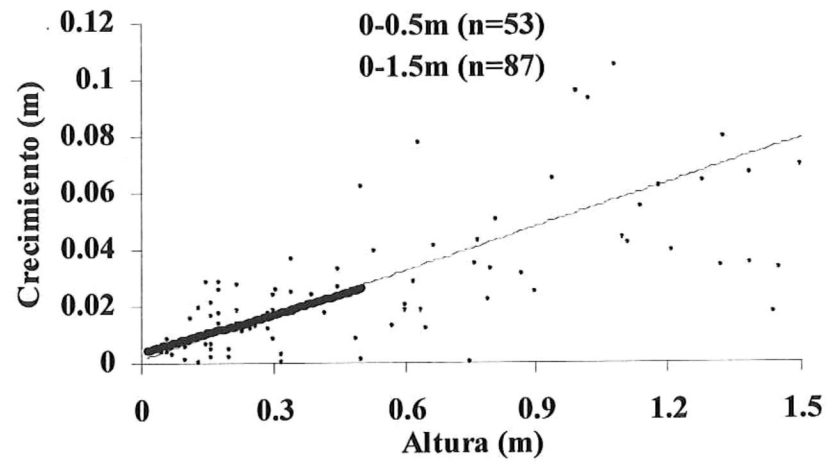


Figura 6. Comparación de tendencias a < 0.5 y < 1.5 m de altura.

Agrupaciones

Por número de individuos

Los resultados promedio para las tres agrupaciones por número de individuos se presentan en la Fig. 7.

Las diferentes curvas tienen una tendencia general similar entre ellas debido a que el crecimiento, siendo muy bajo entre los individuos más pequeños, aumentó rápidamente hasta alcanzar sus mayores valores entre plantas de un rango de alturas entre 1 y 2 m. Conforme la altura aumenta se observa que la tasa de crecimiento anual disminuyó paulatinamente (Fig. 7).

La agrupación en conjuntos de cada 10 individuos presentó variaciones marcadas en el crecimiento promedio, mientras la agrupación de 20 individuos presentó menores oscilaciones en el crecimiento en comparación con la primera, los conjuntos de 40 individuos casi no presentaron variaciones en el crecimiento promedio con relación a la altura. El contraste entre las agrupaciones de 10 y 40 es notorio en cuanto a la máxima tasa de crecimiento que alcanzan cada uno, de igual manera se observó cierta diferencia a la altura en que los conjuntos alcanzan esta máxima

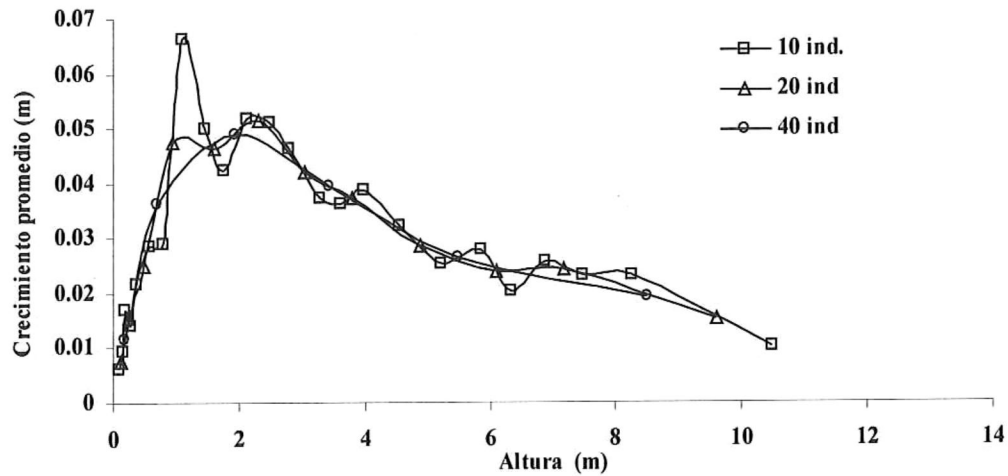


Figura 7. Promedios de crecimiento con datos agrupados por número de plantas.

Los cocientes de variación para cada una de las diferentes relaciones se muestran en la Fig. 8. Se observó que para la agrupación de 10 individuos existió mayor oscilación en los cocientes de variación que para las otras dos agrupaciones. Aunque las tres mostraron una misma tendencia general, los valores más bajos están en el rango de 1 a 5 m de altura.

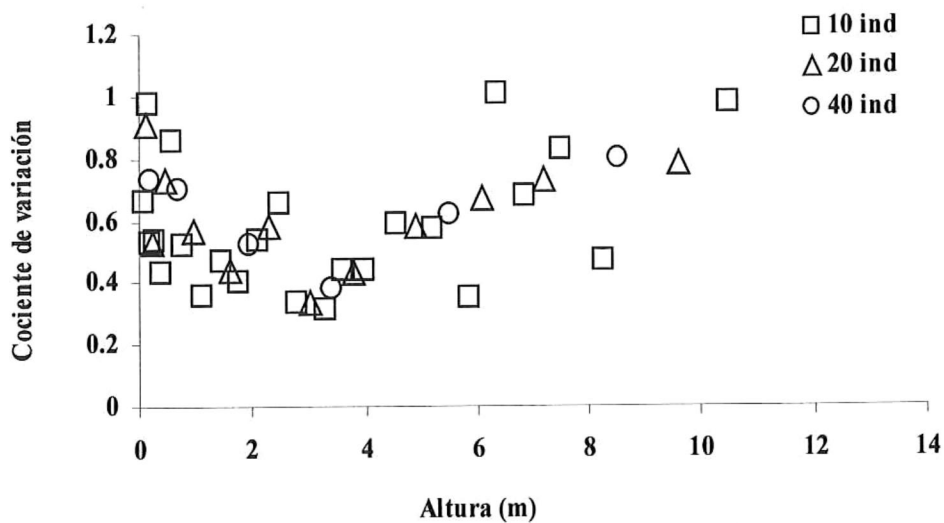


Figura 8. Cocientes de variación en el crecimiento, con categorías por número de plantas.

Por rangos de altura

Las curvas que expresan la relación crecimiento - altura en las tres agrupaciones por intervalos de altura también presentaron tendencias generales similares entre ellas y con las del método anterior (Fig. 9). A diferencia de la agrupación cada 2m las agrupaciones cada 0.5 y 1.0 m presentaron oscilaciones notables sobre el patrón general de la curva. Las plantas con altura de 2 m no alcanzaron crecimientos tan altos como las otras dos categorizaciones y su máximo ocurrió, a una altura mucho mayor comparado con la agrupación cada 0.5 m (2 metros de diferencia). Además, hubo grandes diferencias en el crecimiento promedio en comparación con las primeras categorías (de casi 0.010m).

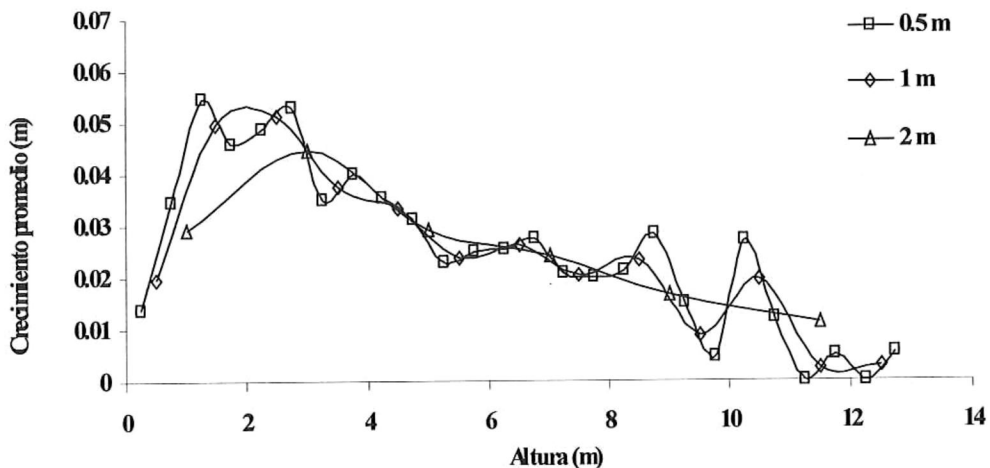


Figura 9. Promedios de crecimiento con datos agrupados por intervalos iguales de altura.

Los cocientes de variación de las diferentes relaciones altura - crecimiento por agrupaciones según la altura, mostraron más variabilidad en las agrupaciones cada 0.5 y 1 m, particularmente entre las plantas más altas (Fig.10). Al igual que la agrupación por número de individuos, los valores de los cocientes fueron menores entre plantas de 1 a 5 m de altura.

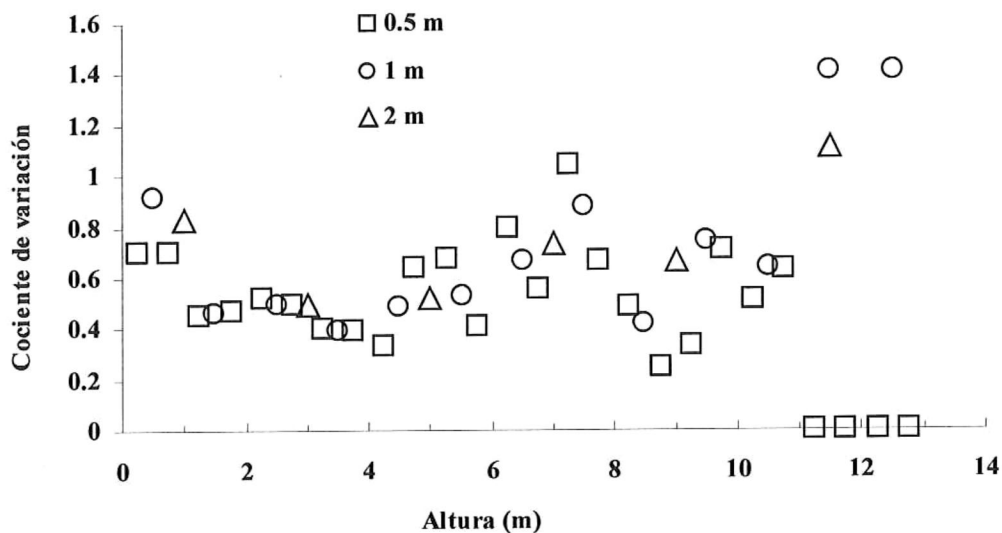


Figura 10. Cocientes de variación en el crecimiento, con categorías por intervalos de altura.

Intervalos desiguales de altura

El análisis con agrupación por intervalos desiguales de altura mostró, la misma tendencia general (Fig. 11). En este caso se presentó una curva suave, sin inflexiones abruptas debido a las escasas categorías que se manejaron. Se observa que esta categorización representa adecuadamente las tendencias de crecimiento tanto en los individuos pequeños como en los más grandes, sin embargo todavía no es posible definir la máxima tasa de crecimiento relacionada a la altura.

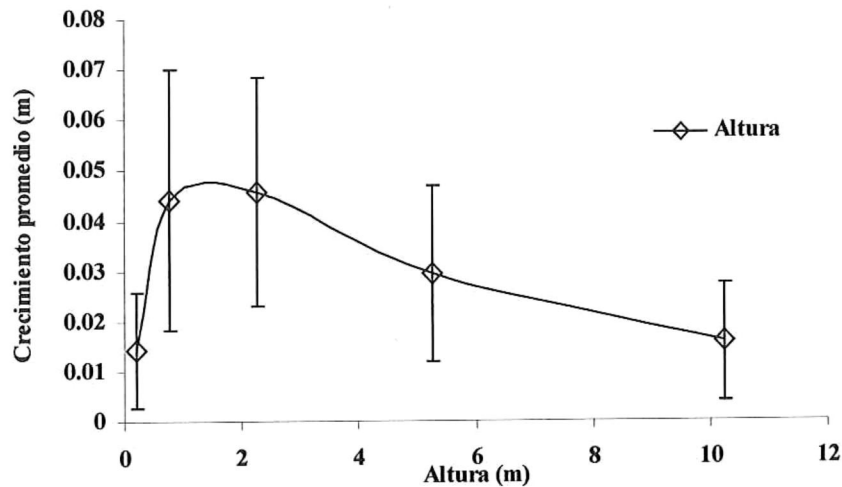


Figura 11. Promedios de crecimiento con datos agrupados por intervalos desiguales de altura.

Una de las desventajas que tiene la agrupación por intervalos de altura, es que no se tiene control sobre cuantos individuos caen dentro de cada categoría de altura, por lo que el crecimiento promedio en una categoría lo puede conformar un gran número de individuos y de igual manera en la subsiguiente categoría unos escasos individuos. La Fig. 12 muestra el número de individuos que tuvieron las categorías en las diferentes agrupaciones.

La agrupación por intervalos iguales de altura presentó el mayor número de individuos en las primeras categorías de altura (de 0 a 1m) y posteriormente el número de individuos fue disminuyendo, particularmente al llegar a los 7 m de altura. Para la categorización de 0.5m todas las categorías arriba de 1m de altura tuvieron menos de 30 individuos, mientras la categorización de 1m se quedó abajo de ese nivel al alcanzar los 7 m de altura. El patrón fue muy diferente para la agrupación de rangos desiguales de altura (Fig. 12) y no tuvo categorías con menos de 20 individuos.

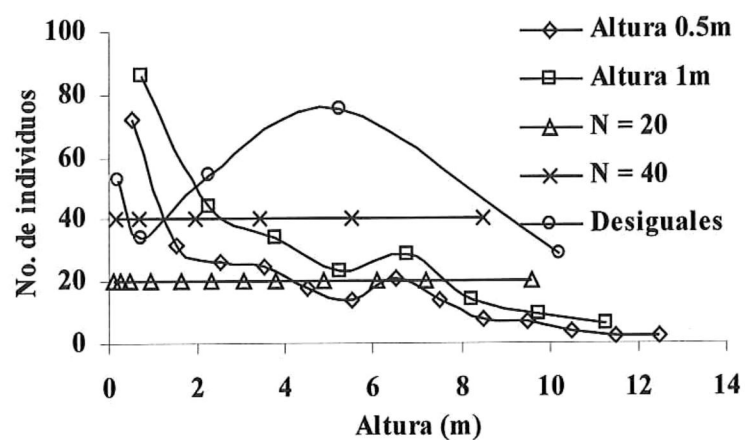


Figura 12. Número de plantas agrupadas en las diferentes categorías de altura.

Ajuste de curvas explícitas

Los datos para todos los individuos se presentan en la Fig. 13 sobre escalas lineales de altura y crecimiento.

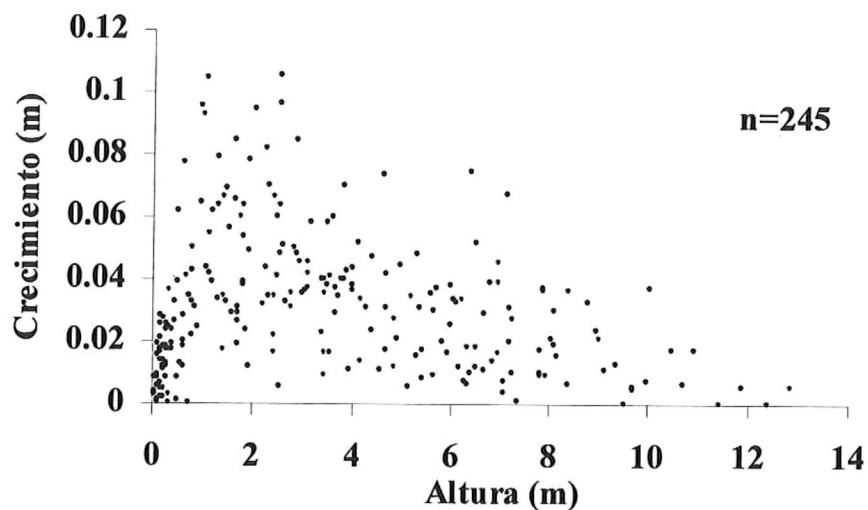


Figura 13. Relación crecimiento - altura con el dato para cada planta (n = 245).

Los parámetros estimados para los dos modelos y los tres conjuntos de datos, así como los coeficientes de regresión, el ajuste y el nivel de significancia obtenidos, se resumen en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Ajustes de los modelos de Ecuaciones 1 y 2 a diferentes conjuntos de datos.

	Ecuación 1	Ecuación 2
Todos los datos: Sin promediar		
Modelo	$Crecimiento = (0.098) * Altura * e^{(- (0.844) * (Altura ^ (0.729))}$	$Crecimiento = (0.065) * Altura * e^{(- (0.465) * Altura)}$
R²	.384	.376
Error de la estimada	.017	.018
p-nivel	< 0.001	<0.001
N	245	245
Agrupación: N plantas (N =20)		
Modelo	$Crecimiento = (0.104) * Altura * e^{(- (0.906) * (Altura ^ (0.700))}$	$Crecimiento = (0.064) * Altura * e^{(- (0.467) * Altura)}$
R²	.939	.914
Error de la estimada	.003	.004
p-nivel	< 0.001	< 0.001
N	12	12
Agrupación: Alturas (Intervalo =1 m)		
Modelo	$Crecimiento = (0.076) * Altura * e^{(- (0.689) * (Altura ^ (0.789))}$	$Crecimiento = (0.053) * Altura * e^{(- (0.406) * Altura)}$
R²	.874	.860
Error de la estimada	.005	.006
p-nivel	< 0.001	< 0.001
N	13	13
Agrupación: Alturas (Categorías desiguales)		
Modelo	$Crecimiento = (.690) * Altura * e^{(- (2.685) * (Altura ^ (0.386))}$	$Crecimiento = (0.102) * Altura * e^{(- (0.717) * Altura)}$
R²	.927	.933
Error de la estimada	.004	.004
p-nivel	0.008	0.007
N	5	5

Al aplicar los dos modelos propuestos (Ecuación 1 y 2) a las diferentes categorizaciones, se observó que las curvas ajustadas resultantes fueron indistinguibles entre ellos en todos los casos. Aquí se presentan las curvas para el modelo de la Ecuación 2, debido a que su expresión matemática es más simple (Fig. 14).

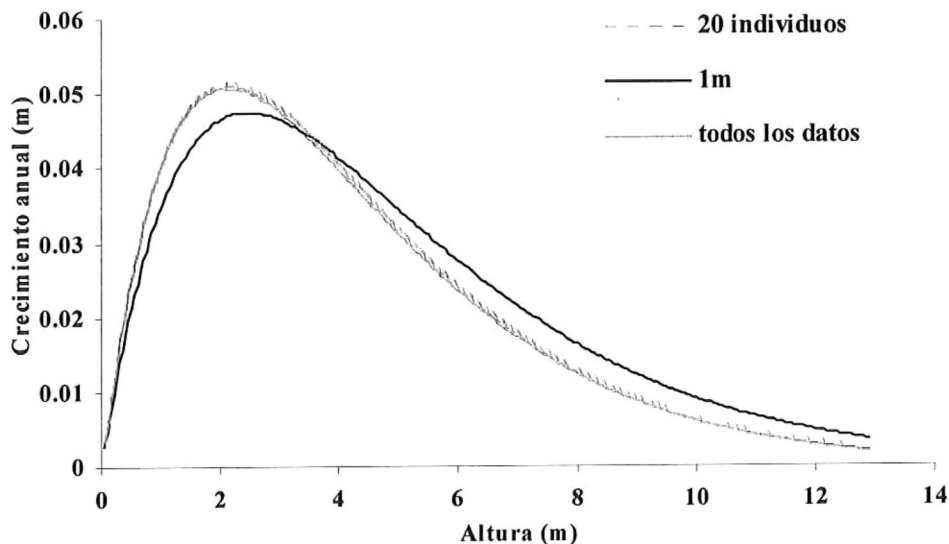
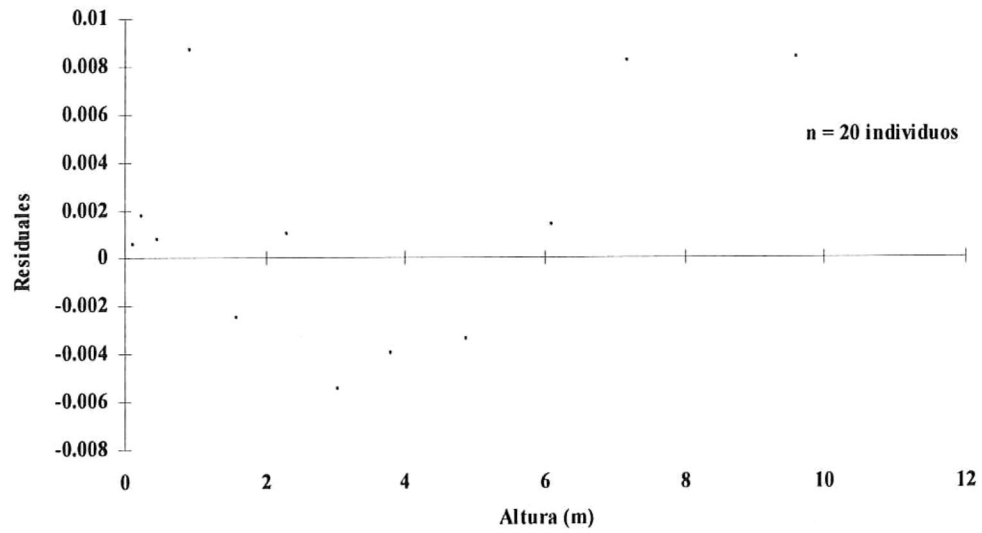


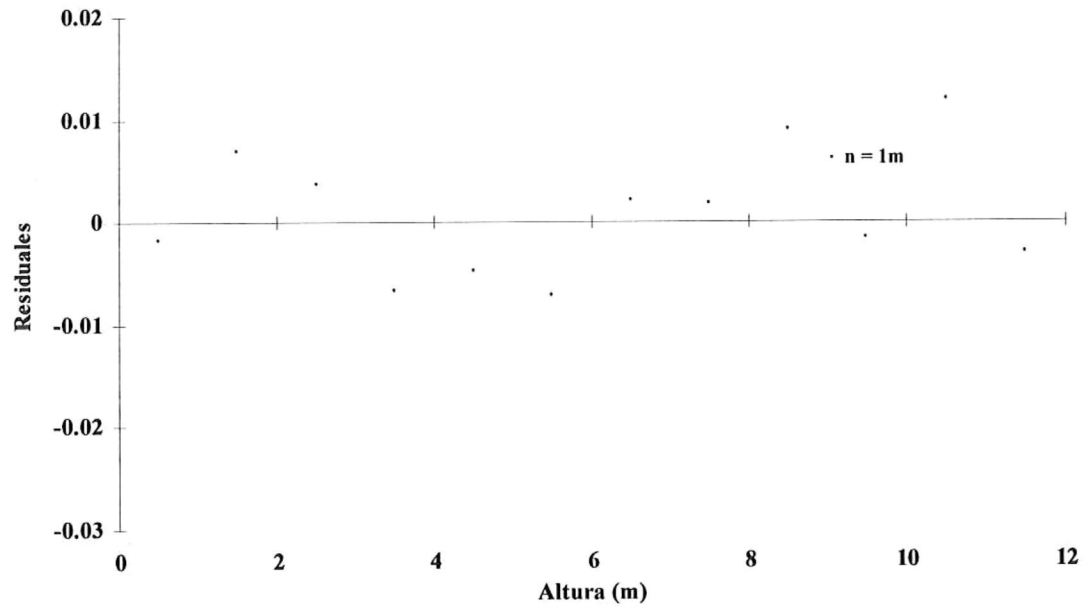
Figura 14. Curvas ajustadas de la Ecuación 2, para los datos sin promediar y los promedios por $N=20$ y $1m$.

El análisis de residuales también resultó muy similar entre ambos modelos, por lo que se presentan los residuales para los tres conjuntos de datos sólo para la Ecuación 2 (Fig. 15 A. B. C). El análisis de los residuales no mostró sesgos sistemáticos en la distribución de los datos, lo cual denota un buen ajuste del modelo.

A.



B.



C.

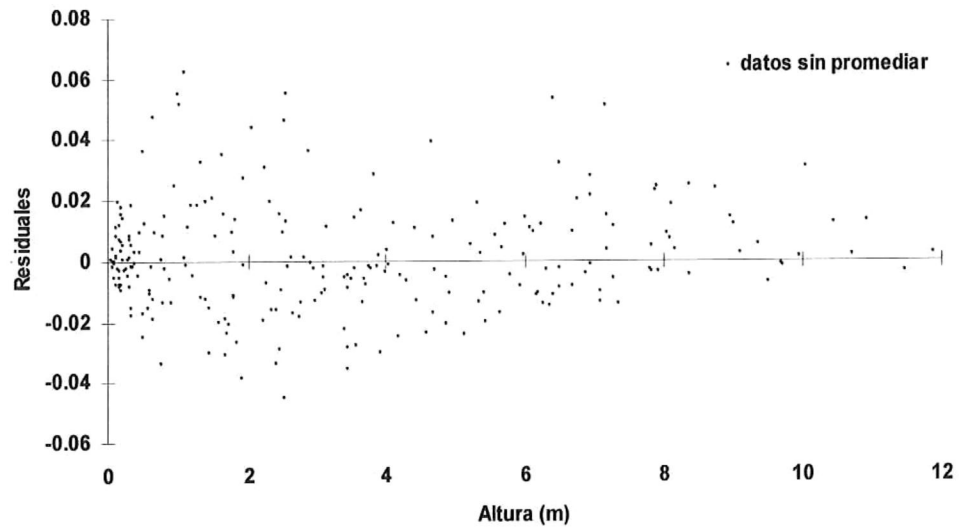


Figura 15. Análisis de residuales del los ajustes a la Ecuación 2, con A) categorías de $N=20$ y B) categorías de 1 m y C) todos los datos sin promediar.

Estimación de Edad

Con base en las estimaciones de las relaciones de altura –crecimiento obtenidas, se hizo el cálculo de las curvas de altura - edad, tanto con las categorizaciones propuestas, como por medio de la función explícita.

Estimaciones por categorías

La estimación de la edad se obtuvo haciendo la suma anual acumulada del crecimiento obtenido de las tablas promedio según la altura acumulada correspondiente. Siempre se empezó con una altura inicial (“plántula”) de 0.05 m.

Para la agrupación por número de individuos, las curvas obtenidas (Fig. 16) fueron muy semejantes entre las diferentes categorizaciones. En general, las diferencias fueron menores de 20 años para cualquier altura, mostrando las diferencias más notables antes de los 2 m de altura.

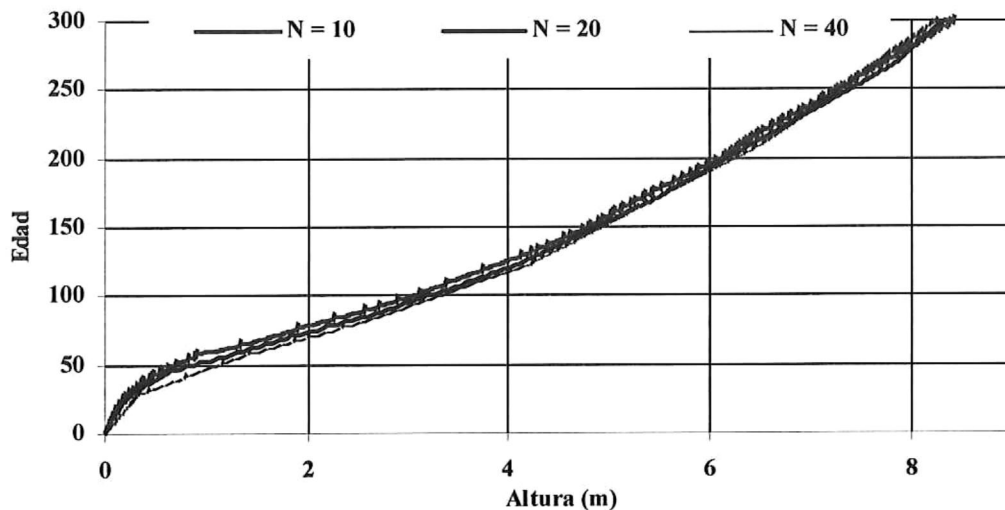


Figura 16. Relación edad – tamaño, basada en las tablas de crecimiento promedio por categorías de N plantas

Las curvas de edad - altura para las agrupaciones por altura (Fig. 17) resultaron semejantes, pero con mayores diferencias a alturas pequeñas. Esto puede haber resultado de la sobrestimación de crecimiento en plantas pequeñas en la agrupación cada 2 m

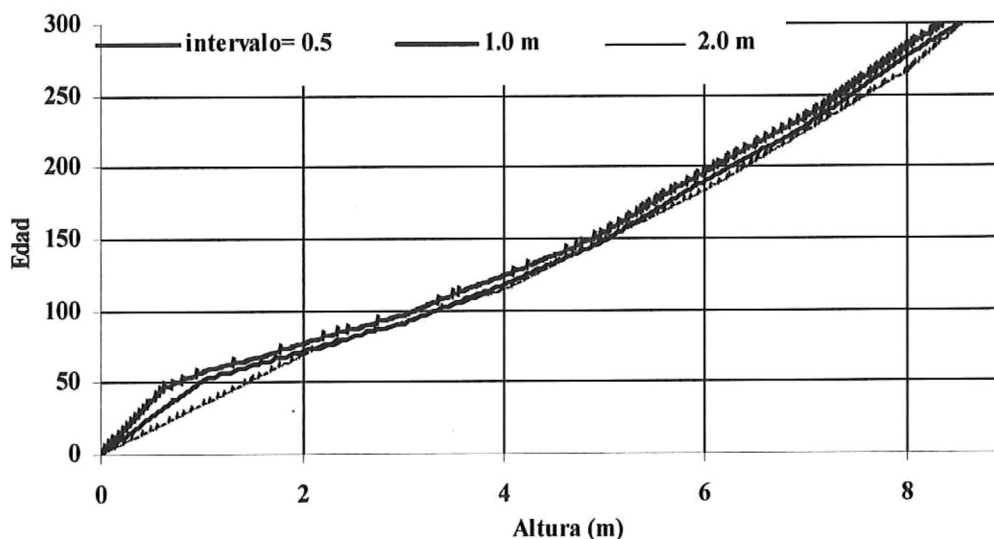


Figura 17. Relación edad - tamaño, basada en las tablas de crecimiento promedio por intervalos de altura

Para comparar la relación crecimiento - altura en cuanto a la estimación de edad por medio de las tablas pequeñas de promedios, se graficaron las curvas juntas para las agrupaciones de $N = 20$, intervalos de 1 m de altura e intervalos desiguales de altura. Además se agregó una curva para los datos sin promediar, partiendo de una altura inicial de 0.05 m. El crecimiento se calculó para la altura de cada año usando la función explícita ajustada. Mientras las curvas de edad - altura (Fig. 18) presentaron una misma tendencia, las diferencias fueron de cerca de 30 años entre las plantas pequeñas y mayores cifras entre plantas de más de 7 m altura.

Las agrupaciones por intervalos de altura mostraron la menor estimación de la edad a determinada altura en las plantas de menos de 4 m. Ninguna de estas curvas muestra a la planta

“promedio”. Una planta de 9 m tiene 300 años, pero en el campo las plantas comúnmente rebasan los 9 m y pocas plantas llegan a una edad de 250 años según Escoto y Bullock (en prensa).

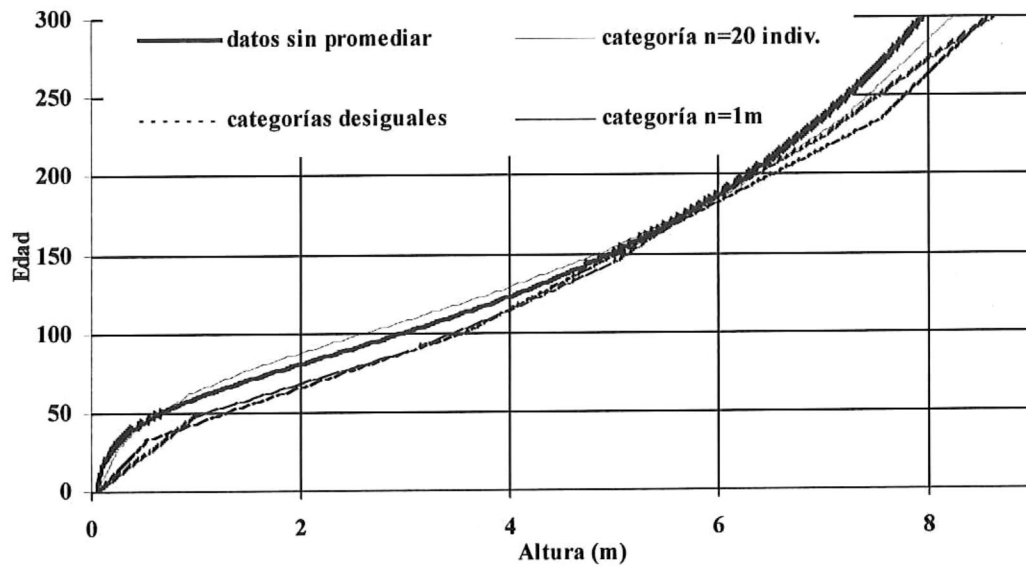


Figura 18. Relación edad – tamaño, basada en las tablas y en la ecuación 2 con los datos sin promediar

Estimaciones con modelos de crecimiento

Para obtener la estimación de la relación crecimiento - altura se aplicó el modelo explícito no lineal de la Ecuación 2 tanto a los datos de las tablas de promedios por categorías como a los datos crudos. Se calculó la acumulación de incrementos y la relación altura - edad partiendo de una altura inicial de 0.05 m. En la Fig. 19 se presentan los resultados para las agrupaciones de $N = 20$, intervalos de altura cada 1 m, de intervalos desiguales de altura y los datos sin promediar. En comparación la fig. 18, las diferencias son notables a partir de 0.5 o 1 m de altura. Las diferencias de cerca de 20 años se mantuvieron de 1 m en adelante, aunque cambiaron las posiciones relativas de las curvas arriba de los 7 m (Fig. 19). La curva para los datos sin promediar mostró la menor edad para una altura de cerca de 6 m pero luego volvió a ser la de más lento crecimiento.

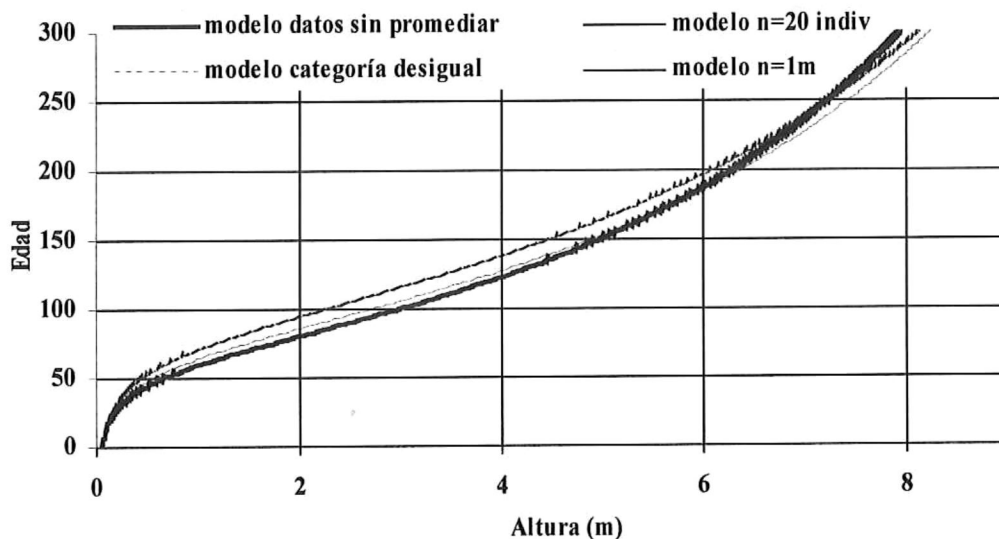


Figura 19. Relación edad – tamaño, basada en la Ecuación 2 ajustada a los promedios por categorías y a los datos sin promediar

De manera general se observa que la agrupación basada en alturas presenta grandes variaciones con respecto a la altura para cierta edad estimada, en comparación con la agrupación por

número de individuos. De igual manera se observa que las estimaciones obtenidas por medio la aplicación de funciones explícitas poseen una menor variación en el rango de alturas que las obtenidas por medio de las diferentes categorizaciones (Cuadro 2).

Cuadro 2. Rangos de variación (m) para las curvas obtenidas de las diferentes categorizaciones en la estimación de edad.

Categorizaciones	Diferencia (m)			
	25 Años	50 Años	100 Años	300 Años
Individuos	.14 - .25	.69 – 1.09	3.05 – 3.29	8.43 – 8.25
Alturas	.32 - .69	.74 – 1.41	3.12 – 3.32	8.37 – 8.55
Todas categorías	.18 - .54	.64 – 1.27	2.16 – 3.54	7.95 – 8.62
Todos modelos	.13 - .18	.43 - .67	2.21 – 2.98	7.90 – 8.23
Datos sin promediar	.18	.67	2.98	7.95

Estimaciones de edad por simulación

El adecuado funcionamiento del algoritmo de CRECE8 en cuanto al crecimiento con autocorrelación, se probó al calcular la autocorrelación del crecimiento (en los datos de salida del programa), en años sucesivos en cada planta simulada. Se usó el promedio para cada valor de AC (promedio de corridas con diferentes valores de V1, V2 y LP) en cada edad observada para el crecimiento en los diferentes anchos de ventana establecidos (Fig. 20). Este análisis mostró que el algoritmo tuvo el resultado esperado. Los valores más altos en los primeros 70 años (en los casos de AC = 0.0 particularmente y menor grado con AC = 0.3), pueden deberse al bajo rango y promedio del crecimiento durante este periodo.

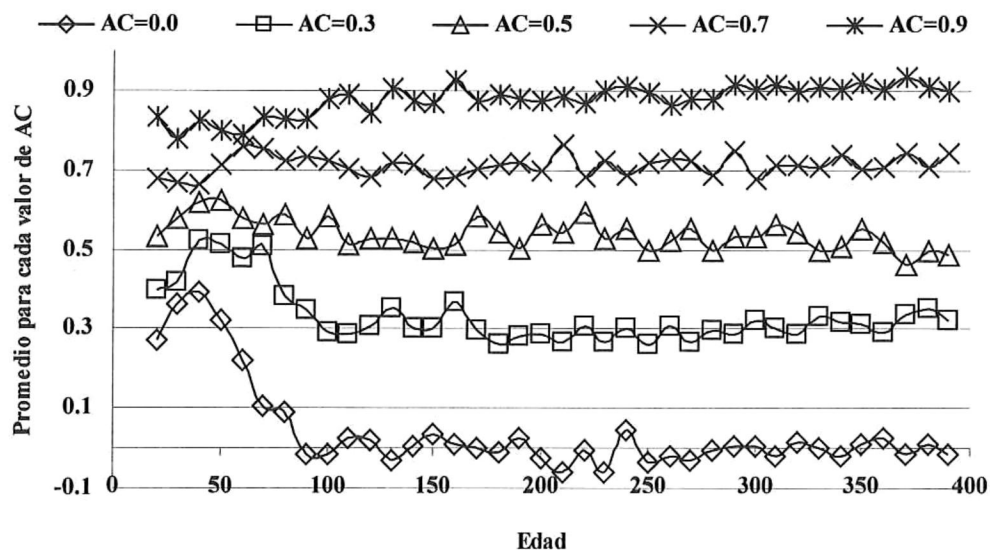


Figura 20. Autocorrelación realizada en las simulaciones, para niveles del factor de autocorrelación especificados

También se encontraron algunos efectos de los factores V1 y V2, habiendo diferencias mínimas pero consistentes entre corridas con uno u otro de sus valores a un nivel dado de AC. Estos efectos probablemente dependen de las características del muestreo usado en este estudio (número

de individuos de un determinado tamaño), además de los algoritmos de CRECE8. Se puede observar que V1 afectó más que V2, con una amplitud de diferencias entre promedios de altura de cerca de 0.4 m a los 100 años de edad. Para los demás análisis, se juntaron corridas con diferentes valores de V1 y V2.

Normalidad

Con la finalidad de encontrar la normalidad de los datos, se calculó el sesgo (“skewness”) que presentaban los datos de altura para cada edad en cada corrida. Estos sesgos fueron resumidos en forma del promedio de las corridas agrupadas por el factor de autocorrelación. Aquí se presentan solamente las tendencias para $AC = 0.0$ y 0.7 (Fig. 21), que demuestran que los sesgos fueron fuertes y que cambiaron de manera dramática a lo largo del tiempo. Esto apoyó la decisión de caracterizar los resultados de manera no - paramétrica, por la mediana y percentiles extremos (5% y 95%).

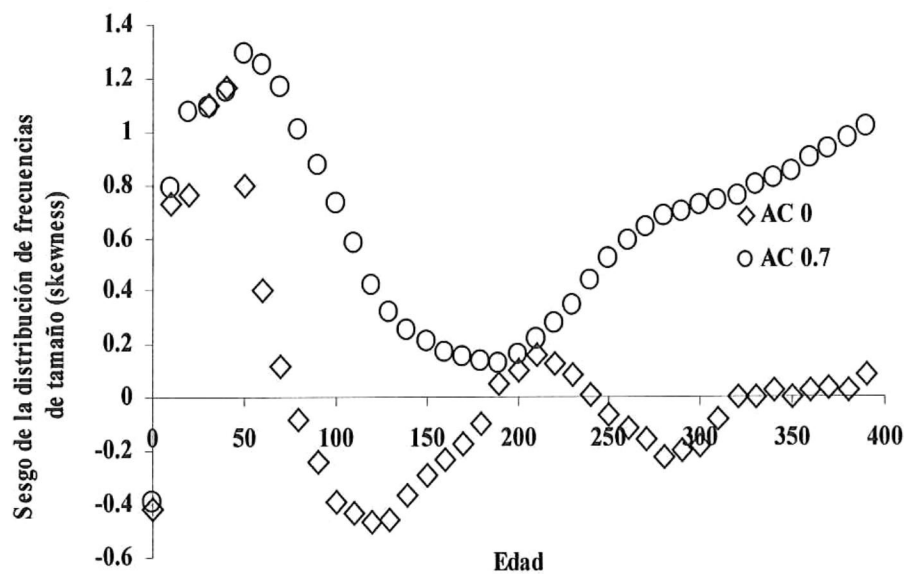


Figura 21. Sesgos del ancho de la ventana principal para una autocorrelación de 0.0 y 0.7

Autocorrelación

La autocorrelación fue el factor dominante para determinar diferentes resultados de las corridas de CRECE8. Para mostrar sus efectos en la mediana de la curva altura - edad, se tomó el promedio de las medianas de las corridas con cada valor de AC (Fig. 22).

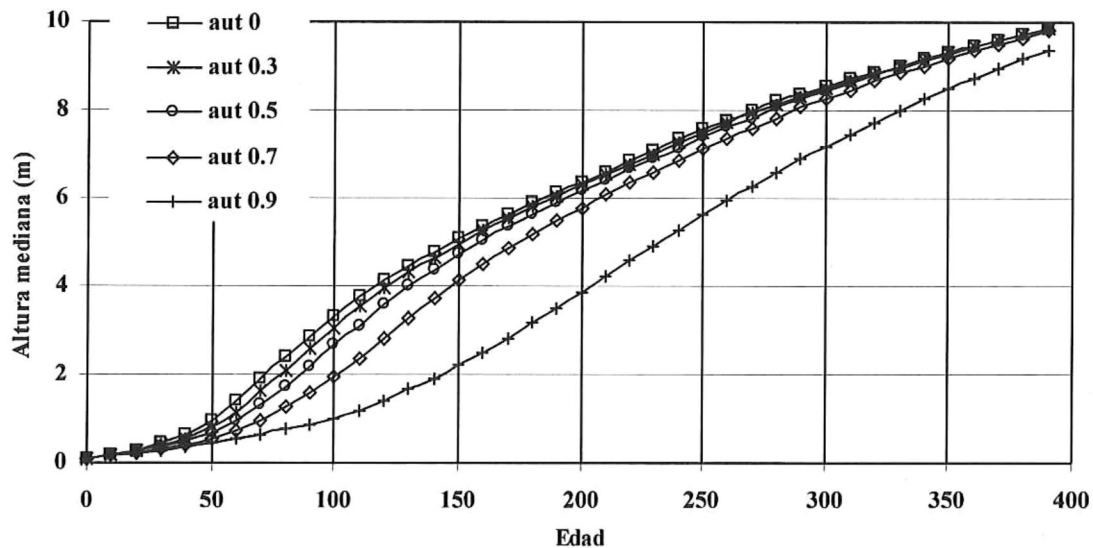


Figura 22. Medianas de la relación tamaño - edad en las simulaciones, para diferentes niveles de autocorrelación (promedio entre todas las corridas repetidas a diferentes valores de los otros factores especificados).

Las curvas son parecidas a las obtenidas de los métodos anteriores y en la mayoría con alcances similares: de 0.5 a 1 m a los 50 años y rebasando 8 m a los 300 años. Por otro lado, las curvas mostraron una progresiva depresión en crecimiento (mayor edad para una altura dada) en relación con el factor de autocorrelación. El hecho de que las curvas no se separaron antes de c. 0.5 m de altura muy probablemente refleja parte del algoritmo de CRECE8, dado que el factor de autocorrelación no se aplica hasta que las plantas rebasan el límite de pequeñas (LP) designado (0.5

o 1.5 en estas corridas). También es notable que las curvas se acercan a mayores alturas y edades (Fig. 22).

La autocorrelación tuvo su efecto más notorio en la variabilidad entre individuos. Por la no-normalidad de los datos, se caracterizó la variabilidad por la amplitud entre los percentiles de 5% y 95%, es decir, la diferencia entre plantas que crecen muy lentamente y las que crecen muy rápidamente. Esta amplitud mostró una curva sigmoïdal en relación con la edad (Fig. 23), alcanzando un máximo a una edad mayor en cuanto mayor fue AC (c. 90 años con AC = 0.0 y c.180 años con AC = 0.7). Las amplitudes mostraron un valor muy estable después de sus máximos (c. 2 m para AC = 0.0 y c. 5.25 m para AC = 0.7).

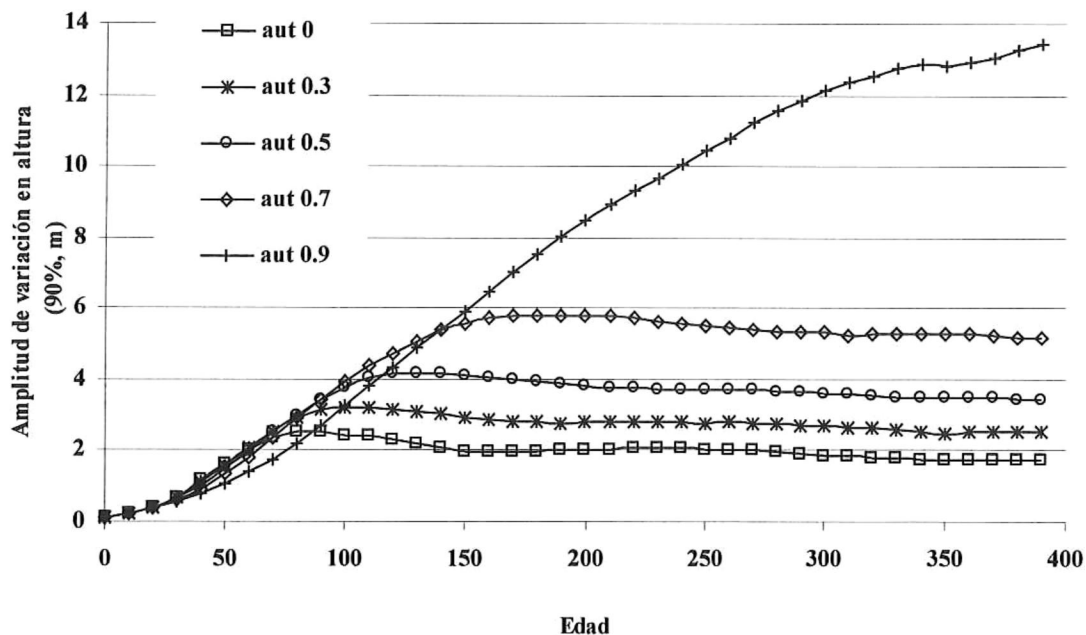


Figura 23. Amplitud de la altura, que incluyen 90% de los individuos, en relación con la edad y la autocorrelación (promedio entre todas las corridas repetidas a diferentes valores de los otros factores especificados).

El resultado notable es que el percentil escogido como de alto crecimiento no se muestra cerca de las máximas tasas que se han medido en el campo (Humphrey y Humphrey 1990, Escoto y Bullock, en prensa) y que la altura mediana alcanzada en 300 años no parece ser alta. Por esto se buscaron variaciones más extremas, los percentiles de 1% y 99%. Estos se presentan en la Fig. 24 para $AC = 0.7$, condición que se aproxima más a las observaciones de campo (Escoto y Bullock, en prensa).

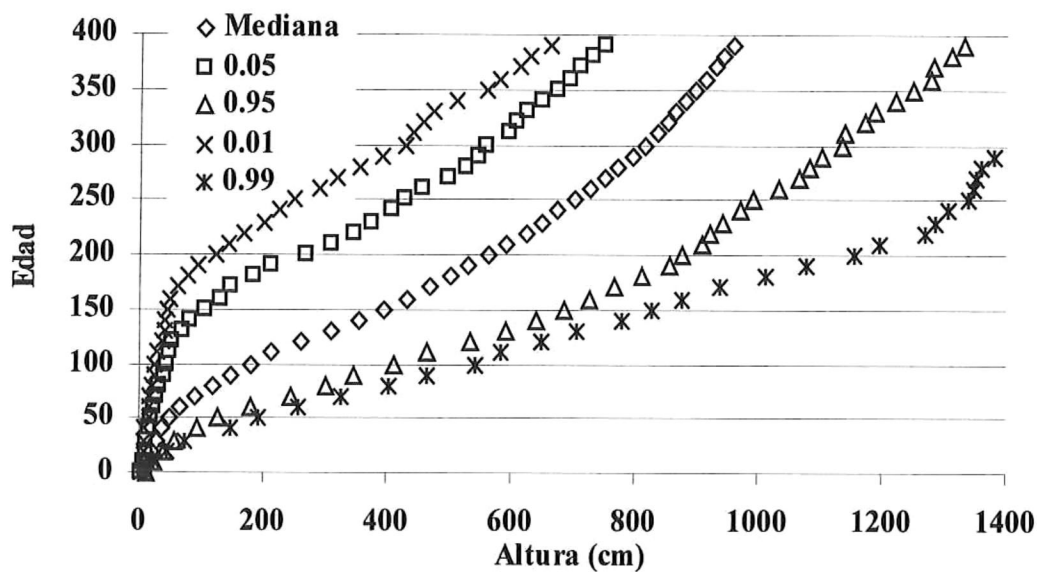


Figura 24. Relación edad - altura, mostrando la mediana y los extremos que abarcan 95% y 99% de los individuos simulados.

DISCUSIÓN

¿Cómo medir el crecimiento?

Una característica de las plantas que no tienen anillos anuales en el xilema, es que la edad no se puede medir directamente, por lo que sólo puede ser estimada. Un procedimiento común se basa en la medición de la tasa de crecimiento observada en alguna dimensión de la planta (altura, diámetro, área foliar, etc.). La selección de la medida apropiada, la que facilita tanto el cálculo del crecimiento como el error que conlleva la medición misma, depende de diversos factores. 1) los que la arquitectura de la planta impone 2) de tipo biológico como son la correlación entre la dimensión escogida y otras dimensiones importantes de la planta, la variabilidad del crecimiento de dicha característica dasonómica en el tiempo así como entre los individuos. En este sentido, es preferible escoger una medición con un patrón de cambio lo más nítido posible a largo plazo.

Una medición muy usada en los árboles típicos de bosques templados y tropicales ha sido el diámetro del tronco a cierta altura sobre el suelo (DAP). Es una dimensión fácil de medir, acumulativa, con un patrón de cambio definido y suave a largo plazo, además de que se puede relacionar con el volumen del tronco y con dimensiones de la copa. Las mediciones del crecimiento en DAP se han aplicado para estimar la edad (por ejem del árbol tropical *Pentaclethra maculosa*, Lieberman y Lieberman, 1985) y como un indicador de la estructura de edades de poblaciones de árboles (por ejem. Condit *et al.*, 1998; Sheil, 1999).

En plantas de larga vida del desierto, los cambios en altura se han utilizado como una medida representativa del crecimiento y en las estimaciones de la edad. Estas plantas no cuentan con anillos anuales y muchas especies no tienen un DAP acumulativo. El DAP fluctúa mucho según el estado de hidratación de plantas como las cactáceas (hasta la fecha, las más estudiadas). Tal es el caso del

saguaro, cuyo estudios han sido muy detallados en las escalas temporal y espacial, con el uso de modelos de crecimiento sencillos y sofisticados (Shreve, 1910, Alcorn y Hasting, 1961, Pierson y Turner, 1998). En el caso del cirio, el DAP aparentemente no fluctúa con la hidratación (Henrickson, 1975); sin embargo, la mayoría de los datos sobre su crecimiento se refieren a la altura. Esto se debe a dos factores: Por un lado, los investigadores tienen cierto énfasis en los trabajos realizados con el saguaro basados la mayoría de ellos en los patrones de altura y por otro lado, el cirio tiene ramas laterales puntiagudas que frecuentemente impiden el acceso al tronco.

El análisis más detallado del patrón de crecimiento del cirio realizado por Escoto y Bullock (en prensa) utilizó la longitud como medida básica, es decir, la suma del largo del tronco y de los otros ejes suculentos (sin contar las ramas laterales no suculentas). Su trabajo, aunque no estaba enfocado al problema de la estimación de edad, demostró que, aparentemente, la tasa de crecimiento con esta medida de longitud, no disminuye con el tamaño y es muy variable entre individuos. Ellos no analizaron el problema de la distribución del crecimiento “axial” entre varios ejes, que podría interpretarse como el resultado de la manera en que se reparten los recursos.

En el presente trabajo, se consideraron los datos de Escoto (1999), con la idea de que la repartición del crecimiento puede ser homogéneo o no y se comparó la variabilidad del crecimiento en altura y longitud a nivel de población, en vez del individual. Los resultados señalan que, en promedio, la altura tiene incrementos menores que la longitud pero, también que su error estándar es mucho menor (0.015 m en altura v. 0.042 m en longitud). Por lo tanto, y a pesar de presentar un patrón diferente al de la longitud (y por ende, del volumen del tronco), se escogió a la altura como la medida básica para estimar la edad. Debido a la variación que presentó la longitud, si se ajustara una curva a los datos de crecimiento en longitud (Escoto y Bullock, en prensa), los límites de confianza en la estimación de edad hubieran sido mucho más amplios que en el caso de utilizar la altura,

además existen más datos de altura tomados en un largo plazo (27 años) que de las otras mediciones posibles. La facilidad de medir altura puede ser una ayuda para futuros estudios en el contexto histórico, con la técnica de fotografía repetida (Escoto y Bullock, en prensa), facilitando su extensión a otras áreas geográficas.

Es importante enfatizar que no se cuenta con medición alguna que indique la edad absoluta o real de un cirio. Este problema fue tratado, en alguna medida, en el análisis del factor individual o de autocorrelación (Escoto y Bullock, en prensa), al estimar la edad mediante simulaciones. Por otro lado, este problema sería típico de la extrapolación y aplicación los presentes métodos a otras especies, como ha sido en el saguaro y en árboles tropicales. A pesar de sus limitaciones, los métodos no dejan de ser importantes y útiles para el manejo ya que proporcionan información sumamente útil de una realidad desconocida.

Patrones generales de crecimiento

Plantas pequeñas

Las dificultades de establecimiento que enfrentan las plantas pequeñas y los cambios alométricos que ocurren en ellas podrían causar que su tasa de crecimiento sea relativamente baja. Cuando se superan los problemas y la morfología y geometría de la planta se ajustan, se puede esperar, un aumento y aceleración en el crecimiento, con una curva de crecimiento cóncava en la parte inicial. Sin embargo, si ajustamos las alturas de todos los individuos (con alturas de hasta 12 m o más) a una sola curva, se pierden las tendencias particulares en el rango de 0 a 0.5 m o más. En consecuencia, se sobrestima la tasa de crecimiento de los pequeños y consecuentemente se subestima la edad en todas las categorías de altura subsecuentes. Para evitar este problema, se analizaron los individuos pequeños por separado; hay que enfatizar que se empezó con plantas pequeñas pero ya con más de 5 cm de altura. A reserva de que en un futuro se estudien plantas desde su germinación hasta los 10 o 15 m de altura, la relación crecimiento - altura resultó esencialmente lineal hasta los 0.5 m de altura y aún hasta los 1.5 m. Esto sugiere que no hay una fase de aceleración en el crecimiento.

Análisis con agrupaciones

El análisis del crecimiento entre plantas de todos los tamaños utilizó el método propuesto por Shreve (1910) y Hastings y Alcorn (1961), quienes basaron sus estudios del saguaro en tablas de promedios por categoría de altura. Para esta tesis se propuso comparar los análisis por tablas basadas en agrupaciones por número de individuos. Este último esquema responde al problema de obtener un “tamaño de muestra” igual o parecido entre las categorías. Como se muestra en esta tesis el agrupar una muestra de campo por alturas hace que algunas categorías queden sobrepobladas y otras con escasos individuos, lo cual pone en duda la calidad del resultado. El manejar agrupaciones

por número de individuos posee la ventaja de tener un número adecuado e igual en cada intervalo y entre éstos. Sin embargo, presenta el problema de que la representación equilibrada de todas las alturas en la realidad sería una casualidad poco probable. Ya que los dos sistemas tienen problemas de muestreo, es aconsejable ordenar el trabajo de campo sin limitarse a un espacio fijo y no por cuadrantes de tamaño predeterminados. Se sugiere que sería más fácil un sistema de categorías por altura, llevando una cuenta corrida de la muestra.

De manera general, las curvas obtenidas para las relaciones altura – crecimiento en las diferentes categorizaciones fueron similares. Es decir, el crecimiento aumenta rápidamente hasta alturas de 1 – 2 m y luego disminuye de manera paulatina. A pesar de esta similitud, se observó que las agrupaciones más pequeñas (10 individuos y 0.5 m) presentaron fluctuaciones repetidas en el promedio del crecimiento, las cuales serían difíciles de explicar biológicamente como rasgos reales de un patrón. En el otro extremo, pareciera que las agrupaciones de intervalos muy amplios (40 individuos y 2 m) no representaron bien el rápido aumento del crecimiento, el valor máximo, ni la altura a que se presenta ese máximo y comienza el decremento. Por consiguiente, para las posteriores estimaciones de la edad se tomaron como base las agrupaciones intermedias de 20 individuos y 1 m. Este análisis es ilustrativo de los problemas de muestreo, pero no indica las categorizaciones óptimas para otros casos (especies, datos de campo, etc.), las cuales tendrían que investigarse de manera equivalente a este trabajo.

Analizar los datos partiendo de agrupaciones desiguales de altura no es una práctica muy común. Sin embargo, cuando se reconocen las tendencias de los datos, este método puede ser útil para representar los cambios en una serie de intervalos. En el presente caso, no parece haber ventajas muy fuertes, especialmente en comparación con el método de ajuste de curvas de crecimiento, el cual no estaba disponible hasta que existieron los recientes avances en cómputo. Los

intervalos desiguales podrían tener más relevancia para resumir los datos de las curvas de crecimiento. Se podrían tener varias fases de diferente duración, como la curva del cirio con una fase adicional de aceleración.

Análisis sin agrupación

Dados los avances en la matemática y el cómputo, el patrón de crecimiento puede ser muy fácilmente analizado como una curva continua en lugar de una tabla de valores promedio por intervalos. En cierta forma, una regresión lineal o una no-lineal también estima el promedio con el ajuste de una curva por “mínimos cuadrados”. El método requiere de un modelo explícito, o sea una función matemática simple, en la cual los parámetros ajustados minimizan las diferencias entre los datos y la curva. El ajuste se hace con referencia al rango completo de altura, no a alguna o cada parte de ese rango. Existen otros métodos para ajustes de curvas por segmentos (por ejem. “el spline suavizado,” Cook y Peters, 1981) pero no proporcionan una función explícita o simple y son más apropiados en casos de variaciones menores entre individuos y con más fluctuaciones a lo largo de la vida del individuo.

Turner (1990) presentó una curva de crecimiento para el saguaro, basada en un ajuste no lineal de datos promedios por intervalos de 0.5 m de altura. Para el cirio, se probó la función propuesta por Turner (1990; Ecuación 1) y otra más simple propuesta por Bullock (no publ., Ecuación 2). Las curvas ajustadas de las dos funciones resultaron altamente significativas. Por falta de un modelo biológico que requiere la función más compleja, se sugiere seguir trabajando con la función más simple. En el futuro sería relevante trabajar sobre la interpretación biológica de los parámetros de estos modelos. Mientras esto no suceda, por más buenos que sean los ajustes, ellos tienen sentido sólo en la categoría de los modelos estadísticos.

Por otro lado, en este trabajo se hicieron ajustes a los datos crudos por individuo y también a los promedios de diferentes sistemas de agrupación. En general, las curvas resultaron tan parecidas como uno esperaría por simples razones estadísticas, además del factor de la “rigidez” que impone una función explícita. El método parece más recomendable para el uso de los datos crudos, ya que no sesga los resultados hacia los límites pre-establecidos de las categorías. Tampoco requiere de atender en el campo el compilado de los intervalos, ni es necesario procesar los datos por promedios.

Los primeros estudios de crecimiento y edad en el cirio utilizaron mediciones de altura en relativamente pocos individuos (19) a través de un periodo apreciable (17 años) (Humphrey y Humphrey, 1990). Faltando individuos pequeños en estos estudios y considerando la variación entre individuos, los autores propusieron representar el crecimiento por una tasa promedio. También, en un estudio en un plazo de tiempo mayor (Escoto y Bullock, en prensa) se calculó un promedio “global” por otra vía estadística. Sin embargo ese estudio y el presente trabajo han demostrado que el crecimiento no es constante con respecto a la longitud ni a la altura. Con esta tesis queda claro el patrón general de crecimiento en altura, detallado en tablas y modelos explícitos, con la observación interesante de que el patrón es el mismo que presenta el saguaro, aunque es importante insistir en que difieren los valores de los parámetros. Siempre se destaca la variabilidad entre individuos. Un gran adelanto para entender esto fue el trabajo de Escoto y Bullock (en prensa), quienes mostraron que las diferencias entre individuos son muy consistentes a través de los años y que se explican en buena parte, por factores de micro - sitios que probablemente varían poco o no varían entre años.

Estimaciones de la edad

Es importante recordar que no se conoce la edad de ningún cirio de manera real con la cual pudiera verificarse las estimaciones de los diferentes métodos utilizados en este y otros estudios. Por lo mismo, es importante señalar las diferencias que pueden presentarse por el uso de las técnicas del análisis de datos.

Crecimiento por categorías

De manera general las diferencias entre las estimaciones de edad obtenidas, a partir de las diferentes maneras de establecer agrupaciones, fueron de dos a tres décadas. Estos valores, si bien no tendrían muchas consecuencias en un contexto de 400 años, serían un problema apreciable en un “sistema de corte” de 50 a 100 años. Por otro lado, este resultado probablemente refleja diferencias artificiales debidas a la exactitud con que se presenta la fase de cambio en la tasa de crecimiento más rápido, como también en la altura a la cual se alcanza la tasa máxima y el valor de ésta. También, se asume que las estimaciones son algo burdas, simplemente por que son pocas las categorías.

Crecimiento con una función explícita

Las estimaciones obtenidas por medio de la Ecuación 2 mostraron una tendencia general muy similar entre ellas y con las estimaciones del método anterior. Las diferencias entre las curvas comenzaron a observarse después de los primeros 50 años y se observaron diferencias de cerca de 15 años por arriba de 1 – 2 m de altura.

Entre otros estudios, basados en la estimación de edad, se encuentra el de Humphrey y Humphrey (1990) donde los autores estiman la edad con base en la tasa de crecimiento promedio en altura. Los autores estiman una edad aproximada de 42 a 59 años para un individuo de 1.52 m y alrededor de 209 a 296 años para los individuos de 7.6 m de altura. En contraste con ello, las

estimaciones en este trabajo son de 40 a 60 años para individuos de aproximadamente 0.5 a 1 m de altura y de 200 a 300 años para aquellos con una altura entre 6.5 y 8.5 m. Debe considerarse el hecho de que las estimaciones obtenidas por Humphrey y Humphrey no contemplan el patrón de crecimiento de los individuos más pequeños de la población.

Por técnica de simulación

Las técnicas para estimar la edad con base en el ajuste de una curva a los datos de crecimiento no facilitan el análisis de la variación que debe existir entre la edad de los individuos de un mismo tamaño. Humphrey y Humphrey (1990) hicieron un intento con mediciones repetidas de los mismos individuos a través de varios años. Sin embargo, usaron un análisis lineal, sin una curva dependiente del tamaño, para tener una tasa por individuo y luego un promedio poblacional. Una curva ajustada de crecimiento en relación con tamaño tiene un error de estimación, pero es dudosa la calidad de esta estadística en la regresión no-lineal. Además, como muestran las técnicas de agrupación el error tiene un valor único para todo el rango de tamaños aunque se sabe que la variación no es constante.

La técnica de simulación propuesta por Lieberman y Lieberman (1985) comparte un aspecto con el estudio de Escoto y Bullock (en prensa) el cual se refiere a que las mediciones de cada individuo son solamente dos, separadas por un considerable número de años (>10) y también el hecho que la simulación requiere de un tamaño de muestra grande. Por otro lado, la técnica de simulación respeta la relación entre el crecimiento y el tamaño, pero tiene la característica – con ventajas y desventajas- de no conllevar a los problemas de trabajar con promedios por categorías, ni el de la rigidez que tiene una función explícita.

La versión de la simulación utilizada en el presente trabajo parece producir pocos efectos artificiales, como pueden ser los de los diferentes valores de $V1$ y $V2$, aunque éstos mismos podrían deberse a particularidades de la muestra.

Por otro lado, la simulación expone características poblacionales no visibles en otros métodos. Una de éstas es la no-normalidad de los valores de tamaños en una edad dada sobre un rango grande de edades. Esto implica que la utilización de métodos o estadísticas normales sería cuestionable o inválida. Es importante para el manejo de muchas especies, estudiar si ésta es una característica real y común. También, el que las curvas de las medianas no difieren mucho entre corridas de la simulación, con diferentes valores de autocorrelación, pierde mucho de su interés al considerarse que la mediana no representa bien a las distribuciones no normales.

Otra característica de gran importancia y que es evidente por las simulaciones, es la dispersión de la relación tamaño-edad debida a la autocorrelación del crecimiento. La autocorrelación ya fue documentada para el cirio (Escoto y Bullock, en prensa) y es de conocimiento común en los árboles que tienen anillos anuales de crecimiento (Fritts, 1976) pero no es común su incorporación en estimaciones de la relación tamaño – edad. Los límites de confianza que corresponden a la autocorrelación reportada resaltan, que la edad de un cirio no puede ser razonablemente estimada sin conocimiento de la tasa de crecimiento del individuo en un plazo de varios años.

La normatividad e implicaciones del presente trabajo

A pesar de ser una especie de uso restringido y reconocida entre las pocas especies prioritarias a nivel nacional (INE-SEMARNAP, 1997), el marco legal que se tiene para el cirio se basa exclusivamente en las entidades gubernamentales correspondientes para otorgar los permisos.

Aunque la mayoría de la distribución de la especie se encuentra protegida dentro de la Zona de Protección de Flora y Fauna “El Valle de los Cirios” y en menor proporción por la Reserva de la Biósfera “El Vizcaíno” no existe ninguna reglamentación nacional específica que la incluya particular y explícitamente. A pesar de ser una especie sumamente longeva, la cual juega un papel relevante dentro del ecosistema y muy probablemente como indicador ambiental la Norma Oficial Mexicana de Ecología (SEMARNAT, 1994) no considera a esta especie dentro de ninguno de sus apartados.

Recientemente la CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad) convocó el trabajo relacionado con el conocimiento biológico de las especies incluidas dentro de la NOM, con la finalidad de incluir o excluir algunas especies. Sin embargo, no se presentó ninguna propuesta para la inclusión del cirio. Una de las aplicaciones de este trabajo podría ser la inclusión de la especie dentro de la norma mexicana dentro del apartado 3.6.3 donde se encuentran las especies y subespecies sujetas a protección especial y dentro del cual se incluyen aquellas especies sujetas a limitaciones en su aprovechamiento. Se sugiere esto debido a que las poblaciones del cirio poseen un área de distribución restringida (Humphrey, 1974), juegan un papel como indicadores ambientales (INE-SEMARNAP, 1997) y han mostrado una disminución en décadas recientes (Bullock *et al.*, no publ.). Además, como se ha mostrado en el presente trabajo, el crecimiento individual en condiciones naturales no tiene tallos apreciables en los periodos que

comúnmente consideran los aprovechamientos forestales. Tampoco se puede estimar la estructura de edades para diseñar algún esquema de corte.

El reto de diversificar las actividades económicas de los poblados de la región con base en los recursos naturales, sólo se sugiere la realización de actividades que reditúen económicamente sin poner en riesgo las poblaciones del cirio (por ejem. el ecoturismo). Por eso sólo el cultivo de la especie (por medio de semillas) para su venta como planta de ornato parece redituable. Las plantaciones bajo condiciones seleccionadas o aún semi-controladas para la extracción y comercialización del recurso maderable requieren de un plan de manejo específico pero que pareciera difícil por la longevidad de la especie.

CONCLUSIONES

- Los incrementos en altura, para una altura dada, tienen menos variabilidad que en el caso de considerar la longitud, por lo que la altura resulta mejor indicador para estimar la tasa de crecimiento y la edad.
- En los individuos de poca altura, el aumento en la tasa de crecimiento es lineal.
- El crecimiento estimado presenta un patrón similar entre los diferentes métodos comparados.
- El método más recomendable, para la obtención de la tasa de crecimiento, es el análisis de los datos sin promediar por medio del ajuste de una función explícita no - lineal.
- El método que permite hacer estimaciones de edad más realistas y conocer su variabilidad es el de simulaciones.
- Precisar la estructura de edades en las poblaciones de cirio sería una variable importante para un esquema de manejo sostenible. Sin embargo, la precisión no es posible dada la variabilidad en el crecimiento y el consecuente grado de error en la edad estimada.
- Las tasas de crecimiento que presenta la especie son muy bajas como para promover el aprovechamiento comercial de la madera bajo un esquema de ciclos de corte en sus poblaciones naturales.
- Los métodos utilizados en esta tesis deberían ser aplicables al análisis de una gran variedad de especies en este y en otros ecosistemas
- Se sugiere que la diversificación de actividades para el aprovechamiento del cirio sea sólo en plantaciones especiales como especie de ornato solamente o bien aprovechar la belleza escénica inata de los paisajes que proporciona la especie por medio del ecoturismo.

- Con base en los resultados obtenidos se propone la incorporación de la especie dentro de la norma oficial mexicana.

REFERENCIAS

CITES (2001) Véase:

<http://www.cites.org/esp/index.shtml>,

<http://www.cites.org/esp/append/index.shtml>,

http://www.cites.org/esp/append/I&II_0700.shtml.

Comanor PL y Clark WH (1988) Productivity pattern in a Baja California, Mexico, population of *Yucca schidigera*. *Cactus and Succulent Journal* 60: 138-142.

Condit R, Sukumar R, Hubbell SP y Foster RB (1998) Predicting population trends from size distributions: A direct test in a tropical tree community. *American Naturalist* 152: 495-509.

Cook ER y Peters K (1981) The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-Ring Bulletin* 41: 45-53.

CONABIO. <http://www.conabio.org.mx>

CRECE8. elaborado en lenguaje "Basic" por Lieberman y Lieberman (1985), modificaciones hechas por S. Bullock .

Delgadillo J (1998) Florística y Ecología del Norte de Baja California. *Universidad Autónoma de Baja California*, México. 407 pp.

Escoto RM (1999) Variaciones temporales y espaciales en la tasa de crecimiento del cirio (*Fouquieria columnaris*). Tesis de Maestría en Ciencias. *Universidad Autónoma de Baja California*, Ensenada, Baja California, México. 94 pp.

- Escoto RM y Bullock SH** (en prensa) Long-term growth rates of cirio (Fouquieria columnaris), a giant succulent of the Sonoran Desert in Baja California. *Journal of Arid Environments*.
- Fritts HC** (1976) *Tree Rings and Climate*. Academic Press, London. 545 pp.
- Hastings JR y Alcorn SM** (1961) Physical determination of growth and age in the giant cactus. *Journal of the Arizona Academy of Science* 2: 32-39.
- Henrickson J** (1975) Vegetative morphology of the cirio (Fouquieria columnaris). *Cactus and Succulent Journal* Supplemental Volume: 33-46.
- Humphrey RR** (1974) The boojum and its home: Idria columnaris Kellogg and its ecological niche. *University of Arizona Press*, Tucson. 214 pp.
- Humphrey RR y Humphrey AB** (1969) Height and volume characteristics of Idria columnaris Kellogg. *Journal of the Arizona Academy of Science* 54: 207-215.
- Humphrey RR y Humphrey AB** (1990) Idria columnaris: age as determined by growth rate. *Desert Plants* 10: 51-54.
- Humphrey RR** (1991) Montevideo Valley and its tallest recorded cirio. *Cactus and Succulent Journal*. 53: 239-240.
- INE-SEMARNAP** (1997) Programa de conservación de la vida silvestre y diversificación productiva en el sector rural. *Instituto Nacional de Ecología, Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y de Pesca, México*
- Lieberman M y Lieberman D** (1985) Simulation of growth curves from periodic increment data. *Ecology* 66: 632-635.

- Lieberman M y Lieberman D** (1988) Age-size relationships and growth behavior of the palm Welfia georgii. *Biotropica* 20: 270-273.
- Niering W, Whittaker RH y Lowe CH** (1963) The saguaro: a population in relation to its environment. *Science* 142: 15-23.
- Pierson EA y Turner RM** (1998) An 85-year study of saguaro (Carnegiea gigantea) demography. *Ecology* 79: 2676-2693.
- Sarukhán J, Piñero D y Martínez-Ramos M** (1985) Plant demography – a community level interpretation. Pp.17-31 en White J (ed), *Studies on Plant Demography: a festschrift for John L. Harper*. Academic Press, London.
- SEMARNAT** (1994) NOM 059 – ECOL-1994.
http://www.ine.gob.mx/dgra/normas/rec_nat/no_059.htm
- Sepúlveda JI** (1994) La palmilla Yucca schidigera en Baja California. Folleto Técnico No. 8. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias, *Centro Regional del Noroeste, Campo Experimental Costa de Ensenada*, Ensenada.
- Sheil D** (1999) Developing tests of successional hypotheses with size-structured populations, and an assessment using long-term data from a Ugandan rain forest. *Plant Ecology* 140: 117-127.
- Shreve F** (1910) Rate of establishment of the giant cactus. *Plant World* 13: 235-240.
- Steenbergh WF y Lowe CH** (1983) Ecology of the saguaro: III. Growth and demography. *National Park Service Scientific Monograph Series No.17*. 228 pp.
- Tschirley FH y Wagle RF** (1964) Growth rate and population dynamics of jumping cholla (Opuntia fulgida Engelm.). *Journal of the Arizona Academy of Science* 3: 67-71.

Turner RM (1990) Long-term vegetation change at a fully protected Sonoran desert site. *Ecology* 71: 464-477.

Turner RM, Bowers JE y Burgess TL (1995) Sonoran desert plants: An ecological atlas. University of Arizona Press, Tucson. 504 pp

Zar JH (1999) Bioestadistical Analysis. 4° edición. Prentice Hall, Upper Saddle River. 663 pp + apendices.

Anexo

Con base en la convocatoria realizada por la CONABIO, se anexa el siguiente formato con los puntos que se requieren para solicitar la inclusión de la especie a la Norma Oficial Mexicana de Ecología (NOM - 059 - ECOL - 2000).

1. GENERALIDADES

- 1.1 Nombre de la especie
- 1.2 Ilustración o fotografía
- 1.3 Categoría taxonómica
 - 1.3.1 Reino
 - 1.3.2 Phylum / División
 - 1.3.3 Clase
 - 1.3.4 Orden
 - 1.3.5 Familia
 - 1.3.6 Nombre científico (Incluir categorías infraespecíficas), autor y año
 - 1.3.7 Lista de nombres comunes
- 1.4 Determinación
 - 1.4.1 Colección (es) de referencia
 - 1.4.2 Catálogo nomenclatural utilizado para proporcionar el nombre científico
- 1.5 Descripción de la especie

2 DISTRIBUCIÓN

- 2.1 Distribución histórica estimada
 - 2.1.1 Localización geográfica
 - 2.1.2 Mapa o croquis de distribución geográfica de la especie o población
- 2.2 Distribución actual, con poblaciones aún presentes
 - 2.2.1 Localización geográfica de las localidades (latitud, longitud)
 - 2.2.2 Mapa o croquis de distribución geográfica de la especie o población

3 AMBIENTE

- 3.1 Macroclima
- 3.2 Vegetación o tipo de ambiente
- 3.3 Hábitat
- 3.4 Situación actual del hábitat con respecto a las necesidades de la especie
- 3.5 Refugios

4 HISTORIA NATURAL DE LA ESPECIE

- 4.1 Antecedentes del estado de la especie o, en su caso, de las poblaciones principales
- 4.2 Historia de vida
- 4.3 Relevancia de la especie
- 4.4 Ecología poblacional
 - 4.4.1 Tamaño poblacional
 - 4.4.2 Demografía
 - 4.4.2.1 Categoría de edad, tamaño o estadio
 - 4.4.2.2 Proporción sexual
 - 4.4.2.3 Fecundidad
 - 4.4.2.4 Tasa de crecimiento
 - 4.4.2.5 Reclutamiento
 - 4.4.2.6 Reproducción

- 4.4.2.7 Tasa de entrecruzamiento
- 4.4.2.8 Fenología
- 4.4.3 Alimentación
- 4.4.4 Conducta
- 4.4.5 Uso del hábitat
- 4.4.6 Ambito hogareño

5 CATEGORÍAS DE RIESGO

5.1 Categorías de riesgo en el PROY – NOM

[P] en peligro de extinción, [A] amenazada, [E] probablemente extinta en el medio silvestre o [Pr] sujetas a protección especial

5.2 Otras clasificaciones

5.2.1 UICN

5.2.2 CITES

5.2.3 Otra (especificar qué categorización y los criterios utilizados)

5.3 Factores de riesgo

5.4 Conservación

6 BIBLIOGRAFÍA

7 MÉTODOS DE EVALUACIÓN DEL RIESGO DE EXTINCIÓN DE LAS ESPECIES SILVESTRES

7.1 Criterio A: Amplitud de la distribución del taxón en México

A.I Muy restringida

A.II Restringida

A.III Medianamente restringida o amplia

A.IV Ampliamente distribuida o muy amplia

Valor del criterio A:

7.2 Criterio B: Estado del hábitat con respecto al desarrollo natural del taxón

B.I Hostil o muy limitante

B.II Intermedio o limitante

B.III Propicio o poco limitante

Valor del criterio B:

7.3 Criterio C: Vulnerabilidad biológica intrínseca del taxón

C.I Vulnerabilidad alta

C.II Vulnerabilidad media

C.III Vulnerabilidad baja

Valor del criterio C:

7.4 Criterio D: Impacto de la actividad humana sobre el taxón

D.I Alto impacto

D.II Impacto medio

D.III Bajo impacto

Valor del criterio D:

7.5 Valor asignado para la especie estudiada:

8. PROPUESTA DE RECLASIFICACIÓN DE LA ESPECIE EN EL PROY - NOM - 059 - ECOL - 2000.