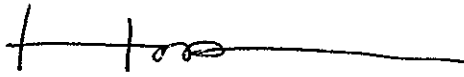


TESIS DEFENDIDA POR
Olga Flores Uzeta
Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ

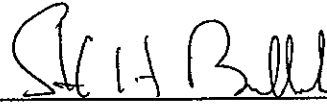

Dra. Ma. Elena Solana Arellano

Director del Comité



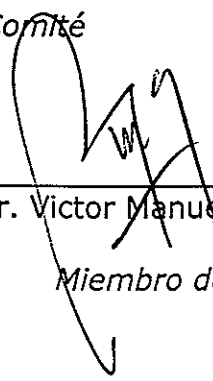
Dr. Héctor Echavarría Heras

Miembro del Comité



Dr. Stephen Holmes Bullock
Runquist

Miembro del Comité


Dr. Victor Manuel Wong Ortega

Miembro del Comité


Dr. Juan Carlos Heraguera García

*Coordinador del programa en
Ecología Marina*


Dr. Federico Graef Ziehl

Director de Estudios de Posgrado

22 de Noviembre del 2004

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR
DE ENSENADA**



**PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS
EN ECOLOGÍA MARINA**

**DEMOGRAFÍA DEL PASTO MARINO *Zostera marina* L. USANDO MÉTODOS
MATRICIALES EN DOS CICLOS ANUALES.**

TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
MAESTRO EN CIENCIAS

Presenta:

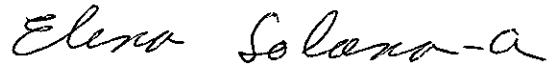
Olga Flores Uzeta

Ensenada, Baja California, México, Noviembre del 2004.

RESUMEN de la tesis que presenta **Olga Flores Uzeta**, como requisito parcial para la obtención del grado de MAESTRO EN CIENCIAS en ECOLOGÍA MARINA. Ensenada, Baja California. Noviembre del 2004.

DEMOGRAFÍA DEL PASTO MARINO *Zostera marina* L. UTILIZANDO MÉTODOS MATRICIALES EN DOS CICLOS ANUALES.

Resumen aprobado por:



Dra. Ma. Elena Solana Arellano
Directora de Tesis

Se analizó una base de datos de tallos vegetativos del pasto marino *Zostera marina*, generados durante un período comprendido entre Abril de 1999 a Diciembre de 2000. El propósito general, fue proveer una técnica de estudio que minimice los muestreos destructivos para un análisis demográfico aplicado a pastos marinos de vida corta. Para fortalecer la utilización de los métodos cuantitativos, se compararon las tasas de mortalidad y reclutamiento calculadas con las obtenidas por otros métodos. No encontrando diferencias estadísticas entre ambos. Por lo que concluimos que nuestra aproximación, además de contribuir al conocimiento de estrategias demográficas (estimación probabilística de las tasas de reclutamiento y mortalidad) reduce la cantidad de visitas al campo y por consiguiente, la perturbación antropogénica al ecosistema.

Se estructuró a la población de *Z. marina* agrupando los tallos en clases de edades en términos de intervalos de plastocrono (IP). Ésta estuvo caracterizada por tallos muy jóvenes. Los tallos más viejos registraron una edad máxima de 377 días (≈ 46 IP) de vida en 1999 y de 315 (≈ 38 IP) para el año 2000. Siguiendo el método de cohortes se construyeron tablas de vida de nuestra población. Utilizando modelos matriciales se proyectaron las densidades de *Z. marina* a través del tiempo. Éstas fueron comparadas estadísticamente con los valores observados correspondientes al año 1999 no mostraron diferencias significativas ($p \geq 0.05$) excepto de aquellas generadas de las tablas de vida de mayo ($p = 0.02$) y julio ($p \leq 0.05$). Se realizaron comparaciones mes a mes del 1999 encontrando que la de abril y la de agosto fueron estadísticamente diferentes a todas las demás ($p = 0.02$). De éstos resultados concluimos que agosto fue un mes de transición por tanto se proyectaron los datos del 2000 utilizando dos tablas de vida, la primera corresponde a la tabla de vida de cohortes de diciembre 1999 proyectada a Julio 2000 y la segunda de cohortes de Agosto y proyectada a Diciembre 2000. Para la primera matriz de proyección, la diferencia entre los valores calculados y observados fue altamente significativa ($p = 0.00$) y para la segunda, no hubo diferencias significativas ($p = 0.11$). Lo anterior nos hace suponer que el comportamiento de la población pudo deberse a cambios severos de temperatura particularmente a un efecto compuesto Niño-Niña que pudo haber repercutido en la demografía de la pradera de *Z. marina* en el año 2000. Finalmente, utilizando métodos matriciales se calcularon las tasas de reclutamiento y mortalidad para el año 2000. Se encontró que el reclutamiento no estuvo correlacionado con la tasa de mortalidad ($R = 0.33$, $p = 0.28$) por tanto no hubo un balance entre éstas. La mortalidad de tallos no estuvo correlacionada significativamente al promedio de tallos presentes ($R = 0.49$, $p = 0.1$) sugiriendo con esto, que la mortalidad de tallos no es denso independiente.

Palabras clave: Métodos matriciales. Demografía. *Zostera marina*. Tasa de reclutamiento.

ABSTRACT

Data generated over a period of time from April -1999 to December- 2000 on vegetative shoots of a *Zostera marina* meadow were analyzed. The main goal of this study was to provide a technique that minimizes destructive sampling in the demographic analysis of short-lived seagrasses. To support the quantitative method presented here, we compared our predicted mortality and recruitment rates with those reported in literature by other methods. We found no statistical differences among them and conclude that our approximation, in addition to contributing to the knowledge of demographic strategies, reduces the number of field visits and therefore reduces anthropogenic perturbations to the ecosystem.

Our population of *Zostera marina* was structured by age classes in terms of Plastochrone Intervals (PI). Young dominated our site. The maximum age found was 377 days in 1999 (≈ 46 IP) and 315 day in 2000 (≈ 38 IP). Life tables for the population constructed by using the cohort method showed that, in general, there were no differences for 1999 ($p \geq 0.05$) except for the projections of May ($p=0.02$) and July ($p \leq 0.05$). Comparisons of month-to-month projections for 1999 demonstrated that April and August were statistically different from the others ($p=0.02$). From this we concluded that August is a transition month and therefore, data for 2000 were projected using two life tables: The first one used data from December of 1999 projected through July of 2000. The second one considered data of August of 2000 projected through December of the same year. For the first projection, we found significant differences between projected and observed values ($p=0.00$). For the second projection we found no significant differences ($p=0.11$). We conclude that the behavior of the population could have been influenced by drastic changes in temperature, specifically by the combined effect of the "el niño-la niña" ENSO event that may have affected the demography of *Z. marina* at our study site in 2000. Finally, mortality and recruitment rates were predicted for the same year by using matrix methods. We found no correlation between recruitment and mortality rates ($R=0.33$ $p=0.28$). This result indicates that there was no balance between these two values. Similarly, shoot mortality was not correlated with mean shoot density ($R=0.49$, $p=0.1$), suggesting that mortality is independent of density.

Key words: Matrix models. Demography. *Zostera marina*. Recruitment rate.

AGRADECIMIENTOS

Expreso mi más sincero y profundo agradecimiento a las siguientes personas:

A mi directora de tesis: Dra. Elena Solana-Arellano por su acerada dirección, amistad y apoyo.

A los miembros del comité de tesis: Dr. Héctor Echavarría Heras, Dr. Stephen Bullock Runquist y Dr. Victor Manuel Wong Ortega por sus sugerencias y comentarios para el mejoramiento de esta tesis y comprensión.

A mi familia: Héctor, Alan, Víctor y Braulio por su gran apoyo.

A CICESE por darme la oportunidad de avanzar académicamente.

A mis amigos y compañeros: Miriam Poumian, Esperanza Álvarez y Felipe Plaza por su amistad. A José María Domínguez y Francisco Ponce por su colaboración en las gráficas y figuras, así como a todas las personas que de alguna manera me alentaron para seguir adelante.

CONTENIDO

		Página
I	Introducción -----	1
I.1	Antecedentes -----	6
I.2	Objetivos -----	12
I.3	Objetivos Generales -----	12
I.4	Objetivos Particulares -----	12
II	Materiales y Métodos -----	13
II.1	Área de estudio -----	13
II.2	Trabajo de campo -----	15
II.3	Trabajo de laboratorio -----	18
II.4	Análisis de datos -----	20
III	Resultados -----	28
IV	Discusión -----	42
V	Conclusiones -----	50
VI	Recomendaciones -----	52
	Literatura citada -----	53
	Apéndice	

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Localización del área de estudio dentro de la Bahía de Todos Santos.	14
2	Esquema de un rizoma de propagación vegetativa de <i>Zostera marina</i> .	17
3	Esquema del análisis de datos, iniciando con la estructura en clases de edades, la construcción de tablas de vida y la proyección de matrices de Leslie. Los análisis estadísticos fueron análisis de varianza (ANVA), prueba <i>t</i> y análisis de regresión simple (ARS).	27
4	Distribución de edades de los tallos de <i>Zostera marina</i> , que va de 1 a >39 IP, para el año el año 1999 y de 1 a 38 IP, para el año 2000.	29
5	Número de tallos observados y calculados por metro de rizoma para cada mes, desde abril 1999 hasta diciembre 2000.	30
6	Comparaciones entre el número de tallos observados y el número de tallos calculados para cada clase de edad, (que va de 0 a 46) utilizando la tabla de vida de abril (A), la de Mayo (B), Junio (C) y julio (D) proyectadas hasta diciembre 1999.	32
7	Comparaciones entre el número de tallos observados y el número de tallos calculados para cada clase de edad, (que va de 0 a 46) utilizando la tabla de vida de agosto (E), la de septiembre (F), octubre (G) y noviembre (H) proyectadas hasta diciembre 1999.	33
8	Número de tallos observados y calculados para cada clase de edad utilizando la proyección de la tabla de vida de diciembre, 1999 (I) proyectada a julio 2000 y la de agosto(J) proyectada a diciembre del 2000.	38
9	Número de tallos por metro de rizoma calculados y observados para cada clase de edad, desde abril 1999 a diciembre 2000.	39
10	Tasa de reclutamiento y mortalidad calculadas por diferentes métodos.	40
11	Estructura de edad y tasas de mortalidad (<i>ln</i>) promedio mensual de tallos de <i>Zostera marina</i> de una pradera del Estero de Punta Banda durante el año 2000 de acuerdo el método de Pérez <i>et al.</i> , (1994). Los individuos jóvenes como los viejos sufrieron alta mortalidad.	41

LISTA DE TABLAS

Tabla		Página
I	Resultados del análisis de varianza $\alpha= 0.05$, de la comparación entre las matrices de proyección correspondientes a los meses de abril hasta noviembre, 1999.	31
II	Resultados del análisis de varianza $\alpha= 0.05$ donde se observó que la comparación entre las medias (M) de las tasas de mortalidad provenientes de las matrices de proyección de abril a noviembre 1999 no mostraron diferencias significativas (Tukey, $p=0.99$).	34
III	Resultados del análisis de varianza $\alpha= 0.05$ donde se observó que la comparación entre las medias (M) de las tasas de reclutamiento provenientes de las matrices de proyección de abril a noviembre 1999 mostraron diferencias significativas (Tukey, $p=0.00$).	34
IV	Resultados de la prueba t , $\alpha= 0.05$ de la comparación de las tasas de Mortalidad promedio mensual del año 2000.	37
V	Resultados de la prueba t , $\alpha=0.05$ de la comparación entre las tasas de Reclutamiento mensual para el año 2000.	37

I. INTRODUCCION

Una parte fundamental de la ecología de poblaciones es el estudio de las causas que determinan la abundancia y distribución de los individuos (Gotelli, 2001). Es decir, nos interesamos en mediciones del tamaño de sus poblaciones (abundancia) y en dónde se encuentran los organismos (distribución) en el medio natural a través del tiempo. De manera general, los nacimientos, muertes, inmigración y emigración son los procesos demográficos que determina el número de individuos en una población. En este sentido, es importante un estudio de los esquemas de nacimiento y sobrevivencias porque conecta la fisiología y genética poblacional con sistemas multiespecíficos de gran escala. De acuerdo a Ebert (1999), los estudios demográficos proveen de una ventana dentro de las grandes cajas negras que son las comunidades y ecosistemas.

La importancia de un estudio demográfico reside precisamente en conocer la dinámica y estructura de la población de un ecosistema. El análisis de la dinámica de población se expresa en términos del número de individuos. Para muchos organismos unitarios, los individuos se distinguen fácilmente y la mayoría de los miembros adultos de una población son similares a otros en tamaño y forma. Por otro lado, los organismos modulares no son individuos fáciles de distinguir y los miembros de la población, tienen variabilidad en tamaño y forma. Las plantas modulares con crecimiento clonal envuelven una reduplicación de unidades modulares discretas, los "ramets". La suma de esas unidades representa el "genet", o el producto de un solo cigoto (Harper y White, 1974; Kays y Harper, 1974; Harper, 1994).

Considerando las tasas o pulsos vitales (tasas de nacimiento, crecimiento, desarrollo y mortalidad) en el contexto de ciclos de vida; la demografía se ocupa tanto de la dinámica como de la estructura de las poblaciones. La respuesta de las tasas con el medio ambiente determina la dinámica de la población en el tiempo ecológico y la evolución de las historias de vida en el tiempo evolutivo. Siendo posible la identificación de un organismo por su ciclo de vida (Caswell, 2001).

Las poblaciones de muchas especies de plantas y animales son estructuradas en edad. El concepto básico de los modelos estructurados por edades, es el de *cohorte*. A éste lo definiremos como un grupo de individuos nacidos simultáneamente (Franco, 1990) y cuyas fecundidades y probabilidades de sobrevivencias futuras dependen de su edad. La utilización de cohortes, además de ofrecernos un instrumento para el cálculo de tasas de mortalidad y reclutamiento, nos proporciona información sobre la distribución de edades de los individuos que estamos analizando a un tiempo dado.

Para realizar el cálculo de tasa de reclutamiento es necesario conocer el tipo de nacimientos de nuestra población en estudio. Las poblaciones con nacimientos en pulsos son aquellas cuya reproducción esta concentrada en el punto donde los individuos entran a una nueva clase de edad. Así mismo, los valores de sobrevivencia son apropiados a sus valores de fecundidad porque la probabilidad de sobrevivencia, para una edad particular, marcha exactamente al tiempo al cual toma lugar la reproducción. Las poblaciones con nacimientos continuos son aquellas donde los individuos constantemente son adheridos a una clase de edad y también constantemente la abandonan. De acuerdo a Franco (1990),

cumplen prácticamente con esta característica cualquier organismo perenne (los que viven más de un año) e iteróparo (que se reproducen más de una vez en su vida). Cuando no está definida la estación reproductiva de la población, los datos requieren de una transformación que ayude a calcular tasas y otros parámetros que deberán ser estimados dentro de un estudio demográfico.

Existen dos métodos básicos de recopilación de datos; el horizontal y el vertical (Charlesworth, 1980). El horizontal es comúnmente usado para estudios realizados con poblaciones dentro de laboratorios, y consiste en seguir continuamente a una cohorte y registrar el tiempo al cual muere cada animal, así como el número de progenies que produjo a diferentes edades. Se recurre al método vertical para extractar estadísticas vitales, de datos censados sobre la misma población a solamente dos tiempos sucesivos, por ejemplo un año aparte.

Las estadísticas vitales que se requieren para un análisis demográfico se encuentran basadas en un sistema de tabulación conocido como tabla de vida. Estas tablas de vida están constituidas de probabilidades de reproducción, supervivencia y mortalidad en una población. La variable x es el atributo usado para clasificar individuos. En algunos casos, x significará edad y en otros casos, puede significar estadio o tamaño. Las unidades de tiempo dependen del ciclo de vida de la especie en estudio, días, semanas, años o décadas.

Los pulsos vitales estructurados en edad y con nacimientos continuos para alimentar las tablas de vida fueron definidos como sigue:

- m_x Número de progenies producido por un individuo con atributo x y puede ser concentrada a un punto durante un intervalo de tiempo como un pulso o de manera continua sobre el intervalo t a $t+1$. Esta es denotada como la fecundidad.
- p_x Probabilidad que un individuo con atributo x sobreviva un periodo de tiempo y es condicional que un individuo siga vivo al siguiente intervalo de tiempo. Es decir, esta es la sobrevivencia condicional.
- l_x Probabilidad que un individuo nuevo (edad 0) sobreviva a la edad x . Esta es denotada como la sobrevivencia.
- n_x Número de individuos en edad x .

De acuerdo a Chapman (1986), las tablas de vida pueden ser aplicadas a plantas y algas marinas si éstas pueden ser diferenciadas como individuos. Una matriz de proyección de una población es un ensayo que describe lo que suele acontecer dado ciertos parámetros (Keyfitz, 1972). Usualmente una matriz es derivada de la tabla de vida. Si la matriz es clasificada por edad, generalmente se refiere a una matriz de Leslie (1945, 1948). Leslie calculó cambios en el tamaño de la población en base a nacimientos de edad específica y tasas de sobrevivencia.

Por otra parte, para pastos marinos de vida corta, como *Zostera marina*, los estudios demográficos utilizando técnicas más complejas, no han sido aplicadas debido a su

condición de vida corta (Olesen y Sand-Jensen, 1994). Los estudios demográficos para pastos marinos se han concentrado su atención en el manejo de técnicas de reconstrucción y determinación de edad para especies de pastos marinos de vida larga, por ejemplo; *Posidonia oceanica*, *Thalassia testudinun* y *Cymodocea nodosa* (Duarte *et al.*, 1994).

I.1. ANTECEDENTES

Los modelos matriciales de dinámica de poblaciones, fueron desarrollados independientemente en los 1940's por Lewis (1942) y Leslie (1945, 1948) y adoptados por los ecólogos de poblaciones de plantas en 1970's (Sarukhán y Gadgil, 1974) por ejemplo; para árboles (Hartshorn, 1975; Enright y Ogden, 1979); plantas herbáceas (Sarukhán y Gadgil, 1974; Werner y Caswell, 1977; Caswell y Werner, 1978; Bierzychudek, 1981) y para la descripción de dinámica de población de plantas de crecimiento en clones (Sarukhán y Harper, 1973; Noble *et al.*, 1979; Bullock, 1980; Eriksson, 1988).

Leslie (1945) en su primer artículo, enunció la teoría básica de las ecuaciones de proyección y edad estable. En el segundo artículo, que publicó en 1948, elaboró el análisis matricial que incluye la relación del crecimiento logístico de una población y las interacciones depredador presa.

La demografía moderna se respalda en los trabajos de A.J. Lotka (1945), el cual desarrolló la teoría que relaciona la estructura y dinámica de la población clasificada por clases de edades viviendo en ambientes constantes. Con esta teoría, se dejó a un lado el problema de la ecuación logística (crecimiento exponencial) de ignorar la estructura de la población, es decir, considera a todos los individuos como idénticos (Caswell, 2001).

Los estudios demográficos de las poblaciones de pastos marinos han sido usados para evaluar el potencial de la población en cuanto al incremento o declinación de las praderas (Duarte y Sand-Jensen, 1990; Duarte *et al.*, 1994). Las técnicas que desde hace varios años han sido utilizadas para examinar la dinámica de población, incluyendo características demográficas (Patriquin, 1973, Durako y Moffler, 1987; Cox y Tomlinson, 1988), han sido limitadas para algunas especies de pastos marinos; *Posidonia oceanica* (Pergent y Pergent-Martini, 1990), *Thalassia testudinum* (Patriquin, 1973; Gallegos *et al.*, 1993; Durako, 1994) *Cymodocea nodosa* (Duarte y Sand-Jensen, 1990; Vidondo *et al.*, 1997; Pérez *et al.*, 1994).

Específicamente para *C. nodosa*, Pérez *et al.*, (1994) estimaron las tasas de mortalidad promedio (en unidades logarítmicas) de la reducción exponencial en el número de tallos en cohortes anuales consecutivos estructurados por edad. Método relativamente sencillo y concreto que no da detalles de las tasas de mortalidad. Por otro lado, las técnicas reconstructivas desarrolladas para pastos marinos por Pergent y Pergent-Martini (1990) y Duarte *et al.*, (1994) que se utilizan para evaluar pérdida de hábitat, o ganancia a través de la generación de un modelo que predice, se reducen a una visita al campo. Dichas técnicas se analizan bajo los supuestos de mortalidad constante y distribución de edad estable.

El trabajo de Petersen (1913) y el de Olesen y Sand-Jensen (1994) son concretamente los únicos estudios sobre la demografía del pasto marino *Zostera marina*. Petersen (1913) utilizó una secuencia de longitudes de entrenodos de *Z marina* para estimar su productividad en aguas Danesas. Olesen y Sand-Jensen (1994) condujeron un estudio

que por primera vez se basó en el método de cohortes de tallos durante un ciclo anual de 6 poblaciones perennes en Dinamarca para describir la relación entre crecimiento y edad del tallo en razón de plastocronos (término que será definido mas adelante), producción estacional, pérdida de biomasa aérea, regulación de densidad de tallos vía reclutamiento o mortalidad. Evidentemente, este trabajo aporto al conocimiento de la demografía del pasto marino, agrandando el interés por un discernimiento más profundo.

En particular, los únicos estudios de demografía descritos para *Zostera marina* en México han sido los realizados por Poumian-Tapia e Ibarra-Obando (1999) donde se puntualizaron algunos parámetros basados principalmente en la relación biomasa-densidad de tallos, pero no se realizaron estimaciones de tasas de reclutamiento y mortalidad. Así como el trabajo Solana-Arellano *et al.*, (2004) mediante un análisis de componentes principales se definió que las variables bióticas (densidad de tallos, crecimiento y biomasa) estuvieron correlacionadas con las variables abióticas (temperatura, radiación solar y nutrientes) dichos factores explicaron los procesos biológicos tales como crecimiento, mortalidad y reclutamiento.

A pesar de que *Z. marina* es ampliamente distribuida en el hemisferio norte y es bien conocida su ecología, Olesen y Sand-Jensen (1994) argumentan que la razón por la cual se hace técnicamente difícil la construcción de una tabla de vida para este pasto marino o el seguimiento de tallos marcados sobre intervalos de tiempo largos, se debe justamente a que sus rizomas son de vida corta (1-2 años) y la densidad de tallos es en general grande ($\sim 1000 \text{ m}^{-2}$). Sin embargo, en el presente estudio se intentó cuantificar las propiedades de la

población de *Zostera marina* de una laguna costera somera bajo el supuesto de que cada tallo se puede considerar como un individuo.

De acuerdo a Harper (1994), un *individuo* es definido como cualquier organismo que puede ser físicamente distinto de otro, no importando que éste sea genéticamente diferente. Harper uso el término individuo como un sinónimo de genet, es decir, un clon compuesto de ramets que a su vez son unidades de un genet que pueden actuar fisiológicamente independiente; usualmente son rizomas con raíces asociadas.

Frecuentemente en algunos estudios de desarrollo fisiológico y morfológico de plantas completas u órganos de plantas, los resultados son graficados contra la edad cronológica. Aunque puede existir gran variabilidad entre plantas de la misma edad cronológica respecto a su desarrollo fisiológico, así como morfológicamente iguales pero de edad cronológica diferente, esta condición obstaculiza los estudios que intentan correlacionar observaciones morfológicas y fisiológicas. Tratando de minimizar estas dificultades, Erickson y Michelini (1957) desarrollaron un índice numérico de la edad de desarrollo de plantas al cual le denominaron intervalo de plastocrono (IP) definido como el intervalo de tiempo que transcurre entre la formación de dos hojas sucesivas en el tallo de plantas mayores. El IP ha sido utilizado ampliamente en estudios que involucran especies que exhiben crecimiento indeterminado (Lamoreaux *et al.*, 1978).

Jacobs (1979) introdujo para *Z. marina* el Intervalo de Plastocrono que lleva implícito el tiempo entre la iniciación de dos hojas consecutivas en tallos describiéndolo como:

$$IP = \frac{(\text{número de tallos marcados})(\text{días de exposición})}{\text{suma de hojas nuevas}} \quad (1)$$

Esta fórmula, se deriva de la ecuación de Erickson y Michelini (1957). Esta fórmula ha sido utilizada para estudios de pastos marinos (Brouns, 1985; Duarte y Sand-Jensen, 1990; Duarte, 1991; Gallegos *et al.*, 1992; Duarte *et al.*, 1994 entre otros) debido a que provee una escala de tiempo morfológica que ha demostrado ser más útil que la edad cronológica en estudios que relacionan desarrollo morfológico y fisiológico de órganos o de una planta completa. También se ha aplicado como herramienta para el cálculo de producción de diferentes partes de plantas, como ejemplo la producción de hojas, vainas, raíces y rizomas, cada uno de estos componentes determinados por tallo (Solana-Arellano, 2001).

La duración media en días de un IP es una característica de cada especie, como se ha manifestado en la gran variabilidad que hay entre especies comparada a la que existe dentro de la misma especie (Duarte, 1991). Por ejemplo los promedios anuales para el pasto marino *Thalassia hemprichii* oscilan entre 10 y 10.6 (Brouns, 1985, Duarte, 1991). Para *T. testudinum* se encuentran entre 14 y 24.3 (Duarte, 1991; Durako, 1994; Gallegos *et al.*, 1992; Patriquin, 1973). Los promedios anuales para *Z. marina* se presentan de 13.1 a 19.3

(Duarte, 1991; Jacobs, 1979) inclusive desde 7 a 10.3 para una misma área de estudio (Ibarra-Obando *et al.*, 1997; Ibarra-Obando y Huerta-Tamayo, 1987; Ibarra-Obando y Bodouresque, 1994). Se considera que esta la variación puede deberse a diferencias entre las poblaciones así como a la variabilidad a escalas de tiempo interanuales y estacionales o al sistema de muestreo y conteo de hojas nuevas en los diseños experimentales (Gallegos-Martínez, 1995; Solana-Arellano, 2004).

El propósito del presente estudio fue estructurar a la población por edades (en Plastocronos) considerando a los tallos de *Zostera marina* como individuos independientes de acuerdo a Harper (1994). Proyectar las tablas de vida para poder obtener algunas propiedades de la población; como la tasa de reclutamiento y mortalidad por medio de métodos cuantitativos, de tal manera que los muestreos sean lo menos destructivos posible.

I.2. OBJETIVOS

I.3. OBJETIVOS GENERALES

Obtener las tasas de reclutamiento y mortalidad por medio de proyecciones matriciales para proveer una técnica de estudio que evite posiblemente muestreos destructivos.

I.4 OBJETIVOS PARTICULARES

- a) Mediante el uso de modelos matriciales calcular y proyectar tablas de vida de tallos del pasto marino *Zostera marina* para dos años de muestreo.
 - b) Calcular las tasas de mortalidad y reclutamiento utilizando los métodos propuestos por Pérez *et al.*, (1994) y Olesen y Sand-Jensen (1994).
 - c) Analizar la variabilidad temporal de las tasas de mortalidad y reclutamiento.
 - d) Comparar las estructuras de la población obtenidos en inciso b, con los obtenidos con el método implementado en el presente estudio.
 - d) Justificar la aplicación de técnicas no destructivas para un análisis demográfico.
-

II. MATERIALES Y MÉTODOS

II.1. Área de estudio

A 12 Km al sur de Ensenada, B.C., dentro de la Bahía de Todos Santos, se encuentra el Estero de Punta Banda. Esta es una laguna costera somera en forma de “L” con el eje principal de 7.5 Km de largo y el brazo corto de 3 Km de largo. La laguna está separada de la Bahía por una barra de arena de 7.5 Km de largo, una boca permanentemente abierta en la parte superior de 0.2 Km de ancho y 7.5 m de profundidad y una velocidad de flujo y reflujo de 0.8 m/s (Ramírez-Aguilar, 2001; Pritchard *et al.*, 1978). La laguna está situada entre los paralelos 31°43’N y 31°54’N y los meridianos 116°36’W y 116°43’W (Figura 1). A lo largo de la laguna hay un canal cuya profundidad va disminuyendo de la boca hacia la cabeza del Estero, quedando reducido a 1 m de profundidad. El área de la laguna varía de 11 a 26 km² durante la marea baja y alta respectivamente (Estrada-Ramírez, 1985).

De acuerdo a Pritchard (1967) un estuario, es un cuerpo de agua costero semi cerrado que tiene conexión permanente con el mar abierto, dentro del cual el agua de mar está significativamente diluida con agua dulce que viene de la tierra (normalmente de río). A diferencia de una laguna costera o estero al que desemboca un arroyo temporalmente. En condiciones normales, en el Estero de Punta Banda y su cuenca, la evaporación excede a la precipitación, de tal manera que el estero funciona como un estuario negativo o antiestero debido a la distribución de temperatura y salinidad, donde se manifiesta un incremento de salinidad de la boca hacia la cabeza de la laguna.

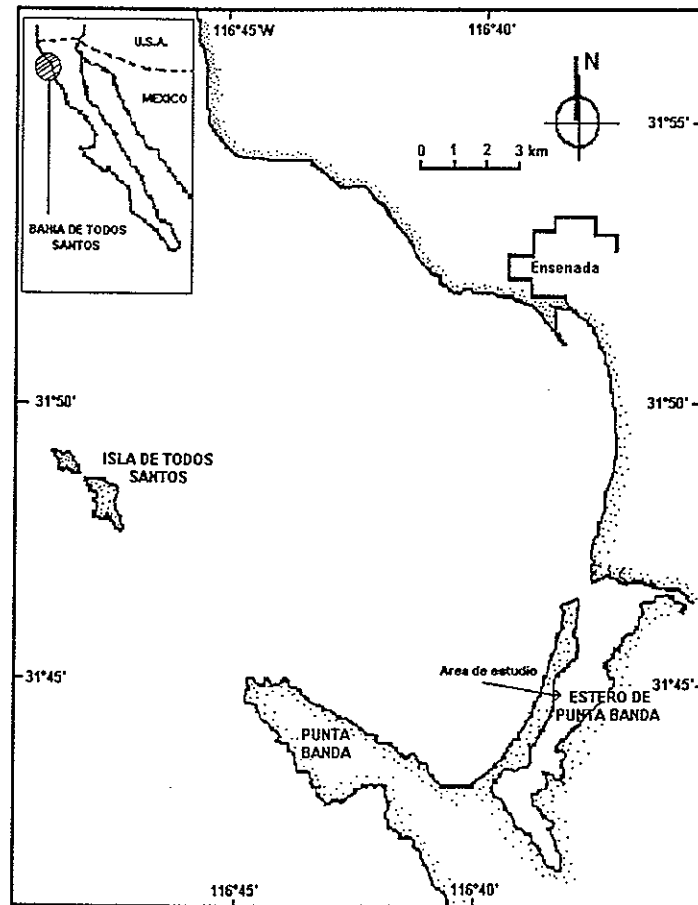


Figura 1. Localización del área de estudio dentro de la Bahía de Todos Santos

Esta condición cambia en años NIÑO, donde las precipitaciones arriba del promedio hacen que la laguna tenga un comportamiento “estuarino” la mayor parte del año.

II.2. Trabajo de campo

Los datos que se analizaron fueron obtenidos dentro del proyecto CONACYT No. 26665-B del grupo de Ecología Matemática de CICESE. Fueron datos generados de 49 muestreos quincenales en el Estero de Punta Banda durante el período comprendido entre Febrero de 1999 a Diciembre de 2000. Se obtuvieron 820 rizomas con 12, 599 entrenodos equivalentes a 177, 442 mm de largo con aproximadamente 4, 014 tallos y 16, 143 hojas.

En este trabajo de tesis se realizó el análisis sin considerar los datos de Febrero y Marzo de 1999 debido a que fueron muestreos preliminares que llevaron implícitos errores técnicos.

Previamente a la descripción del método de muestreo, detallaremos algunos aspectos a cerca de la morfología del pasto marino *Zostera marina* Linnaeus (Potamogetonaceae) de crecimiento vegetativo. Este angiosperma marino es un organismo modular con arquitectura altamente estructurada cuyos patrones y reglas de crecimiento están basados en el tamaño de los módulos y en la velocidad con la que se adicionan nuevos módulos (Duarte, 1991).

La expansión horizontal del clon está basado en la frecuencia de ramificación del genet (Kay y Harper, 1974; Sarukhán y Harper, 1973) individuo genético producido por un cigoto, el cual está constituido por un conjunto de subunidades genéticamente idénticas llamadas ramets, por ejemplo hojas, nodos o cicatrices, entrenodos del rizoma y raíces, (White, 1979).

En el ápice del eje primario se encuentra el tallo terminal (Figura 2). Estructura que puede ser identificada fácilmente por su posición en el rizoma (Tomlinson, 1980). Unidos al eje primario se encuentran tallos bien definidos llamados tallos secundarios y los que derivan de un eje secundario fueron llamados tallos terciarios. Algunas veces los tallos están provistos de ramas laterales. Las ramas laterales son un primodio de hojas que salen de un mismo punto de inserción del tallo. Estas ramas se desarrollan simultáneamente con el entrenodo hasta investir un nodo propio provisto de raíces adventicias que en su conjunto dará lugar a un tallo nuevo.

El área de estudio fue de aproximadamente 500m² bajo un mismo nivel de marea y paralelo a la línea de costa. Los muestreos cada 15 días durante la marea baja fueron determinados por muestreos preliminares. Se marcaron 20 rizomas de *Z. marina* utilizando el método de Kentula y McIntire (1986). Este método consistió en marcar con una aguja hipodérmica la lígula, tanto del tallo terminal como de cada tallo secundario y en su caso, del tallo terciario, sin tomar en cuenta las ramas laterales.

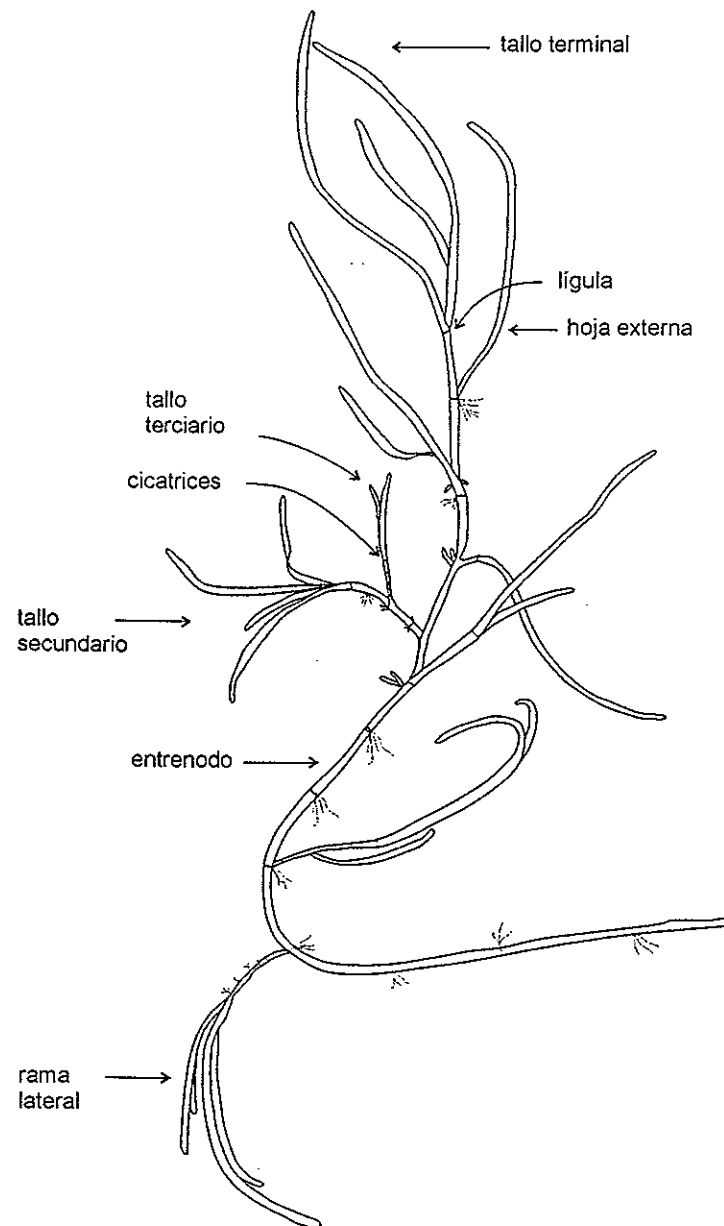


Figura 2. Esquema de un rizoma de propagación vegetativa de *Zostera marina*

Cada 15 días se recuperaron los 20 rizomas marcados y se marcaron otros 20 más. Para encontrarlos entre la pradera fueron etiquetados e identificados por medio de una banderilla de color semienterrada junto al rizoma marcado (método de Solana-Arellano *et al.*, 2000). Se trasladaron al laboratorio independientemente dentro de bolsas de plástico con cierre.

En cada muestreo se registraron el número de hojas presentes del tallo terminal, número de tallos secundarios presentes a lo largo del rizoma (método sugerido por Solana-Arellano, 2004) y parámetros físico-químicos, como temperatura superficial del agua utilizando un termómetro de cubeta y salinidad con un refractómetro marca Leica. Se tomaron muestras de agua superficial y agua intersticial mediante un colector de acrílico de 41 cm de largo (diseño tomado de Álvarez Borrego *et al.*, 1988). El agua fue filtrada in situ y trasladada al laboratorio en hielo para su análisis posterior de fosfatos y nitratos + nitritos, durante el ciclo de marea completo (el diseño de toma de muestras fue modificado de Millán-Núñez, 1981).

II.3. Trabajo de laboratorio

Los rizomas fueron enjuagados. A cada rizoma extendido se realizó un dibujo de su arquitectura. Se midió en mm, la longitud total de cada hoja y de cada entrenodo o cicatriz. Se pudo determinar la longitud total de cada rizoma, siendo en promedio un metro. Se colocaron las hojas y cicatrices en vidrios 20 x 20 cm (400 cm²) debidamente etiquetados y protegidos con papel aluminio y se congelaron para su posterior procesamiento. La longitud de hojas y entrenodos no fueron utilizados en este estudio.

En una hoja de datos se acopió información de: Fecha de marcado y recuperación, número de rizomas marcados, medida de cada entrenodo del rizoma del eje principal, largo y ancho de cada hoja, medida de la porción del crecimiento de las hojas marcadas rotas, número de cicatrices (nodos) del rizoma del eje principal y secundario, tallos con flores, número de ramas laterales nuevas, tallos nuevos, anotación del número de hojas (presentes durante el marcado) y finalmente determinación del peso seco. En este estudio solo se utilizó la cuantificación por muestreo de rizomas marcados, nodos, hojas nuevas, hojas presentes y tallos nuevos.

II.4. Análisis de datos

La base de datos proporcionada para realizar el análisis demográfico para cumplir con los objetivos de este trabajo de tesis, fue una recopilación de datos recurriendo al método vertical que constó de un archivo con conteos del número de hojas nuevas por quincena, es decir, todas aquellas que no presentaron marca con la aguja. Edad en plastocronos del tallo, calculado con el método de Duarte y Sand-Jensen (1990a,b) que consistió en sumar el número de cicatrices más las hojas presentes en el tallo. Se calculó el IP quincenal y anual, utilizando la ecuación 1.

Siguiendo a Ebert (1999) y la definición de la página 4, se construyeron las tablas de vida con las siguientes consideraciones: Primeramente todos los tallos, se agruparon en cohortes con lo que se obtuvo n_x (número de individuos de edad x).

Z. marina fue considerada como una población del tipo de nacimientos continuos es decir, que la estación reproductiva no está definida. En consecuencia los modelos utilizados para flujos continuos requieren ser ajustados antes de hacer estimaciones de tasas de crecimiento poblacional y otros parámetros para que se refleje el efecto de los individuos que son adheridos continuamente durante un periodo de tiempo, por consiguiente los individuos que son adheridos tienen características apropiadas para la edad x , donde los individuos que están listos para entrar a la edad $x+1$ tienen características más apropiadas para $x+1$. Esto no se aplica cuando se tiene una población de nacimientos en pulsos ya que los valores de l_x son apropiados para los valores de m_x puesto que la probabilidad de

sobrevivir a una edad en particular se empata exactamente al tiempo al cual se lleva a cabo la reproducción.

La probabilidad de sobrevivencia l_x fue calculada mediante la siguiente ecuación:

$$l_x = \frac{n_x}{n_0} \quad (2)$$

donde l_0 es siempre = 1 y n_0 denota el número de individuos inicial, calculado como el número total de tallos por mes de todas las clases de edades menos el número de tallos recién nacidos que fueron encontrados a partir del IP promedio anual. El número de tallos recién nacidos fue obtenido restándole a la edad de todos los tallos el intervalo de plastocrono equivalente a los 15 días de exposición, transcurridos entre la marca y la recuperación de tallos. Todos los tallos menores a 1 IP fueron considerados como recién nacidos. El IP de 15 días fue obtenido a partir de la estimación del IP promedio anual mediante una regla de tres.

La probabilidad de sobrevivencia condicional p_x fue calculada mediante la ecuación:

$$p_x = \frac{l_x + l_{x+1}}{l_{x-1} + l_x} \quad (3)$$

Para obtener el valor de p_x correspondiente a la clase de edad cero, se realizó un promedio como se describe en la siguiente ecuación, debido a que no se pudo aplicar la ecuación (3) porque no existía el valor de l_{x-1}

$$p_0 = \frac{l_0 + l_1}{2} \quad (4)$$

La fecundidad m_x se calculó por medio de la ecuación:

$$m_x = \frac{m_{x-1} + p_x m_x}{2} \quad (5)$$

La ecuación de fecundidad fue transformada debido a que los individuos entran a un intervalo de edad y luego mueren a su paso por x a $x+1$, debido también a que para un tallo que acaba de entrar a una clase de edad su fecundidad no fue igual a la de un tallo que está por abandonar esa clase de edad. Por tanto se establecieron los puntos en los cuales se pudo considerar que la reproducción estuvo concentrada y se ajustó m_x para la sobrevivencia de los tallos durante un intervalo. Directamente de la base de datos obtuvimos la fecundidad para los tallos terminales utilizando la ecuación:

$$m_x(\text{terminales}) = \frac{\text{número de tallos nuevos secundarios}}{\text{número total de tallos al mes}} \quad (6)$$

similarmente para obtener la m_x adecuada a la fecundidad de los tallos secundarios se utilizó la siguiente ecuación:

$$m_x(\text{secundarios}) = \frac{\text{número de tallos nuevos terciarios}}{\text{número total de tallos secundarios}} \quad (7)$$

El término f_x es una notación para la construcción de las matrices de Leslie (Ebert, 1999). Comprende transiciones de supervivencia (p_x) y fecundidad (m_x) para una unidad de tiempo. La f_x fue calculada con la siguiente ecuación transformada para individuos de nacimiento continuo:

$$f_x = \sqrt{l_1} \frac{(m_x + p_x m_{x+1})}{2} \quad (8)$$

Una vez construidas las tablas de vida para los meses de Abril a Diciembre (1999) se realizaron las proyecciones de los cohortes de tallos vegetativos proyectados en una matriz completa como lo sugieren Michod y Anderson (1980) cuyo método lo aplicó a una población de animales de vida corta.

Se obtuvieron las tasas de reclutamiento (b) y supervivencia (s) esta última se predestinó para calcular la tasa de mortalidad (q) aplicando las siguientes ecuaciones:

$$b = \frac{\text{número de nacimientos}}{\text{número de individuos sin incluir recién nacidos}} \quad (9)$$

$$s = \frac{\text{número de sobrevivientes de } t \text{ a } t + 1}{\text{número de individuos que vienen de un periodo anterior}} \quad (10)$$

$$q = 1 - s \quad (11)$$

Con el propósito de corroborar nuestros resultados provenientes de las tasas de mortalidad y reclutamiento, se realizaron comparaciones entre los métodos directos y los de proyecciones de matrices. Se utilizó el método gráfico para obtener la tasa de mortalidad de Pérez *et al.*, (1994) la cual es definida como:

$$\ln(N_{t-1}/N_t) \quad (12)$$

donde N_{t-1} fue el número de individuos de la clase de edad anterior y N_t fue el número de individuos de la siguiente clase de edad. Se realizaron histogramas de número de tallos en cada clase de edad en plastocronos. Para quitar los tallos menores a 1 P (recién nacidos), se hizo una relación de la equivalencia a 1 plastrocrón, es decir: 1IP~8.3 días (promedio anual) por tanto 1.8 IP~15 días.

Para obtener la Tasa de Reclutamiento se utilizó el método de Olesen y Sand-Jensen (1994) mediante la fórmula:

$$r_b = \ln(N_t / N_t - N_{\text{nuevo}}) t^{-1} \quad (13)$$

donde N_t fue el número total de tallos marcados por mes (de cada fecha de muestreo quincenal) y N_{nuevo} representó el reclutamiento de tallos durante el periodo anterior al muestreo.

De acuerdo a los resultados obtenidos del análisis de datos para el año 1999, se proyectó de la misma manera a la población correspondiente al año 2000 pero en caso utilizando solo dos tablas de vida, siendo una la de Diciembre 1999 proyectada hasta Julio 2000 y la otra, de Agosto proyectada a Diciembre 2000, con el propósito de evaluar el uso de una técnica no destructiva.

En notación matricial, la matriz A es una matriz de proyección de la población, escrita como:

$$n_{x(t+1)} = A n_{x(t)} \quad (14)$$

o también escrita de la siguiente forma:

$$\begin{bmatrix} N_0(t+1) \\ \vdots \\ N_n(t+1) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 & \dots & F_n \\ P_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & P_n & \dots & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} N_0(t) \\ \vdots \\ N_n(t) \end{bmatrix} \quad (15)$$

con información de fecundidades (f_x) y probabilidades de supervivencia (p_x) multiplicados por un vector de número de individuos a una edad x , al tiempo t , obteniendo el número de individuos al tiempo $t+1$.

Se manejó el paquete STATISTICA versión 5.5 para efectuar el análisis estadístico, un análisis de varianza (ANVA) para comparar las medias entre proyecciones así como entre las tasas de reclutamiento y mortalidad derivadas de las 8 tablas de vida proyectadas (del año 1999). Se utilizaron pruebas t debido a que los datos cumplieron con los supuestos requeridos (Zar 1999), para la comparación entre las medias de valores proyectados y observados de ambos años (1999 y 2000). También se manejaron pruebas t para la comparación entre las tasa de mortalidad (usando el método de Pérez *et al.*, 1994) así como la tasa de reclutamiento (usando la ecuación propuesta por Olesen y Sand-Jensen, 1994) contra las tasas obtenidas de los métodos matriciales. Se utilizó análisis de regresión para

probar posibles relaciones entre variables. En términos generales, el análisis de datos así como el estadístico se presentan esquemáticamente en la Figura 3.

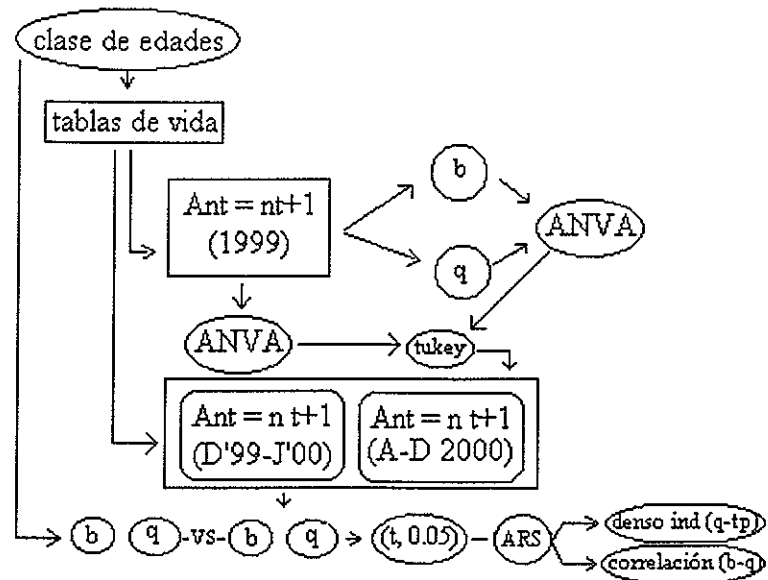


Figura 3. Esquema del análisis de datos, iniciando con la estructura en clases de edades, la construcción de tablas de vida y la proyección de matrices de Leslie. Los análisis estadísticos fueron Análisis de Varianza (ANVA), prueba t y Análisis de Regresión Simple (ARS).

III. RESULTADOS

Se analizaron datos de tallos vegetativos del pasto marino *Zostera marina* para el año 1999 y 2000.

El IP promedio anual de 8.2 días para 1999 y de 8.3 días para 2000, las edades, el número de rizomas marcados y el número de tallos nuevos, obtenidos de la base de datos, fueron utilizados para deducir las probabilidades que conformaron las tablas de vida, así como los cohortes iniciales para generar las proyecciones mensuales de la población de acuerdo a Ebert (1999).

Dado que la construcción de una distribución de edad es el primer paso en la descripción de una población, se agruparon los tallos en clases de edades en términos de intervalos de plastocrono (IP). La abundancia de tallos declinó considerablemente con el incremento de la edad (Figura 4). Los tallos más viejos alcanzaron un IP de 46 (poco más de 1 año) para 1999 y de 38 IP (<1 año) para el año 2000.

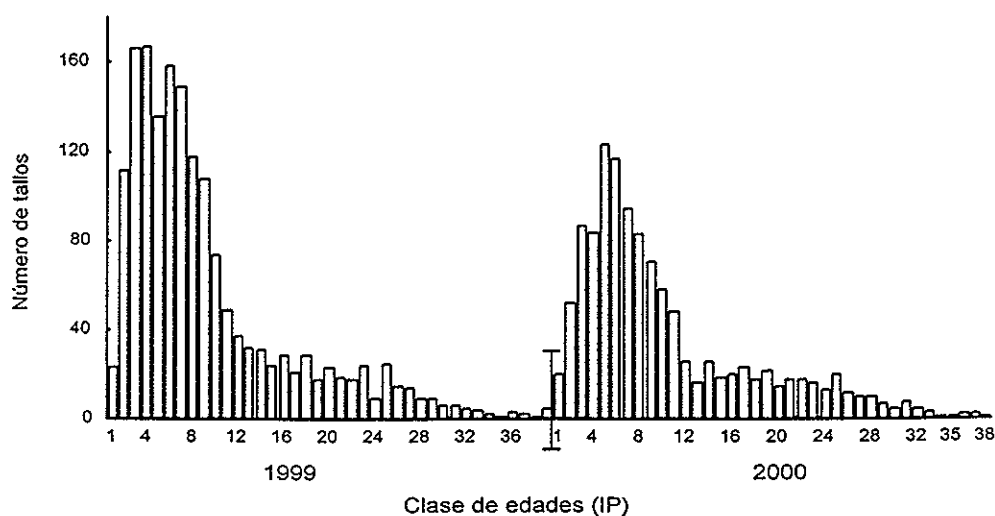


Figura 4. Distribución de edades de los tallos de *Zostera marina*, que va de 1 a >39 IP, para el año 1999 y de 1 a 38 IP, para el año 2000.

La Figura 5, representa el número de tallos observados (reales) y calculados (proyectados) por metro de rizoma en cada mes, para los dos años de estudio, donde se pudo observar que los valores calculados, fueron consistentemente más altos que los observados durante los meses de Enero a Diciembre del 2000. El promedio de tallos por metro de rizoma fue de 5.4 y 5.3 para los datos observados y calculados respectivamente, del año 1999. Mientras que para el año 2000 la diferencia fue mayor de 3.8 y 7.7 para los observados y calculados respectivamente.

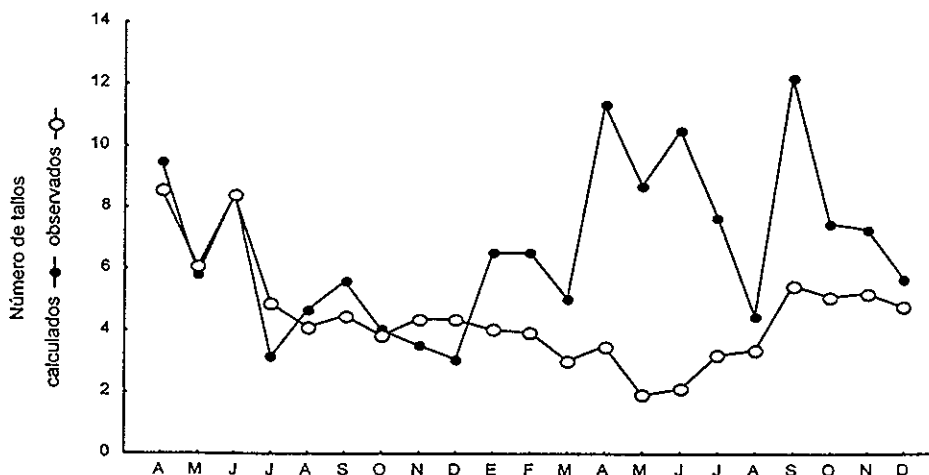


Figura 5. Número de tallos observados y calculados por metro de rizoma para cada mes, desde Abril 1999 hasta diciembre 2000.

Una vez obtenidas las tablas de vida, (ver Apéndice) se realizaron las proyecciones de la población mes a mes. Esto es, en base a la tabla de vida que opera sobre una cohorte de individuos observados en Abril, se proyectó la población de Mayo a Diciembre, 1999. La tabla de vida con la cohorte de Mayo sirvió para proyectar la población de Junio a Diciembre y así sucesivamente. Ver Figuras 6 y 7 que a manera comparativa se graficaron sobreponiendo los valores observados y los calculados, ambos mensualmente.

En general, las gráficas 6 y 7 no mostraron una diferencia marcada de acuerdo al estadístico t , entre los valores calculados y observados de las proyecciones ($p > 0.05$). Con excepción de aquellas generadas de las tablas de vida de Mayo ($p = 0.02$) ver Figura 6B y Julio ($p = 0.00$) ver Figura 6D, donde los valores calculados fueron diferentes significativamente a los observados. Para ver posibles diferencias entre las matrices de

proyección de 1999 se realizó un análisis de varianza con $\alpha = 0.05$. Se encontró que la de Abril así como la de Agosto tuvieron diferencias significativas ($p = 0.02$) con todas las demás matrices de proyección (ver Tabla I).

Las tasas de reclutamiento (b) y mortalidad (q) obtenidas de las proyecciones fueron comparadas con un análisis de varianza con $\alpha = 0.05$ para demostrar las posibles diferencias. Se encontró que las q 's, no presentaron diferencias significativas (Tukey, $p=0.99$) (ver Tabla II) mientras que en las b , si hubo diferencias significativas (Tukey, $p=0.00$) (ver Tabla III). La tasa de Reclutamiento de la matriz de proyección resultante de la cohorte de Abril, solo fue igual a la de Julio y Noviembre. En tanto todas las (b) provenientes de las matrices de proyección mostraron diferencias significativas con la de Agosto y Septiembre, resaltando la situación de que éstas dos fueron iguales estadísticamente.

Tabla I. Resultado del análisis de varianza $\alpha = 0.05$, de la comparación entre las matrices de Proyección correspondientes a los meses de Abril hasta Noviembre, 1999

<i>Proyecciones 1999</i>	<i>p</i>
Abril	<i>.02</i>
Mayo	.31
Junio	.11
Julio	.34
Agosto	<i>.02</i>
Septiembre	.30
Octubre	.93
Noviembre	.85

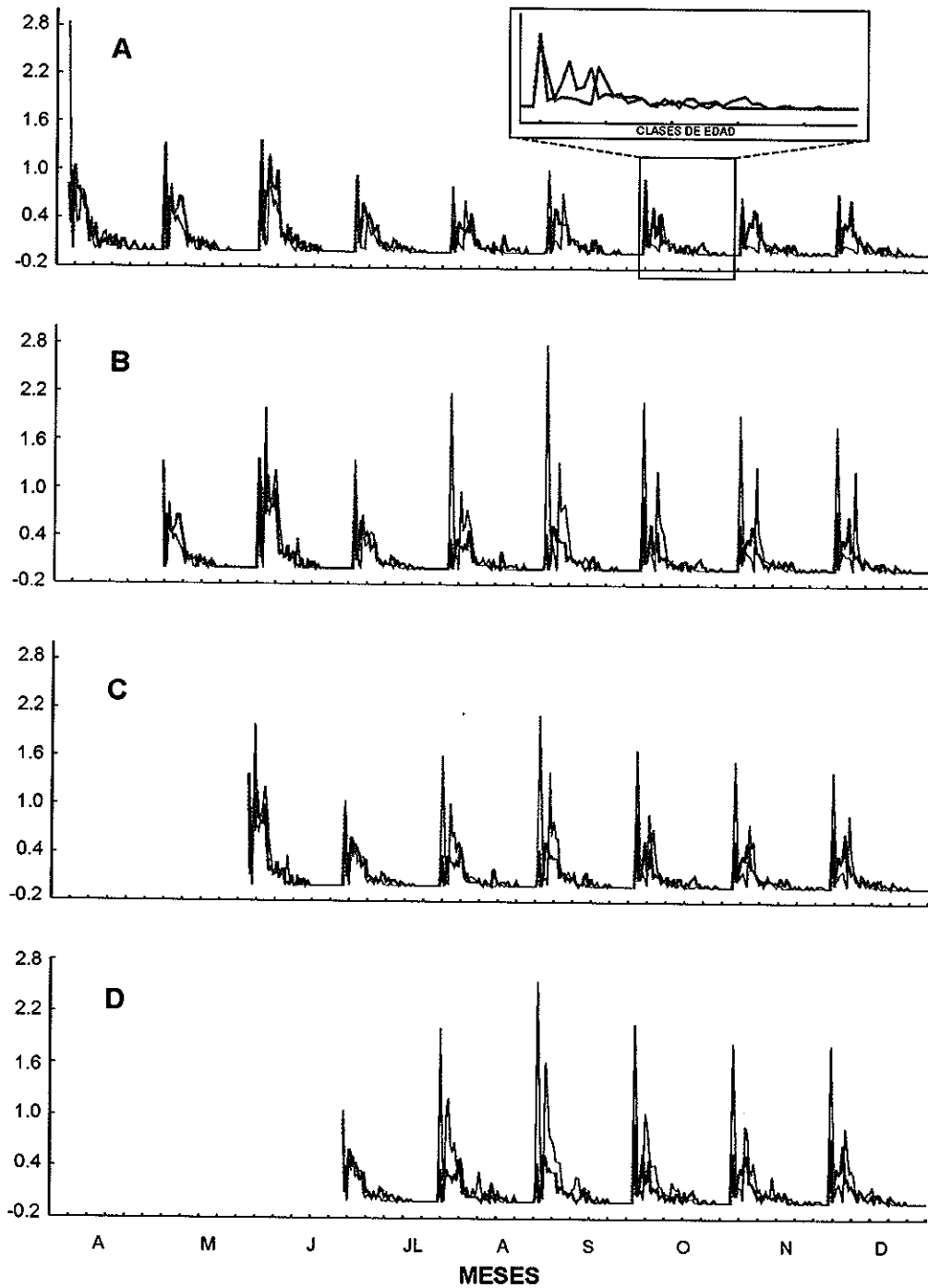


Figura 6. Comparaciones entre el número de tallos observados (azul) y el número de tallos calculados (rojo) para cada clase de edad, (que va de 0 a 46) utilizando la tabla de vida de Abril (A), la de Mayo (B), Junio (C) y Julio (D) proyectadas hasta diciembre 1999.

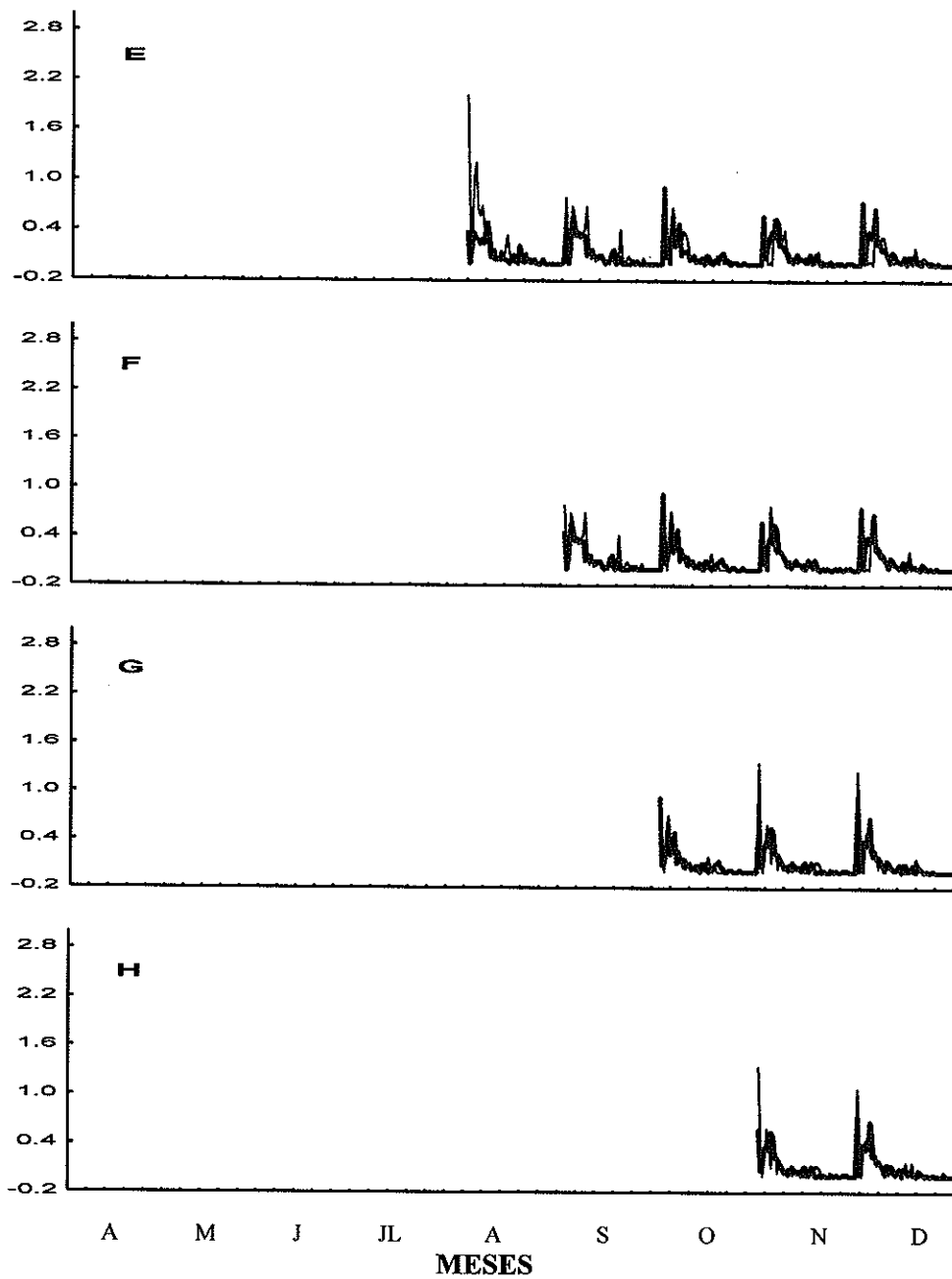


Figura 7. Comparaciones entre el número de tallos observados (azul) y el número de tallos calculados (rojo) para cada clase de edad, (que va de 0 a 46) utilizando la tabla de vida de Agosto (E), la de Septiembre (F), Octubre (G) y Noviembre (H) proyectadas hasta diciembre 1999.

Tabla II. Resultados del análisis de varianza $\alpha= 0.05$ donde se observó que la comparación entre las medias (M) de las Tasas de mortalidad provenientes de las matrices de proyección de Abril a Noviembre 1999, no mostraron diferencias significativas (Tukey, $p=0.99$).

MESES	{1}M=.23	{2}M=.17	{3}M=.27	{4}M=.13	{5}M=.12	{6}M=.19	{7}M=.20	{8}M=.04
A{1}	1							
M{2}	0.999973	1						
J{3}	0.999999	0.999571	1					
J{4}	0.999034	0.999995	0.995834	1				
A{5}	0.999081	0.999992	0.996221	1	1			
S{6}	1	1	0.999981	0.99999	0.99999	1		
O{7}	1	1	0.999995	0.99999	0.99999	1	1	
N{8}	0.999086	0.999906	0.997607	1	1	0.99987	0.9999	1

Tabla III. Resultados del análisis de varianza $\alpha= 0.05$ donde se observó que la comparación entre las medias (M) de las Tasas de reclutamiento provenientes de las matrices de proyección de Abril a Noviembre 1999, mostraron diferencias significativas (Tukey, $p=0.00$).

meses	{1}M=.24	{2}M=.34	{3}M=.33	{4}M=.28	{5}M=.15	{6}M=.14	{7}M=.36	{8}M=.24
A{1}	1							
M{2}	0.000137	1						
J{3}	0.000263	0.996791	1					
J{4}	0.190096	0.067775	0.294705	1				
A{5}	0.00182	0.000132	0.000132	0.00014	1			
S{6}	0.000767	0.000132	0.000132	0.00013	0.99892	1		
O{7}	0.000186	0.971036	0.801187	0.0392	0.00013	0.00013	1	
N{8}	0.999994	0.020704	0.069285	0.8432	0.04763	0.02036	0.01033	1

De acuerdo al resultado precedente del análisis de varianza entre matrices de proyección (Tabla I) así como entre las tasas de reclutamiento (Tabla III), pudimos observar que las deducciones de las matrices de proyección de Abril y Agosto fueron los que presentaron discordancia con todos los demás, por lo tanto se determinó realizar dos proyecciones de la población para el año 2000, básicamente para evaluar un método no destructivo que nos exima perturbar indudablemente a la pradera en estudio, en cuanto a

reducir el número de visitas al campo. Por otra parte, los resultados predichos provenientes de dicho análisis, fueron comparados con valores reales procedentes de la base de datos.

En tanto la primera proyección de la población propuesta fue: a partir de la tabla de vida de Diciembre que se proyectó de Enero a Julio, de acuerdo al estadístico t , entre los valores observados y calculados se mostraron diferencias altamente significativas ($p=0.00$) ver Figura 8I y la segunda, tomando la tabla de vida de Agosto, se proyectó Septiembre hasta Diciembre del 2000, similarmente utilizando el estadístico t , se demostró que no hubo diferencias significativas ($p=0.11$) ver Figura 8J.

Se realizó una gráfica (Figura 9) con los dos ciclos anuales a manera descriptiva, del número de tallos (por metro de rizoma) en cada clase de edad, de los valores observados así como los calculados desde abril 1999 hasta diciembre 2000. Para este propósito se tomaron tres Tablas de vida, la de Abril proyectada de Mayo a Noviembre 1999 (Figura 6A), la de Diciembre 1999 proyectada hasta Julio 2000 (Figura 8I) y finalmente la de Agosto proyectada hasta Diciembre de 2000 (Figura 8J). Con ésta se señaló un posible efecto del evento de la Niña sobre la pradera de *Zostera* durante el mes de Junio 1999 considerado por la NOAA/AOML como la ubicación de una anomalía de temperatura mínima. Así mismo pudimos elucidar otro posible efecto compuesto sobre la pradera durante los meses de primavera y verano del 2000.

Las tasas de reclutamiento y mortalidad para el año 2000, obtenidas de los métodos propuestos por Olesen y Sand-Jensen (1994) y Pérez *et al.* (1994), así como los obtenidos por los métodos de Proyección de matrices se presentan en la Figura 10. Se pudo observar que el reclutamiento de tallos proveniente de las proyecciones, tiene un aumento gradual desde Enero hasta alcanzar su máximo en Junio seguido de una disminución grande y abrupto en Septiembre (ver Figura 10A). Así mismo, los resultados de la tasa de mortalidad utilizando este mismo método presentaron un máximo de mortalidad en Agosto y valores mínimos en Abril, Junio y Septiembre (Figura 10B).

La tasa de reclutamiento que se obtuvo aplicando el método de Olesen y Sand-Jensen (1994) no fue semejante a la de las matrices excepto por el mínimo en Septiembre; presentó el máximo en Febrero y Noviembre-Diciembre (Figura 10C).

La tasa de mortalidad calculada por el método de Pérez *et al.*, (1994) tampoco fue parecida gráficamente a la de las matrices. La mortalidad máxima se registró en Septiembre principalmente en los tallos de edad menor a 9IP (Figura 11). La tasa de mortalidad derivada de ambos métodos coincidieron en un comportamiento mas o menos periódico, aumentando y disminuyendo cada 4 - 8 semanas (Figuras 10B y 10D).

Los resultados de la prueba *t* que emanaron de la comparación entre las Tasas de mortalidad promedio mensual del año 2000, utilizando los dos métodos diferentes: Pérez *et*

al. (1994) (Figura 11) y matricial, se presentan en la Tabla IV. El cual nos indicó que no hubo diferencias estadísticas significativas ($p=0.43$).

Tabla IV. Resultados de la prueba t , $\alpha= 0.05$ de la comparación de las Tasas de mortalidad promedio mensual del año 2000.

Grupo 1 vs Grupo 2	t	gl	p
Perez <i>et al.</i> vs proyecciones	.78	22	.43

De la comparación entre las Tasas de reclutamiento utilizando el método de Olesen y Sand-Jensen (1994) y matricial, se observó que tampoco hubo diferencias estadísticas ($p=.06$) pero en este caso, poco significativas. Prácticamente la prueba nos coloca en el límite para aceptar la prueba de hipótesis. Los resultados de la prueba t , se presentan en la Tabla V.

Tabla V. Resultados de la prueba t , $\alpha= 0.05$ de la comparación entre las Tasas de reclutamiento mensual para el año 2000.

Grupo 1 vs Grupo 2	t	gl	p
Olesen y S-J vs proyecciones	1.97	22	.06

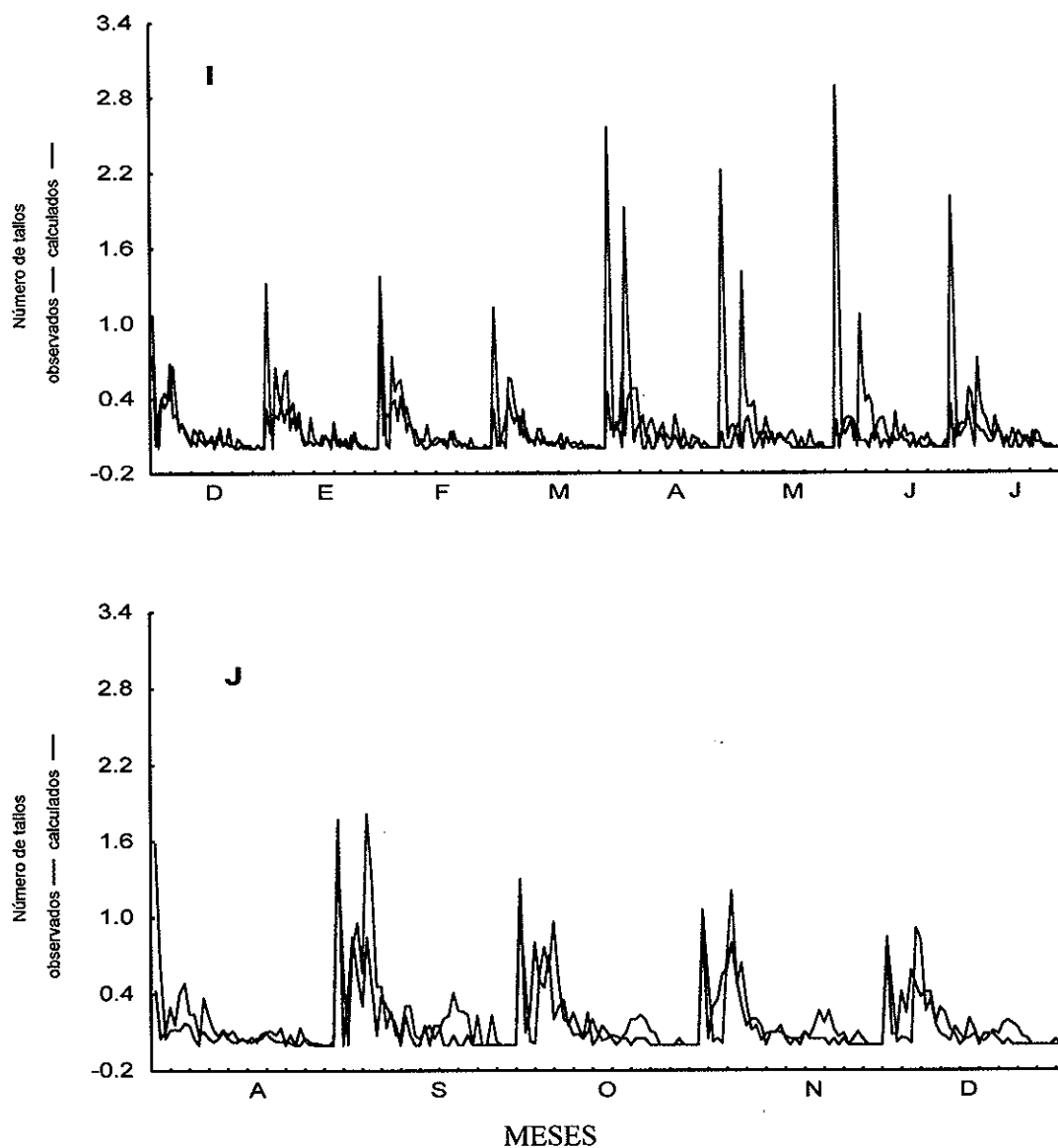


Figura 8. Número de tallos observados (azul) y calculados (rojo) para cada clase de edad utilizando la proyección de la tabla de vida de Diciembre, 1999 (I) proyectada a Julio 2000 y la de Agosto (J) proyectada a Diciembre del 2000.

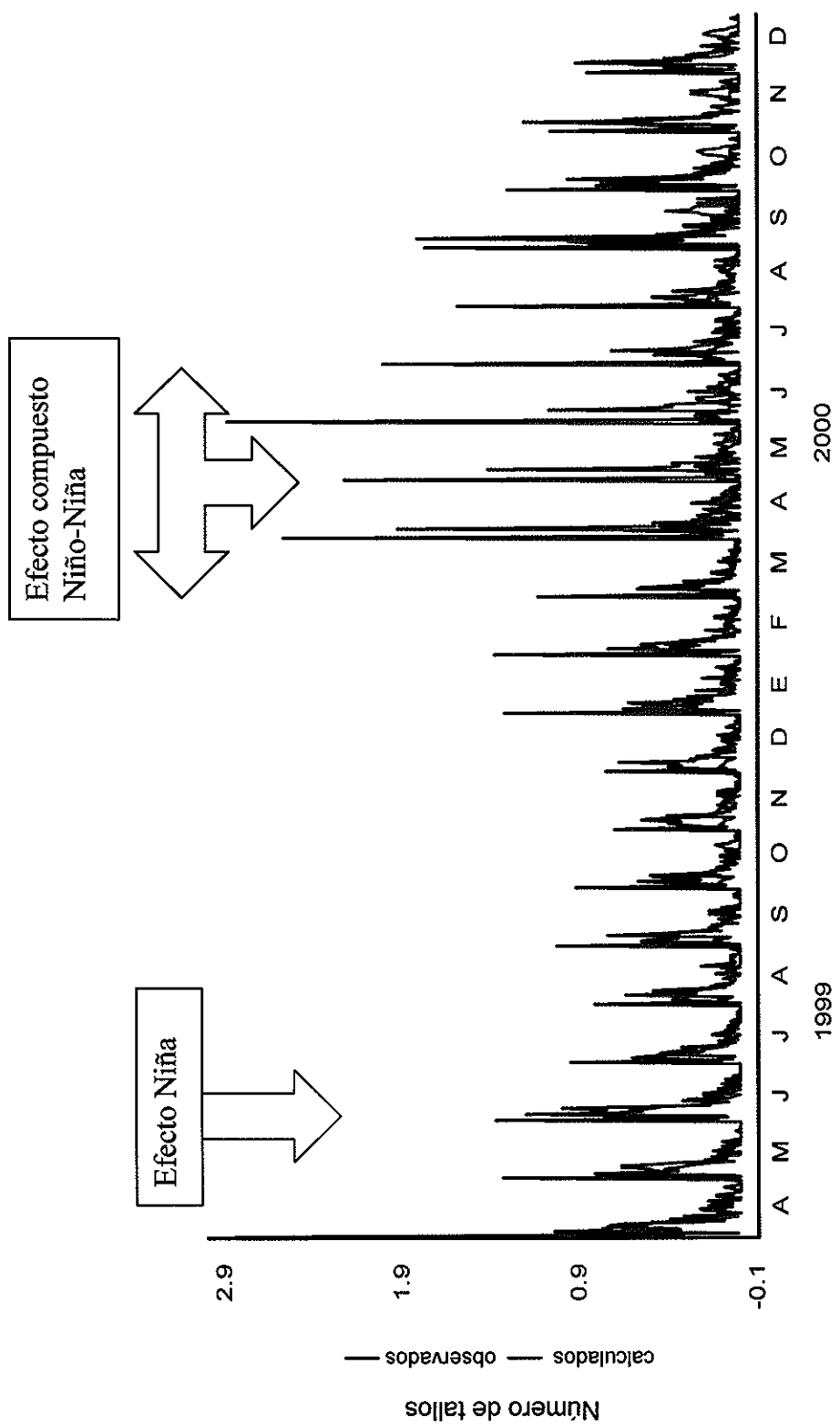


Figura 9. Número de tallos por metro de rizoma calculados (---) y observados (—) para cada clase de edad, desde Abril 1999 a Diciembre 2000

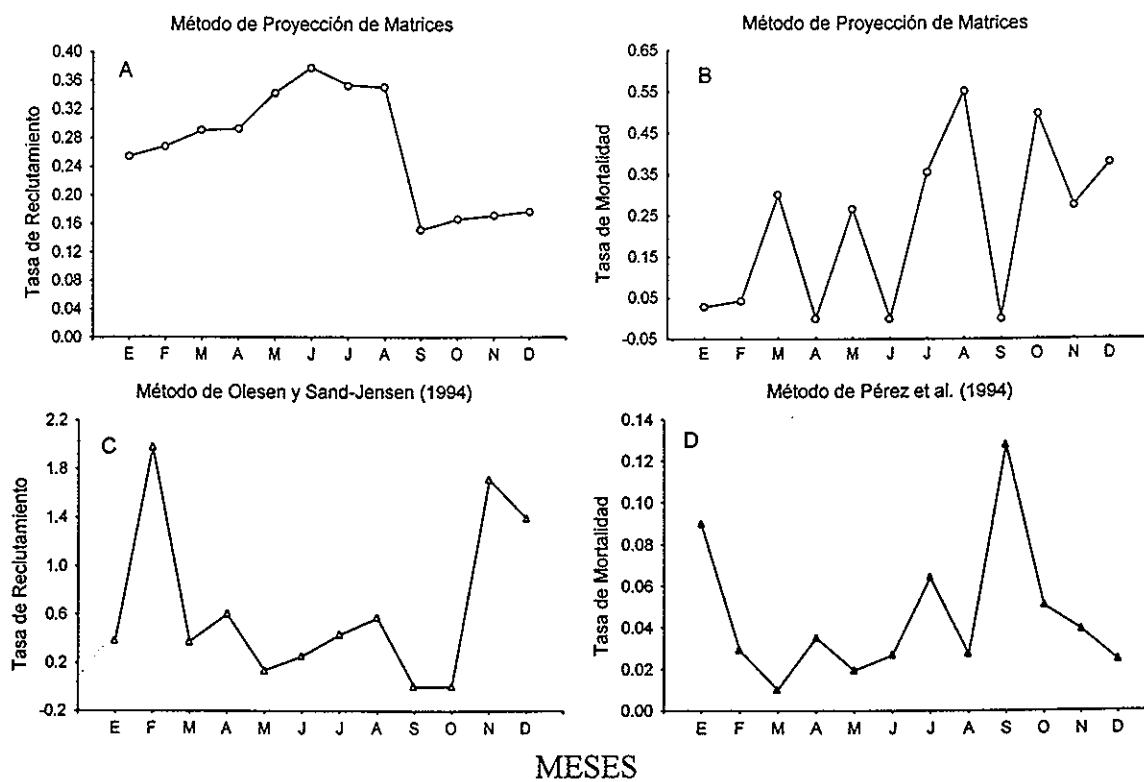


Figura 10. Tasa de Reclutamiento y Mortalidad calculadas por diferentes métodos.

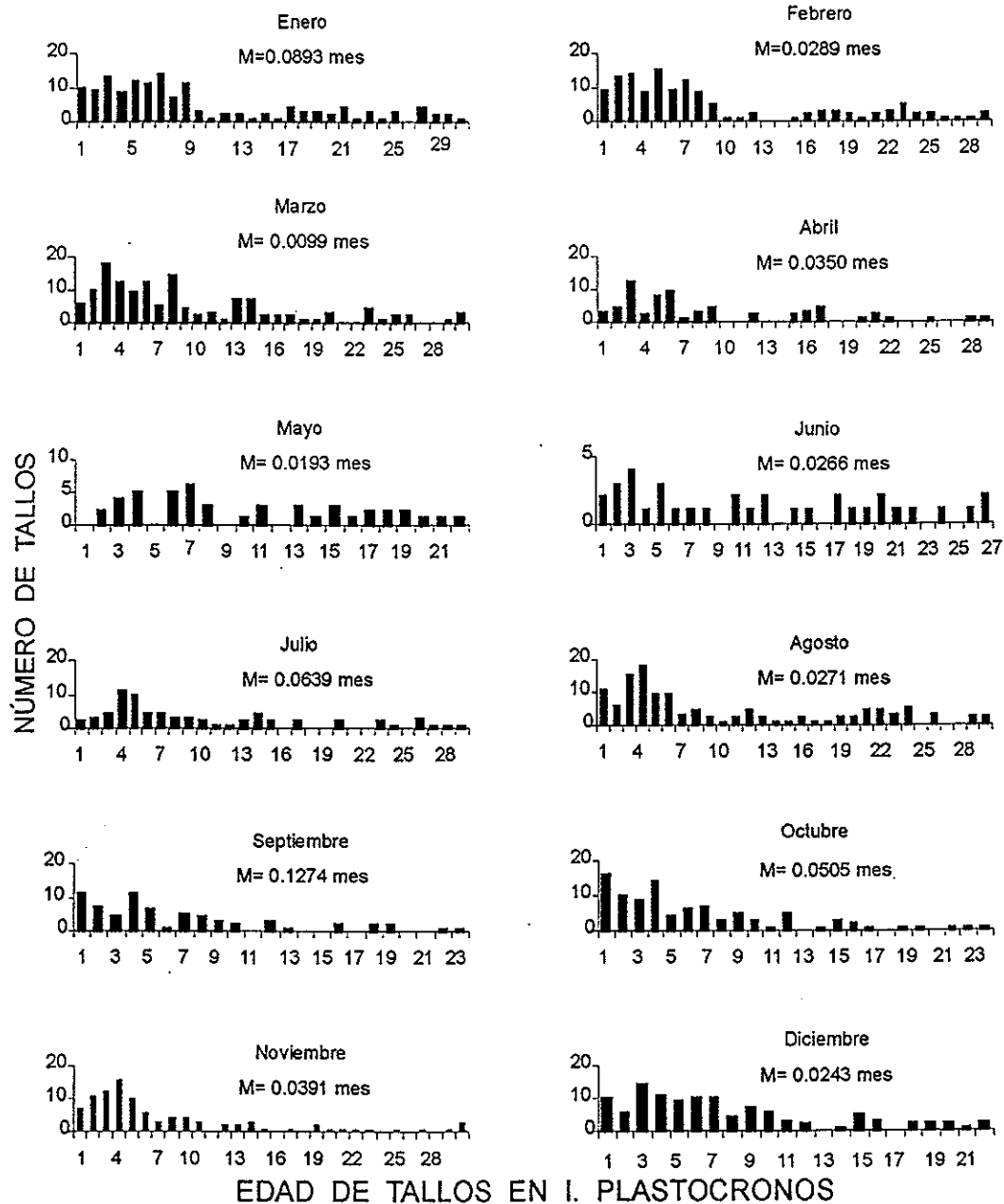


Figura 11. Estructura de edad y Tasas de mortalidad (\ln) promedio mensual de tallos de *Zostera marina* de una pradera del Estero de Punta Banda durante el año 2000 de acuerdo el método de Pérez *et al.*, (1994). Los individuos jóvenes como los viejos sufrieron de alta mortalidad.

IV. DISCUSION

La aportación de una técnica no destructiva para un análisis demográfico de la población del pasto marino *Zostera marina* es importante, porque además de contribuir al conocimiento de estrategias demográficas para pastos marinos de vida corta, reduce la cantidad de visitas al campo y por consiguiente la perturbación antropogénica al ecosistema.

En el presente estudio se llevó a cabo exclusivamente el análisis sobre tallos de propagación vegetativa (elongación del rizoma). La propagación de tallos en estos ecosistemas de aguas somera templada y tropicales es esencialmente vegetativa (Tomlimson, 1974; den Hartog, 1970) los tallos reproductivos son pocos además de presentarse anualmente, en un periodo de máximo cuatro meses (marzo a junio). En nuestra área de estudio conformaron una mínima parte (<3%) de nuestra población (Solana-Arellano, 2004).

En un análisis demográfico Duarte y Sand-Jensen (1990) argumentaron la utilización exclusiva de tallos vegetativos de *C nodosa*, por considerar a los tallos con semillas raros y crecimiento limitado. La reproducción sexual es un estrategia para *Zostera marina* que está asociada con el estrés (Phillips *et al.*, 1983) producidos por ambientes extremos tal como aguas con temperatura alta (Felger y McRoy, 1974) o en ambientes de intermareal debido a la desecación (Keddy y Patriquin, 1978).

Los pastos marinos son plantas modulares con producción y pérdida continua de módulos (Tomlinson, 1974). Por tanto los tallos se ven sujetos también a un recambio continuo el cual es reflejado por la estructura de edad de los tallos. (Duarte y Sand-Jensen, 1990b; Gallegos *et al.*, 1992, 1993, Pérez *et al.*, 1994). Nuestros resultados indicaron que la estructura de edad estuvo caracterizada por tallos muy jóvenes (≈ 1 año) y el número de tallos declinó con el incremento de la edad (Figura 3). No sobrepasando a los 14IP de edad el 81% y 77% de los tallos para los años 1999 y 2000 respectivamente. La variabilidad en la distribución de edades entre dos años, puede ser parte de las fluctuaciones naturales de las poblaciones de pastos marinos más que un indicador de un inminente deceso (Jensen *et al.*, 1996).

Los tallos más viejos registraron una edad máxima de 377 días de vida en 1999 y de 315 para el año 2000. Esto no se contrapone con lo reportado por Olesen y Sand-Jensen (1994) que estimaron el promedio de vida de 389 días y los tallos más viejos registraron una edad menor de dos años, para los tallos de *Z. marina* de Limfjorden, Dinamarca. Sin embargo no pudimos hacer comparaciones de otros parámetros debido al diseño de muestreo empleado en este estudio, que prescindió trabajar con cuadrantes.

Todos los modelos tienen limitaciones, es decir, que los datos puedan cumplir ciertas condiciones para que nos predigan un resultado muy apegado a la realidad. Por una parte, la mayoría no toma en cuenta las respuestas de las poblaciones a variabilidad estacional, sin embargo los modelos estocásticos trabajan bajo probabilidades y cambio de

eventos, en contraposición con los modelos determinísticos que tienen ciertas condiciones iniciales y que predicen un resultado exacto. Los nuestros fueron determinísticos.

Los resultados emanados de la comparación entre proyecciones de matrices del año 1999 (Figura 6 y 7), estadísticamente no presentaron diferencias significativas entre ellas ($p > 0.05$) con excepción de la matriz de proyección de Abril ($p = 0.02$) y Agosto ($p = 0.02$) mediante un análisis de varianza. Se pudo observar una tendencia muy similar entre los valores de densidad reales y los predichos por el modelo implementado en este estudio, aún considerando que manejamos probabilidades con una variabilidad estacional implícita.

Gallegos-Martínez *et al.*, (1993, 1994), Olesen y Sand-Jensen (1994) y Solana-Arellano (2004), argumentan que la mayoría de las variables que actúan sobre la dinámica de crecimiento de pastos marinos es determinada por la estacionalidad. Del mismo modo que la estacionalidad, se ha observado que los pastos marinos estuarinos se ven influenciados por las condiciones ambientales que incluyen temperatura, luz, salinidad, sustrato, mareas y corrientes y nutrientes (Kemp, 1989) Estas plantas tienen plasticidad (Harper, 1994) lo que significa que tienen la habilidad para variar morfológicamente o fisiológicamente en respuesta a factores ambientales.

Alpert y Stuefer (1997) proponen la teoría de división de labores en plantas clónales, consideran que un ramet tiene una especialización funcional de desarrollo programado y una especialización inducida por el medio ambiente. Los ramet pueden ser

especializados al nacer (Jónsdóttir y Watson, 1997) y en otros casos la especialización ocurre durante el curso del desarrollo.

Para las proyecciones del año 2000 (Figura 8) cuya diferencia entre los valores calculados y observados provenientes de la matriz de proyección de Diciembre a Julio (Figura 8I) fue altamente significativa ($p = 0.00$) y para la propuesta de Agosto a Diciembre (Figura 8J) no hubo diferencias significativas ($p = 0.11$) utilizando el estadístico t . Para el primer caso, suponemos que por una parte, pudo deberse a un efecto de cambios severos de temperatura que provocó alta mortalidad de tallos en la pradera. Particularmente a este efecto le llamamos “efecto compuesto Niño-Niña” (Figura 9) debido a que después de un fenómeno Niño de alta intensidad acontecido en 1998 le siguió una Niña de igual intensidad en 1999 (de 12 a 18 meses de duración por evento) y esto pudo haber repercutido en la demografía de la pradera de *Zostera marina* en el año 2000.

Por otra parte, las especies competitivas muestran regulación de la población a través del reclutamiento de tallos (Schmid y Harper, 1985) mientras que las plantas con estrategias de crecimiento oportunista tienden a controlar el número de tallos mediante las tasas de mortalidad (Lovett, 1981; Schmid y Harper, 1985). *Zostera marina* se puede deducir como una especie competitiva debido a que la recuperación de un decrecimiento en abundancia, predominantemente se basa en el reclutamiento de tallos por medio de la expansión de las ramas del rizoma (Duarte y Sand-Jensen, 1990; Williams, 1990). De aquí que el recambio de tallos y el balance entre la mortalidad y reclutamiento determina cuando la población se expande o declina.

El mantenimiento de la comunidad de pastos marinos sobre un sustrato colonizado requiere que los tallos envejecidos y la subsiguiente mortalidad este balanceada por el reclutamiento de tallos. Nosotros encontramos para el año 2000, que la tasa de reclutamiento no estuvo correlacionada con la mortalidad ($R = 0.33, p = 0.28$) y por tanto no hubo un balance entre éstas dos tasas, por lo que suponemos que se reflejó en un decline súbito en la población (Figura 9) seguido de una recuperación puesto los factores ambientales así como los ritmos internos de crecimiento, pueden influir los patrones de ramificación (Olesen y Sand-Jensen, 1994).

De acuerdo a Bach (1993), los factores principales que controlan el crecimiento y la distribución de *Zostera marina* en áreas costeras someras son la temperatura del agua, transparencia y topografía/profundidad de la pradera (en aguas claras hasta 30m y en turbias de 1.2 a 2m, Phillips y Menees, 1988); así mismo Solana *et al.*, (2004) consideraron que algunas variables bióticas locales tal como densidad, biomasa y número de tallos nuevos están altamente correlacionadas de manera negativas con temperatura mínima mensual.

En nuestro estudio no observamos una disminución de la disponibilidad de recursos por los cuales compiten, es decir los nutrientes no fueron limitantes (entre 0.31 y 1.81 μM de PO_4). Pérez *et al.*, (1994) hace mención que el suplemento de nutrientes en aguas someras va de 2 μM de PO_4 soluble considerada zona rica en nutrientes, a 0.08 μM sitios pobres en nutrientes. Dado que *Z marina* incorpora nutrientes de ambos, sedimentos y

columna de agua, la limitación de nutrientes es probablemente menos pronunciada en poblaciones de este pasto marino que en las poblaciones de algas (Bach, 1993).

Los fuertes contrastes entre los valores predichos y observados para el periodo Enero a Julio 2000 (Figura 5) nos hizo suponer que los errores en el tratamiento de muestras registrados en nuestra carpeta de laboratorio, durante ese tiempo (principalmente Mayo y Junio) fueron contundentes combinado con los factores que determinaron la dinámica de éste pasto marino. Debido a nuestros resultados sugerimos se tome en cuenta más estrictamente la estacionalidad para aplicar los métodos matriciales. Es decir, para poblaciones que forman la base de ecosistemas complejos como *Z. marina* (den Hartog, 1979; Larkum *et al.*, 1989) sería conveniente analizar la población en el sentido de proyectarla para cada estación anual, incluyendo el mes de transición de la siguiente estación (cuando sea posible). Creemos que ésta modificación podría aportar mejores resultados.

De acuerdo a Krebs (1994), la mortalidad es no igual para todas las edades; En la mayoría de las especies, los muy jóvenes como los individuos viejos sufren de alta mortalidad. Nosotros encontramos en general, esta tendencia en el análisis para todos los meses del año 2000 (Figura 11). De acuerdo a Kershaw (1962); Callaghan (1976); Jónsdóttir y Callaghan (1988, 1990) y Carlsson (1990) por ejemplo en *Carex bigelowii*, la porción aérea raramente vive más de cuatro años donde las raíces y rizomas pueden vivir por más de una década. Para esa misma especie, los ramet deshojados viejos importan

carbohidratos de los jóvenes frondosos y los ramet frondosos importan agua y nutrientes de los deshojados.

Nuestros resultados indicaron que la mortalidad de tallos, no estuvo significativamente correlacionada al promedio de tallos presentes ($R = 0.49$, $p = 0.1$) sugiriendo con esto, que la mortalidad de tallos es denso independiente. Este resultado concuerda con lo reportado por Olesen y Sand-Jensen (1994), quienes tampoco encontraron una correlación entre la mortalidad de tallos jóvenes con el promedio de tallos presentes ($R = 0.49$, $p > 0.01$). Lo cual se refiere a la relación densidad-biomasa, mejor conocida como la mortalidad denso-dependiente, que a su vez, es el riesgo de muerte asociado al aumento en la densidad de la población de plantas.

Los pastos marinos y en general las plantas clónales tienen un crecimiento vegetativo vigoroso que da como resultado una expansión vegetativa en clones. Las conexiones fisiológicas de los tallos con el clon, indican que la mortalidad de tallos en este tipo de plantas no es considerada denso-dependiente (Hutchings y Mogie, 1990). Incluso algunos autores (Miyaniishi *et al.*, 1979; Duarte y Kalf, 1987) argumentan que la mortalidad de tallos de las plantas perennes clónales es consecuencia de su estrategia de crecimiento y no de una competencia por espacio.

De nuestro estudio podemos suponer que el mantenimiento de la pradera de *Zostera marina* del Estero de Punta Banda, fue principalmente atribuido al reclutamiento de tallos a través de la ramificación del rizoma con aportación de tallos nuevos durante todo el año,

principalmente en invierno y verano (Figura 10C). Esto es importante desde el punto de vista del tiempo necesario que requiere una pradera para recuperarse de una mortalidad fuerte, porque depende de la capacidad de elongación del rizoma y la producción subsiguiente de tallos nuevos para la ocupación del espacio disponible (Duarte, 1991).

En el presente estudio, para fortalecer la utilización del método de matrices, se hizo una comparación de los resultados obtenidos entre las tasas de mortalidad derivados del método de Pérez *et al.*, (1994) y el método de proyección de matrices para el año 2000, encontrando que no hubo diferencias significativas ($p=0.43$) entre ambos métodos. Las tasas de mortalidad tuvieron un comportamiento más o menos periódico aumentando y disminuyendo cada 4 a 8 semanas (Figura 10). En *Zostera marina* se ha encontrado que presentan un riesgo de mortalidad constante e independiente de la edad y el mes de reclutamiento (Olesen y Sand-Jensen, 1994).

Con la misma finalidad se hizo una comparación entre las tasas de reclutamiento de los resultados obtenidos utilizando matrices y el método propuesto por Olesen y Sand-Jensen, (1994) encontrado que tampoco hubo diferencias aunque en este caso, poco significativas estadísticamente ($p=0.06$). Si bien, gráficamente (Figura 10A y 10C) se observó contrariamente a éste resultado, posiblemente fue debido a los contrastes encontradas entre los valores predichos y observados de la tabla de vida de Diciembre (1999) proyectada de Enero a Julio 2000 (Figura 8I). Jensen *et al.*, (1996) argumentan que la naturaleza clonal de los pastos marinos pueden complicar la selección de cierta clase de edad para el reclutamiento debido al traslape de generaciones.

V. CONCLUSIONES

Los métodos matriciales para estudios demográficos resultan ser ventajosos con respecto a otros, como por ejemplo el gráfico de Pérez *et al.*, (1994) considerado un método destructivo. También tiene ventaja sobre las técnicas reconstructivas (Pergent y Pergent-Martini, 1990; Duarte *et al.*, 1994) que hacen suposiciones de la dinámica de población con una sola visita al campo. La proyección de matrices resultó ser un método que delimitado posiblemente a la estacionalidad y con pocos muestreos al año nos predice el comportamiento de la población a través del tiempo.

La estructura de edad de tallos del pasto marino *Zostera marina* estuvo caracterizada por tallos muy jóvenes (≈ 1 año). No sobrepasando a los 14 IP de edad el 81% y 77% de los tallos para los años 1999 y 2000, respectivamente.

Las proyecciones de las matrices del año 1999, estadísticamente no presentaron diferencias significativas entre ellas, excepto la matriz de proyección de Abril y Agosto.

La proyección de Diciembre (1999) a Julio (2000) presentó diferencias significativas y la propuesta de Agosto a Diciembre (2000) no presentó diferencias significativas.

Se encontró para el año 2000, que la tasa de reclutamiento no estuvo correlacionada con la mortalidad, por tanto, no hubo un balance entre las dos tasas, debido posiblemente a que la mortalidad fue independiente de la edad y del mes de reclutamiento.

La mortalidad de tallos no estuvo significativamente correlacionada al promedio de tallos presentes, sugiriendo con esto, que la mortalidad de tallos fue denso independiente.

Suponemos que el mantenimiento de la pradera de *Z. marina* del Estero de Punta Banda fue principalmente atribuido al reclutamiento de tallos a través de la ramificación del rizoma con aportación de tallos durante todo el año, principalmente en invierno y verano.

La tasa de mortalidad del año 2000 utilizando el método de proyección de matrices fue igual estadísticamente al proveniente del método destructivo de Pérez *et al.*, (1994).

La tasa de reclutamiento del año 2000 comparada con los métodos de proyección de matrices y Olesen y sand-Jensen (1994) no presentó diferencia estadísticamente poco significativa.

VI. RECOMENDACIONES

De acuerdo a nuestros resultados, se alcanzaron los objetivos al plantear una técnica no destructiva. Debido a que los fenómenos naturales son impredecibles se propone realizar tres visitas al campo y poder detectar cualquier cambio ambiental y delimitar la estacionalidad para que la predicción del modelo sea exitosa, se propone realizar el primero en Abril (proyectando Mayo, Junio y Julio), el segundo en Agosto (proyectando Septiembre, Octubre y Noviembre) y el tercero en Diciembre (proyectando Enero, Febrero y Marzo).

Se recomienda que los muestreos se realicen por cuadrante y no por metro de rizoma para obtener datos de número de rizoma por m² y poder comparar resultados con otros estudios.

LITERATURA CITADA

- Álvarez-Borrego, S., S. Aguñiga-García y V.F. Camacho-Ibar, 1988. Un sencillo y barato muestreador *in situ* para aguas intersticiales de sedimentos de entremareas. A simple and inexpensive *in situ* pore water sampler for intertidal sediments. *Ciencias marinas*. Vol. 14(1): 41-50.
- Alpert, P. y J. F. Stuefer, 1997. Division of labour in clonal plants,. *En* The ecology and evolution of clonal plants. de Kron and J.van Groenendael (ed). Backhuys Publ.Leiden, The Netherlands, p. 137-154.
- Backman, T.W. y D.C. Barilotti, 1976. Irradiance reduction: Effects on standing crops of the eelgrass *Z. Marina* in a coastal lagoon. *Marine Biology* 34:33-40.
- Bach, H.K., 1993. A dynamic model describing the seasonal variations in growth and the distribution of eelgrass (*Zostera marina* L.) I. Model theory. *Ecological Modelling*, 65: 31-50.
- Bierzychudek, P., 1981. The demography of jack-in-the-pulpit, a forest perennial that changes sex. Dissertation. Cornell University, Ithaca, New York, USA.
- Brouns, J.W.M., 1985. The plastochron interval for the study of the productivity of seagrasses, possibilities and limitations. *Aquat. Bot.* 21:71-88.
- Bullock, S.H., 1980. Demography of an under growth palm in littoral Cameroon. *Biotropica* 12:247-255.
- Callaghan, T.V., 1976. Growth and population dynamics of *Carex bigelowii* in an alpine environments, *Oikos* 27:402-413.
- Carlsson, B.A., 1990. Controls on the growth and population dynamics of *Carex bigelowii*, Ph.D. Dissertation, Lund University, Lund, Sweden.
- Caswell H. y P.A. Werner, 1978. Transient behavior and life history analysis of teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). *Ecology* 59:53-66.
- Caswell, H., 2001. Matrix population models: Construction, analysis and interpretation Second edition, Sinauer Associates, Sunderland, Mass. 722pp.
- Charlesworth, B., 1980. Evolution in age-structured populations. Cambridge Univ. Press. Cambridge. 289pp.

- Chapman, P., 1986. Nutrient cycling in marine ecosystems. *J. Limnol. Soc. South Afr.* 12:22-24.
- Cox, P.A. y P.B. Tomlinson, 1988. Pollination ecology of seagrass, *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae), in St. Croix. *Am.J.Bot.* 75:958-965.
- den Hartog, C., 1970. *The sea-grasses of the world*. North Holland Publishing Company, Amsterdam, London.
- _____ 1979. Seagrasses and seagrass ecosystems, an appraisal of the research approach, *Aquatic Botany*, 7:105-117.
- Dennison, W.C., 1987. Effects of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution. *Aquatic Botany*, 27:15-26.
- Duarte, C.M. y J. Kalf, 1987. Weight-density relationships in submerged macrophytes. *Oecology* 72:612-617.
- Duarte, C.M. y K. Sand-Jensen, 1990a. Seagrass colonization: patch formation and patch growth in *Cymodocea nodosa* patches. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 65:193-200
- Duarte, C.M. y K. Sand-Jensen, 1990b. Seagrass colonization: biomass development and shoot demography in *Cymodocea nodosa* patches. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 67:97-103.
- Duarte, C.M., 1991. Allometric scaling of seagrasses form and productivity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 77:289-300.
- Duarte, C.M., N. Marbà, N. Agawin, J. Cebrián, S. Enríquez, M.D. Fortes, M.E. Gallegos, M. Merino, B. Olesen, K. Sand-Jensen, J. Uri y J. Vermaat, 1994. Reconstruction of seagrass dynamics: age determinations and associated tools for the seagrass ecologist. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 107:195-209.
- Durako, M.J. y M.D., Moffler, 1987. Factors affecting the reproductive ecology of *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae). *Aquat.Bot.* 27:79-85.
- Durako, M.J., 1994. Seagrass die-off in Florida Bay (USA): changes in shoot demography characteristics and population dynamics in *Thalassia testudinum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 110:59-66.
- Ebert, T.A., 1999. *Plant and animal populations: methods in demography*. Academic Press, New York. 312pp.

- Enright, N. y J. Ogden, 1979. Applications of transition matrix models in forest dynamics: *Arancaria* in Papua, New Guinea and *Nothofagus* in New Zealand. *Australian Journal of Ecology* 4:3-23.
- Erickson, R.O. y F.J. Michelini, 1957. The plastochron index. *Am J. Bot.* 44:297-305.
- Eriksson, O., 1988. Patterns of ramet survivorship a clonal fragments of the stoloniferous plant *Potentilla anserine*. *Ecology* 69:736-740.
- Estrada-Ramírez, A., 1985. Aspectos biológicos pesqueros de la fauna íctica del Estero de Punta Banda, Baja California, México. Reporte Técnico. Estación de Investigación Oceanográfica. Secretaria de Marina. Ensenada, B. C., México, 40pp.
- Felger, R. y C.P. McRoy, 1974. Seagrasses as potencial food plants,. *En* G.F. Somers (ed.), *Seed-bearing halophytes as food plants*, Univ. Delaware, Coll. Mar. Stud., p. 62-68
- Franco, M., 1990. Ecología de poblaciones. Ciencias. No. Especial 4, Grupo de Difusión Departamento de Física, Facultad de Ciencias, Centro de Ecología, U.N.A.M., México, p. 4-9.
- Gallegos, M.E., M. Merino, N. Marbà y C.M. Duarte, 1992. Flowering of *Thalassia testudinum* in the Mexican Caribbean: age-dependence and interannual variability. *Aquat. Bot.* 43:249-255.
- ____ M. Merino, N. Marbà y C.M. Duarte, 1993. Biomass and dynamics of *Thalassia testudinum* in the Mexican Caribbean: eludanting rhizome growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 95:185-192.
- ____ M. Merino, A. Rodríguez, N. Marbà y C.M. Duarte, 1994. Growth patterns and demography of pioneer Caribbean seagrasses *Halodule wrightii* and *Syringodium filiforme* K. *Mar.Ecol.Prog.ser.* 109:99-104.
- Gotelli, N.J., 2001. A primer of ecology. 3rd ed. Sunderland, Mass. Sinauer. 265pp
- Harper, J.L. y White, J., 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics.* 5:419-463.
- Harper, J.L., 1994. *The Population Biology of Plants*. Academic Press, novena impresión. London. 892pp.

- Hartshorn, G.S., 1975. A matrix model of tree population dynamics. *En* F.B. Gollery and E. Medina, editors. Tropical ecological systems. Springer-Verlang, New York, New York, USA, p. 41-51
- Hutchings, M.J. y M. Mogie, 1990. The spacial structure of clonal plants: control and consequences. In: van Groenendael, J., de Kroon, H.(eds.) Clonal growth in plants: regulation and funtion. SPB Academic Publishing, the Hague, p. 57-76.
- Ibarra-Obando, S.E. y R. Huerta-Tamayo, 1987. Blade production of *Zostera marina* L. during the summer-autumn periodo on the Pacific coast of México. *Aquat. Bot.* 28:301-315.
- Ibarra-Obando, S.E. y C.F. Boudouresque, 1994. An improvement of Zieman leaf parking technique *Zostera marina* growth and productyion assesment. *Aquat. Bot.* 47:293-302.
- Ibarra-Obando, S.E., C.F. Boudouresque y Maurice Roux, 1997. Leaf dynamics and production of a *Zostera marina* bed near its suothern distributional limit. *Aquat . Bot.* 58:99-112.
- Jacobs, R.P.W.M., 1979. Distribution and aspects of the production and biomass of eelgrass, *Zostera marina* L., at Roscoff, France. *Aquat. Bot.*, 7:151-172.
- _____ 1984. Biomass potential of eelgrass (*Zostera marina* L.). *CRC Critical Reviews in plant Sciences* 2:49-70.
- Jensen, S.L., B.D. Robbins y S.S. Bell, 1996. Predicting population decline: seagrass demographics and the reconstructive technique. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 136:267-276.
- Jónsdóttir, I.S. y T.V. Callaghan, 1988. Interrelationships between different generations of interconnected tillers of *Carex bigerlowii*. *Oikos* 52:120-128.
- _____ 1990. Intracional translocation of ammonium and nitrogen in *Carex bigerlowii* Torr. Ex. Schwein using ¹⁵N and nitrate reductase assays. *New Phytologist* 114:419-428.
- Jónsdóttir, I.S. y M.A. Watson, 1997. Extensive physiological integration: An adaptive trait in resource-poor environments?., *En* The ecology and evolution of clonal plants de Kron and J.van Groenendael (ed). Backhuys Publ.Leiden, The Netherlands, p. 109-136

- Kays, S. Y Harper, J.L., 1974. The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *Journal of Ecology*, 62:97-105.
- Keddy, C.J. y D. G. Patriquin, 1978. An annual form of eelgrass in Nova Scotia. *Aquat. Bot.* 5:163-170.
- Kentula, M.E. y C.D. McIntire, 1986. The autoecology and production dynamics of eelgrass (*Zostera marina* L.) in Netarts Bay, Oregon. *Estuaries* 9:188-199.
- Kemp, W.M., 1989. Estuarine Seagrasses. In *Estuarine Ecology*. John W. Day Jr., Charles A. S. Hall., W.M. Kemp y A. Yáñez-Arancibia eds., John Wiley & Sons, Inc., p. 226-253.
- Kershaw, K.A., 1962. Quantitative ecological studies from Landmannahellir, Iceland, III. Variation of performance in *Carex birgelowii*, *Journal of Ecology*, 50:393-399.
- Keyfitz, N. 1972. On future population. *Journal of the American Statistical Association* 67:347-363.
- Krebs, Ch.J., 1994. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Fourth edition. Addison-Wesley Edu. Publ. New York. 801pp.
- Lamoreaux, R.J., W.R. Chaney y K. Brown, 1978. The plastochron index: a review after two decades of use. *Amer. J. Bot.* 65(5):586-593.
- Larkum, A.W.D., McComb, A.J., Shepherd, S.D. (Editors), 1989. *Biology of Seagrasses - a Treatise on the Biology of Seagrasses with special Reference to the Australian Region*. Elsevier, Amsterdam, 841pp.
- Lewis, E.G., 1942. On the generation and growth of a population. *Sankhya. The Indian Journal of Statistics* 6:93-96.
- Leslie, P.H., 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33:183-212.
- 1948. Some Further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika* 35:213-245.
- Lotka, A.J., 1945. Population analysis as a chapter in the mathematical theory of evolution. *En* W.E. LeGros Clark and P.B. Medawar, editors, *Essays on growth and form*, Oxford University Press, Oxford, England, p 355-395.
-

- Lovett, D., 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 69:743-755.
- Michod, R.E. y W.W. Anderson, 1980. On calculating demographic parameters from age frequency data. *Ecology* 61(2):265-269
- Millán-Núñez, R. 1981. Effects of physical phenomena on the distribution of nutrients and phytoplankton productivity in a coastal lagoon. Tesis Master of Science. Oregon State University, 58pp.
- Miyajima, K., A.R. Hill y P.B. Cavers, 1979. A generalized law of self-thinning in plant populations (self-thinning in plants populations). *Journal of Theoretical Biology*, 78:439-442.
- Noble, J.C., A.D. Bell y J.L. Harper, 1979. The population biology of plants with clonal growth. I. The morphology and structural demography of *Carex arenaria*. *J. Ecol.*, 67:983-1008.
- Olesen, B. y K., Sand-Jensen, 1994. Demography of shallow eelgrass (*Zostera marina*) populations—shoot dynamics and biomass development. *J. Ecol.*, 82:379-390.
- Patriquin, D.G., 1973. Estimation of growth rate, production and age of the marine angiosperm, *Thalassia testudinum*, König. *Caribbean J.Sci.*, 13:111-123.
- Pergent, G. y Pergent-Martini C., 1990. Some applications of lepidochronological analysis in the seagrass *Posidonia oceanica*. *Botanica mar.*, 33:299-310.
- Pérez, M., C.M. Duarte, J. Romero, K. Sand-Jensen y T. Alcoverro, 1994. Growth plasticity in *Cymodocea nodosa* stands: the importance of nutrient supply. *Aquatic Botany*, 47:249-264.
- Petersen, C.G.J., 1913. Om Baendeltangens (*Zostera marina*) Aarsproduktion i de danske Farvande, In: Jungersen, H.F.E., Warming, E. (eds.) *Mindeskr, Japetus Steenstrups Fodsel*, Vol. 9, G. E. C. Gad, Copenhagen, p. 1-20.
- Phillips, R.C., W.S. Grant y C.P. McRoy, 1983. Reproductive strategies of eelgrass (*Zostera marina* L.) *Aquat Bot.*, 16:1-20.
- Poumian-Tapia, M. y S. Ibarra-Obando, 1999. Demography and Biomass of the Seagrass *Zostera marina* in a Mexican coastal lagoon. *Estuaries* Vol.22(4):837-847.
-

- Pritchard, D.W., 1967. What is an estuary; physical viewpoint,. *En*: G.H. Lauff (Ed.) Estuaries. American Association for the Advancement of Science, Washington, D.C., p. 52-63
- Pritchard, D., De la Paz R., Cabrera H., Farreras S. y Morales E., 1978. Hidrografía Física del Estero de Punta Banda, Parte I: Análisis de datos. *Ciencias Marinas* 5(2): 1-23.
- Ramírez-Aguilar, I., 2001. Hidrodinámica del Estero de Punta Banda. Capítulo I. Poligonal de Referencia. Informe Técnico CICESE Comunicaciones Académicas, clave CTOST 20015.
- Sarukhán, J. y Harper, J.L., 1973. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. *Journal of Ecology* 61:675-716.
- Sarukhán, J. y M. Gadgil, 1974. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. III. A mathematical model incorporating multiple modes of reproduction. *Journal of Ecology* 62:921-936.
- Schmid, B, y Harper, J.L., 1985. Clonal growth in grassland perennials. I. Density and pattern-dependent competition between plants with different growth forms. *Journal of Ecology*, 73:793-808.
- Solana-Arellano, E., H. Echavarría-Heras y O. Flores-Uzeta, 2000. An upgraded method to relocate marked shoots of the seagrass *Zostera marina* L. *International Journal of Tropical Biology and Conservation*, 5:1-5.
- Solana-Arellano, E., 2001. Utilización de métodos cuantitativos para el estudio de la dinámica de los pastos marinos: Una revisión crítica. *Rev. Biol. Mar. y Ocean.* 36(2):165-180.
- _____. 2004. Métodos Analíticos para la caracterización de la dinámica foliar en *Zostera marina* L. tesis doctoral en Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma Metropolitana México. 200pp.
- _____. H. Echavarría-Heras, M. Gallegos-Martínez y O. Flores-Uzeta, 2004. The role of biotic and abiotic variables in determining demographic processes in an eelgrass meadow. *Bull.Souther California Acad.Sci.* 103(1):12-19.

- Tomlinson, P.B., 1974. Vegetative morphology and meristem dependence. The foundation of productivity in seagrasses. *Aquaculture* 4: 107-130.
- _____. 1980. Leaf morphology and anatomy in seagrasses. *En: Phillips, R.C. and C.P.McRoy (eds.) Handbook of seagrass biology: An ecosystem perspective.* Garland STPM Press. New York, p. 7-28.
- Vidondo, B., C.M. Duarte, A.L. Middelboe, K. Stefansen, T. Lützen y S.L. Nielsen, 1997. Dynamics of a landscape mosaic: size and age distributions, growth and demography of seagrass *Cymodocea nodosa* patches. *Mar.Ecol.Prog.ser.* Vol.158:131-138.
- Werner, P.A. y H. Caswell, 1977. Population growth rates and age *versus* stage-distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). *Ecology* 58:1103-1111.
- White, J., 1979. The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10:109-145.
- Williams, S.L., 1990. Experimental studies of Caribbean seagrass bed development. *Ecological Monographs* 60:449-469
- Zar, 1999. Biostatistical analysis. 4th edition. Prentice Hall Internacional, Inc. New Jersey. 718pp.
-

APÉNDICE

Tablas de vidas de tallos de *Zostera marina*. Donde n_x = número de tallos en cada clase de edad; l_x = probabilidad de supervivencia; p_x = p. supervivencia condicional; m_x = p. fecundidad y f_x = fecundidad para la matriz de Leslie.

Tabla de vida de Abril, 1999

clase de edad	n_x	l_x	p_x	m_x	f_x
0	18	1	0.52447552	0	0
1	7	0.04895105	0.18	0	0
2	20	0.13986014	1.59259259	0	0
3	23	0.16083916	0.90697674	0	0
4	16	0.11188811	0.84615385	0	0
5	17	0.11888112	0.96969697	0	0.02606573
6	15	0.1048951	0.90625	0.05376056	0.07693322
7	14	0.0979021	0.86206897	0.11046166	0.17562824
8	11	0.07692308	0.88	0.279322	0.314661
9	11	0.07692308	0.59090909	0.39772727	0.32386364
10	2	0.01398601	0.69230769	0.42307692	0.39423077
11	7	0.04895105	1.11111111	0.52777778	0.54166667
12	3	0.02097902	1	0.5	0.4875
13	7	0.04895105	0.9	0.475	0.375
14	2	0.01398601	0.22222222	0.30555556	0.22222222
15	0	0	1.5	0.625	0.8125
16	3	0.02097902	1.66666667	0.66666667	0.75
17	2	0.01398601	1	0.5	0.475
18	3	0.02097902	0.8	0.45	0.45
19	1	0.00699301	1.25	0.5625	0.59375
20	4	0.02797203	1	0.5	0.425
21	1	0.00699301	0.4	0.35	0.35
22	1	0.00699301	2.5	0.875	1.0625
23	4	0.02797203	1	0.5	0.4
24	1	0.00699301	0.2	0.3	0.25
25	0	0	3	1	1.625
26	3	0.02097902	2	0.75	0.79166667
27	3	0.02097902	0.66666667	0.41666667	0.3125
28	1	0.00699301	0.25	0.3125	0.1875
29	0	0	0	0.25	0.125
30	0	0	0	0.25	0.125
31	1	0.00699301	3	1	1.25
32	2	0.01398601	1	0.5	0.41666667
33	1	0.00699301	0.33333333	0.33333333	0.20833333
34	0	0	0	0.25	0.125
35	0	0	0	0.25	0.125
36	0	0	0	0.25	0.125
37	1	0.00699301	1	0.5	0.375
38	0	0	0	0.25	0.125
39	0	0	0	0.25	0.125
40	0	0	0	0.25	0.125
41	1	0.00699301	1	0.5	0.25

Tabla de vida de Mayo, 1999

clase de edad	n_x	l_x	p_x	m_x	f_x
0	52	1	0.5	0	0
1	0	0	0.12935323	0	0
2	26	0.12935323	1.84615385	0	0
3	22	0.10945274	0.8125	0	0
4	17	0.08457711	0.92307692	0	0.06578945
5	19	0.09452736	1.08333333	0.14254381	0.22660811
6	20	0.09950249	1.17948718	0.28677453	0.30870434
7	26	0.12935323	1.13043478	0.28032027	0.38384332
8	26	0.12935323	0.86538462	0.43113178	0.47517839
9	19	0.09452736	0.73333333	0.59999333	0.50384056
10	14	0.06965174	0.60606061	0.55593788	0.43530985
11	6	0.02985075	0.5	0.519225	0.42403375
12	4	0.0199005	0.9	0.657685	0.6403775
13	5	0.02487562	1	0.6923	0.67306944
14	4	0.0199005	0.88888889	0.65383889	0.65383889
15	4	0.0199005	1.125	0.73556875	0.67066563
16	5	0.02487562	0.55555556	0.53845556	0.48076389
17	0	0	1.2	0.76153	0.89999
18	6	0.02985075	1.5	0.865375	0.89422083
19	3	0.01492537	0.77777778	0.61537778	0.53845556
20	4	0.0199005	0.71428571	0.5934	0.44505
21	1	0.00497512	0.2	0.41538	0.34615
22	0	0	3	1.3846	1.73075
23	3	0.01492537	1	0.6923	0.63460833
24	0	0	0.66666667	0.57691667	0.519225
25	2	0.00995025	1	0.6923	0.519225
26	0	0	0	0.34615	0.173075
27	0	0	0	0.34615	0.173075
28	0	0	0	0.34615	0.173075
29	0	0	0	0.34615	0.173075
30	0	0	0	0.34615	0.173075
31	1	0.00497512	1	0.6923	0.34615

Tabla de vida de Junio, 1999

clase de edad	n_x	l_x	p_x	m_x	f_x
0	33	1	0.50857143	0	0
1	3	0.01714286	0.11797753	0	0
2	18	0.10285714	1.61904762	0	0
3	16	0.09142857	1.29411765	0	0
4	28	0.16	1.09090909	0	0.03924005
5	20	0.11428571	0.8125	0.07194009	0.10606552
6	19	0.10857143	0.94871795	0.1725427	0.30775888
7	18	0.10285714	1.13513514	0.46691965	0.58481083
8	24	0.13714286	0.85714286	0.619047	0.5158725
9	12	0.06857143	0.44444444	0.481481	0.35648113
10	4	0.02285714	0.5625	0.52083281	0.44791622
11	5	0.02857143	1	0.666666	0.629629
12	4	0.02285714	0.77777778	0.592592	0.6111105
13	3	0.01714286	1.42857143	0.809523	0.857142
14	7	0.04	0.9	0.6333327	0.54999945
15	2	0.01142857	0.55555556	0.518518	0.4999995
16	3	0.01714286	1.6	0.8666658	0.8999991
17	5	0.02857143	0.75	0.58333275	0.45833288
18	1	0.00571429	0.33333333	0.444444	0.30555525
19	1	0.00571429	0.5	0.4999995	0.58333275
20	0	0	3	1.333332	1.666665
21	3	0.01714286	1	0.666666	0.4999995
22	0	0	0	0.333333	0.1666665
23	0	0	0	0.333333	0.1666665
24	0	0	0	0.333333	0.1666665
25	2	0.01142857	1	0.666666	0.666666
26	0	0	1	0.666666	0.666666
27	2	0.01142857	1	0.666666	0.58333275
28	0	0	0.5	0.4999995	0.41666625
29	1	0.00571429	1	0.666666	0.333333

Tabla de vida de Julio, 1999

clase de edad	n_x	l_x	p_x	m_x	f_x
0	55	1	0.51145038	0	0
1	6	0.02290076	0.08208955	0	0
2	16	0.0610687	2.31818182	0	0
3	35	0.13358779	1.2745098	0	0.03843253
4	30	0.11450382	0.81538462	0.06030951	0.08818844
5	23	0.08778626	0.9245283	0.14234676	0.13885787
6	26	0.09923664	0.97959184	0.14641951	0.20444077
7	22	0.08396947	0.75	0.26792998	0.31176669
8	14	0.05343511	0.83333333	0.47413786	0.4705459
9	16	0.0610687	1.16666667	0.56034474	0.53879302
10	19	0.07251908	0.71428571	0.44334969	0.36206891
11	6	0.02290076	0.52	0.39310339	0.32586202
12	7	0.02671756	0.92307692	0.4973474	0.43766572
13	5	0.01908397	0.58333333	0.4094827	0.35560339
14	2	0.00763359	1	0.5172413	0.5357142
15	5	0.01908397	1.14285714	0.55418711	0.5357142
16	3	0.01145038	0.75	0.45258614	0.5172413
17	3	0.01145038	2	0.77586195	1.01293088
18	9	0.03435115	1.41666667	0.6249999	0.61422404
19	8	0.03053435	0.64705882	0.42596342	0.35750502
20	3	0.01145038	0.72727273	0.4467084	0.39968646
21	5	0.01908397	0.875	0.48491372	0.45258614
22	2	0.00763359	0.85714286	0.48029549	0.4987684
23	4	0.01526718	1.33333333	0.60344818	0.60344818
24	4	0.01526718	0.75	0.45258614	0.35560339
25	2	0.00763359	0.33333333	0.34482753	0.28017237
26	0	0	1.5	0.64655163	0.84051711
27	3	0.01145038	1.66666667	0.68965507	0.64655163
28	2	0.00763359	0.4	0.36206891	0.23275859
29	0	0	0	0.25862065	0.12931033
30	0	0	0	0.25862065	0.12931033
31	1	0.00381679	1	0.5172413	0.5172413
32	0	0	1	0.5172413	0.5172413
33	1	0.00381679	1	0.5172413	0.25862065

Tabla de vida de Agosto, 1999

clase de edad	n_x	l_x	P_x	m_x	f_x
0	14	1	0.5	0	0
1	0	0	0.04137931	0	0
2	6	0.04137931	3.33333333	0	0
3	14	0.09655172	1.25	0	0.0112244
4	11	0.07586207	0.88	0.01795904	0.02612224
5	11	0.07586207	0.90909091	0.03896073	0.03803309
6	9	0.06206897	1	0.040816	0.040816
7	11	0.07586207	1	0.040816	0.12182813
8	9	0.06206897	1.35	0.20284025	0.2939875
9	18	0.12413793	1.11111111	0.285285	0.255255
10	12	0.08275862	0.5	0.2027025	0.15540525
11	3	0.02068966	0.6	0.216216	0.1846845
12	6	0.04137931	0.88888889	0.255255	0.2177175
13	2	0.0137931	0.5	0.2027025	0.16891875
14	2	0.0137931	1	0.27027	0.27027
15	2	0.0137931	1	0.27027	0.27027
16	2	0.0137931	1	0.27027	0.27027
17	2	0.0137931	1	0.27027	0.25337813
18	2	0.0137931	0.75	0.23648625	0.18581063
19	1	0.00689655	0.33333333	0.18018	0.18018
20	0	0	3	0.54054	0.7432425
21	3	0.02068966	1.33333333	0.315315	0.2927925
22	1	0.00689655	0.5	0.2027025	0.15202688
23	1	0.00689655	0.5	0.2027025	0.405405
24	0	0	8	1.216215	1.9594575
25	8	0.05517241	1.5	0.3378375	0.31249969
26	4	0.02758621	0.41666667	0.19144125	0.135135
27	1	0.00689655	0.4	0.189189	0.162162
28	1	0.00689655	1.5	0.3378375	0.405405
29	2	0.0137931	1.33333333	0.315315	0.315315
30	2	0.0137931	0.75	0.23648625	0.21959438
31	1	0.00689655	1	0.27027	0.2477475
32	2	0.0137931	0.66666667	0.225225	0.1576575
33	0	0	0	0.135135	0.0675675
34	0	0	0	0.135135	0.0675675
35	0	0	0	0.135135	0.0675675
36	2	0.0137931	1	0.27027	0.2027025
37	0	0	0	0.135135	0.0675675
38	0	0	0	0.135135	0.0675675
39	0	0	0	0.135135	0.0675675
40	0	0	0	0.135135	0.0675675
41	0	0	0	0.135135	0.0675675
42	0	0	0	0.135135	0.0675675
43	0	0	0	0.135135	0.0675675
44	0	0	0	0.135135	0.0675675
45	0	0	0	0.135135	0.0675675
46	1	0.00689655	1	0.27027	0.135135

Tabla de vida Septiembre, 1999

clase de edad	n_x	l_x	p_x	m_x	f_x
0	13	1	0.5	0	0
1	0	0	0.02362205	0	0
2	3	0.02362205	6.33333333	0	0
3	16	0.12598425	1.63157895	0	0
4	15	0.11811024	0.80645161	0	0.00915431
5	10	0.07874016	0.84	0.02270268	0.03405402
6	11	0.08661417	1	0.054054	0.0534105
7	10	0.07874016	0.95238095	0.052767	0.11314398
8	10	0.07874016	1	0.182197	0.21911375
9	10	0.07874016	0.65	0.2560305	0.2094795
10	3	0.02362205	0.61538462	0.25065923	0.232755
11	5	0.03937008	1.25	0.3491325	0.3491325
12	5	0.03937008	0.8	0.279306	0.248272
13	3	0.02362205	0.75	0.2715475	0.24245313
14	3	0.02362205	0.83333333	0.28447833	0.2715475
15	2	0.01574803	1	0.31034	0.325857
16	3	0.02362205	1.2	0.341374	0.325857
17	3	0.02362205	0.66666667	0.25861667	0.1939625
18	1	0.00787402	0.25	0.1939625	0.13577375
19	0	0	1	0.31034	0.387925
20	1	0.00787402	2	0.46551	0.77585
21	1	0.00787402	2.5	0.543095	0.8146425
22	4	0.03149606	1.8	0.434476	0.434476
23	5	0.03937008	0.55555556	0.24137556	0.18965222
24	0	0	0.6	0.248272	0.232755
25	3	0.02362205	1.33333333	0.36206333	0.31034
26	1	0.00787402	0.25	0.1939625	0.1163775
27	0	0	0	0.15517	0.077585
28	0	0	0	0.15517	0.077585
29	0	0	0	0.15517	0.077585
30	0	0	0	0.15517	0.077585
31	0	0	0	0.15517	0.077585
32	1	0.00787402	1	0.31034	0.31034
33	0	0	1	0.31034	0.31034
34	1	0.00787402	1	0.31034	0.15517

Tabla de vida Octubre, 1999

clase de edad	n_x	l_x	p_x	m_x	f_x
0	34	1	0.512	0	0
1	3	0.024	0.0546875	0	0
2	4	0.032	2.14285714	0	0
3	11	0.088	2.13333333	0	0
4	21	0.168	0.90625	0	0.01010517
5	8	0.064	0.5862069	0.02230107	0.04001074
6	9	0.072	1.58823529	0.09846424	0.31552215
7	18	0.144	0.81481481	0.33532819	0.3838715
8	4	0.032	0.45454545	0.53069091	0.43947841
9	6	0.048	1.1	0.766185	0.7844275
10	5	0.04	1	0.7297	0.67994773
11	6	0.048	0.72727273	0.63019545	0.53069091
12	2	0.016	0.625	0.59288125	0.57007813
13	3	0.024	1.4	0.87564	0.87564
14	4	0.032	0.71428571	0.62545714	0.52121429
15	1	0.008	0.6	0.58376	0.51079
16	2	0.016	1	0.7297	0.79050833
17	1	0.008	1.33333333	0.85131667	0.85131667
18	3	0.024	0.75	0.6384875	0.6384875
19	0	0	1.33333333	0.85131667	0.97293333
20	4	0.032	1.25	0.8209125	0.68409375
21	1	0.008	0.2	0.43782	0.255395
22	0	0	0	0.36485	0.182425
23	0	0	0	0.36485	0.182425
24	2	0.016	1.5	0.912125	1.09455
25	1	0.008	1.33333333	0.85131667	1.09455
26	3	0.024	1.75	1.0033375	1.23136875
27	4	0.032	1.28571429	0.83394286	0.83394286
28	5	0.04	0.77777778	0.64862222	0.547275
29	2	0.016	0.57142857	0.57333571	0.44303214
30	2	0.016	0.5	0.547275	0.36485
31	0	0	0	0.36485	0.182425
32	0	0	0	0.36485	0.182425
33	1	0.008	2	1.09455	1.09455
34	1	0.008	0.5	0.547275	0.36485
35	0	0	0	0.36485	0.182425
36	0	0	0	0.36485	0.182425
37	0	0	0	0.36485	0.182425
38	1	0.008	1	0.7297	0.36485

Tabla de vida Noviembre, 1999

clase de edad	n_x	l_x	p_x	m_x	f_x
0	23	1	0.50914634	0	0
1	3	0.01829268	0.06586826	0	0
2	8	0.04878049	1.90909091	0	0.02043693
3	13	0.07926829	1.38095238	0.02141011	0.03211517
4	16	0.09756098	1	0.03100775	0.0326116
5	13	0.07926829	1.20689655	0.03421545	0.03769045
6	22	0.13414634	1.2	0.03410853	0.12474944
7	20	0.12195122	0.69047619	0.17949197	0.22263289
8	9	0.05487805	0.62068966	0.38491379	0.33168103
9	9	0.05487805	0.88888889	0.44861111	0.40902778
10	7	0.04268293	0.75	0.415625	0.34882813
11	5	0.0304878	0.58333333	0.37604167	0.30677083
12	2	0.01219512	0.71428571	0.40714286	0.35625
13	3	0.01829268	0.8	0.4275	0.40375
14	1	0.00609756	1	0.475	0.59375
15	3	0.01829268	2	0.7125	0.83125
16	5	0.0304878	1	0.475	0.4453125
17	3	0.01829268	0.75	0.415625	0.37109375
18	3	0.01829268	0.83333333	0.43541667	0.415625
19	2	0.01219512	1	0.475	0.45125
20	3	0.01829268	0.8	0.4275	0.45125
21	1	0.00609756	1.5	0.59375	0.7125
22	5	0.0304878	1.33333333	0.55416667	0.51458333
23	3	0.01829268	0.5	0.35625	0.3265625
24	1	0.00609756	1.5	0.59375	0.7125
25	5	0.0304878	1.33333333	0.55416667	0.49479167
26	3	0.01829268	0.375	0.3265625	0.2078125
27	0	0	0	0.2375	0.11875
28	0	0	0	0.2375	0.11875
29	1	0.00609756	1	0.475	0.475
30	0	0	1	0.475	0.475
31	1	0.00609756	1	0.475	0.35625
32	0	0	0	0.2375	0.11875
33	0	0	0	0.2375	0.11875
34	0	0	0	0.2375	0.11875
35	1	0.00609756	1	0.475	0.475
36	0	0	1	0.475	0.475
37	1	0.00609756	1	0.475	0.35625
38	0	0	0	0.2375	0.11875
39	0	0	0	0.2375	0.11875
40	1	0.00609756	2	0.7125	0.83125
41	1	0.00609756	1	0.475	0.415625
42	1	0.00609756	0.5	0.35625	0.178125

Tabla de vida Diciembre, 1999

clase de edad	n_x	l_x	p_x	m_x	f_x
0	30	1	0.50308642	0	0
1	1	0.00617284	0.07361963	0	0
2	11	0.06790123	2.25	0	0
3	16	0.09876543	1.07407407	0	0.01205841
4	13	0.08024691	0.96551724	0.02245359	0.03929378
5	15	0.09259259	1.5	0.05813875	0.06187624
6	27	0.16666667	0.88095238	0.04374249	0.10711474
7	10	0.0617284	0.56756757	0.19352577	0.25487099
8	11	0.06790123	0.85714286	0.55714286	0.51428571
9	7	0.04320988	0.83333333	0.55	0.51666667
10	8	0.04938272	0.93333333	0.58	0.53
11	6	0.03703704	0.71428571	0.51428571	0.41785714
12	4	0.02469136	0.5	0.45	0.405
13	1	0.00617284	1.4	0.72	0.9
14	6	0.03703704	1.57142857	0.77142857	0.79285714
15	5	0.0308642	0.72727273	0.51818182	0.43636364
16	3	0.01851852	0.625	0.4875	0.39375
17	2	0.01234568	0.6	0.48	0.42
18	1	0.00617284	1	0.6	0.75
19	2	0.01234568	2	0.9	0.95
20	4	0.02469136	0.66666667	0.5	0.45
21	0	0	1	0.6	0.75
22	4	0.02469136	2	0.9	0.9375
23	4	0.02469136	0.625	0.4875	0.39375
24	1	0.00617284	0.6	0.48	0.42
25	2	0.01234568	1	0.6	0.55
26	1	0.00617284	0.66666667	0.5	0.4
27	1	0.00617284	0.5	0.45	0.525
28	0	0	3	1.2	1.8
29	3	0.01851852	1.66666667	0.8	0.8
30	2	0.01234568	0.6	0.48	0.36
31	1	0.00617284	0.33333333	0.4	0.3
32	0	0	1	0.6	0.6
33	1	0.00617284	1	0.6	0.45
34	0	0	0	0.3	0.15
35	0	0	0	0.3	0.15
36	1	0.00617284	1	0.6	0.3

Tabla de Agosto, 2000

clase de edad	n_x	l_x	p_x	m_x	f_x
0	16	1	0.50869565	0	0
1	2	0.0173913	0.05128205	0	0
2	4	0.03478261	2.5	0	0
3	11	0.09565217	1.13333333	0	0.0227255
4	6	0.05217391	1.23529412	0.04010382	0.07161397
5	15	0.13043478	1.57142857	0.08348143	0.08811929
6	18	0.15652174	0.81818182	0.05902727	0.08333432
7	9	0.07826087	0.66666667	0.13156167	0.14836139
8	9	0.07826087	0.66666667	0.24774167	0.20232236
9	3	0.02608696	0.58333333	0.23535458	0.19819333
10	4	0.03478261	0.85714286	0.276055	0.233585
11	2	0.0173913	0.5	0.2229675	0.18580625
12	1	0.00869565	1	0.29729	0.3716125
13	2	0.0173913	2	0.445935	0.5202575
14	4	0.03478261	1	0.29729	0.26012875
15	2	0.0173913	0.5	0.2229675	0.17341917
16	1	0.00869565	0.66666667	0.24774167	0.24774167
17	1	0.00869565	1.5	0.3716125	0.40877375
18	2	0.0173913	1	0.29729	0.27251583
19	1	0.00869565	0.66666667	0.24774167	0.24774167
20	1	0.00869565	1.5	0.3716125	0.445935
21	2	0.0173913	1.33333333	0.34683833	0.42116083
22	2	0.0173913	1.5	0.3716125	0.445935
23	4	0.03478261	1.33333333	0.34683833	0.35922542
24	4	0.03478261	0.875	0.27870938	0.27870938
25	3	0.02608696	1.14285714	0.318525	0.29729
26	5	0.04347826	0.625	0.24154813	0.19509656
27	0	0	0.6	0.237832	0.208103
28	3	0.02608696	1	0.29729	0.2229675
29	0	0	0	0.148645	0.0743225
30	0	0	0	0.148645	0.0743225
31	2	0.0173913	1.5	0.3716125	0.33445125
32	1	0.00869565	0.33333333	0.19819333	0.12387083
33	0	0	0	0.148645	0.0743225
34	0	0	0	0.148645	0.0743225
35	0	0	0	0.148645	0.0743225
36	0	0	0	0.148645	0.0743225
37	1	0.00869565	1	0.29729	0.148645