



Universidad Nacional Autónoma de México

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS
(CIEco)

**DINÁMICA POBLACIONAL DE DOS MORFOS DE *Agave*
potatorum Zucc. EN EL VALLE DE TEHUACÁN-
CUICATLÁN: BASES PARA SU MANEJO SUSTENTABLE**

TESIS
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

PRESENTA
BIÓL. IGNACIO TORRES GARCÍA

DIRECTOR DE TESIS
DR. ALEJANDRO CASAS FERNANDEZ

MORELIA, MICH. MARZO 2009



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

APOYOS RECIBIDOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, el Consejo Nacional para la Ciencia y Tecnología CONACyT y la Dirección General de Estudios de Posgrado DGEP por el apoyo económico otorgado a través de las becas para la realización de mis estudios de posgrado.

A las siguientes instituciones y programas por el financiamiento otorgado para la realización de este proyecto. Programa de Apoyo a proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT), por medio de los proyectos “Bases Ecológicas para el Aprovechamiento y Conservación de Recursos Vegetales en las Zonas Áridas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán” (IN220005) y “Manejo y conservación *in situ* de los recursos vegetales de zonas áridas de México: un enfoque ecológico y etnobotánico” (IN219608). Fondos Sectoriales SEMARNAT-CONACyT por apoyar el proyecto “Recursos Genéticos de México: manejo *in situ* y Bioseguridad” (2002-C1-0544). El Royal Botanic Gardens, Kew, que apoyo el proyecto “Integral Study of the columnar cacto of the Tehuacan-Cuicatlan Biopher Reserve”.

Agradezco a mi tutor el Dr. Alejandro Casas Fernández por su asesoría. A el Dr. Miguel Martínez y el Dr. Alfonso Valiente Banuet, miembros de mi comité tutorial por sus comentarios, observaciones y consejos durante la construcción y desarrollo de esta investigación. Al Dr. Héctor Godínez y el Dr. Diego Pérez Salicrup miembros del jurado por sus valiosas aportaciones en el desarrollo final de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS

A lo largo de este proyecto de investigación recibí el apoyo y ayuda de varias personas. En primer lugar y de manera muy especial quiero agradecer a mi asesor y amigo, el Dr. Alejandro Casas, por toda su guía, enseñanza y sobre todo por su calidad de persona.

A América por todo su apoyo y amor, trabajo de campo, comidas deliciosas y compañía en momentos difíciles y felices.

A los compañeros del laboratorio de Ecología y Evolución de Recursos Vegetales, que arduamente me ayudaron espinándose e insolándose colectando datos en campo, además aportaron luz en momentos de neblina para este trabajo: Selene Rangel, Berenice Farfán, Fernando Aguilar, Susana Guillén, José Juan Blancas, Ana Isabel Moreno, Fabiola Parra, A ellos gracias

A mis padres y hermanos que siempre me han apoyado en mis decisiones y me han impulsado a seguir adelante.

Al Técnico Edgar Pérez Negrón Souza por su asistencia en el trabajo de campo y resolver la logística para el trabajo del laboratorio de Ecología y Evolución de los Recursos Vegetales. A los Ingenieros Heberto Ferreira Medina, Alberto Valencia y su equipo de trabajo por su apoyo para resolver todos los problemas con las imprescindibles computadoras y las telecomunicaciones.

A los Sres. Amado Solís Ramírez, Nicolás Pacheco Velazquez, Miguel Romero Negrellos, Mateo Rodriguez, Noel Negrellos Ortega, autoridades de ejidales y de las agencias municipales de San Luis Atlotitlán y San Francisco Xochiltepec, por permitirnos trabajar en sus comunidades. Al comité del vivero comunitario de San Luis Atlotitlán por su apoyo para la realización de los experimentos en campo y a la dirección de la Reserva de la Biosfera del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

RESUMEN

Agave potatorum, el maguey “papalometl” es una especie de alto valor cultural y económico en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, pero es al mismo tiempo una de las más vulnerables bajo la forma actual de aprovechamiento. Se utiliza principalmente para elaborar mezcal y está sujeta a una constante extracción sin un manejo que busque la permanencia a futuro de sus poblaciones. Esta especie semélpara, su principal forma de reproducción es la sexual y la asexual es un evento raro. Para elaborar mezcal se extraen los individuos adultos completos, justo antes de su reproducción, por lo que el aprovechamiento cancela su propagación. Esta forma de aprovechamiento ha determinado la extinción de poblaciones locales, por lo que el diseño de estrategias de aprovechamiento sustentable es una necesidad imperante. El objetivo de este trabajo es caracterizar y comparar la dinámica poblacional de dos morfos (uno proveniente de un sitio relativamente más xérico que el otro) de esta especie, y por medio de un análisis prospectivo evaluar escenarios de la actividad extractiva y desarrollar propuestas de formas de manejo dirigidas a conservar el recurso. Experimentos anteriores encontraron que la germinación, la sobrevivencia y el crecimiento de plántulas son en general mayores en el sitio mésico, comparado con en el sitio xérico. En este estudio se hipotetizó que si en general las tasas vitales (sobrevivencia, crecimiento y reproducción) de los agaves son favorecidas en el sitio mésico, se esperaría que la tasa de crecimiento poblacional fuera mayor en la población que crece en ese ambiente. Se establecieron dos parcelas de 2500 m² en los distintos hábitats. Se realizó una comparación de las distintas tasas de transición, encontrando que existen diferencias significativas principalmente en la regresión del sitio xérico. Las tasas finitas de crecimiento (λ), no difieren de la unidad pero presentan tendencia a disminuir. El análisis de elasticidad nos mostró que la permanencia es la tasa que mayormente contribuye a λ . Se simularon diferentes tasas de extracción y acciones de recuperación. Se encontró que tasas elevadas de extracción no repercuten marcadamente sobre λ . Se simularon condiciones óptimas para la recuperación de poblaciones, identificando que los estadios A, J1, J2 y J3 correspondientes a aproximadamente 2 años son etapas adecuadas para asegurar la recuperación de las poblaciones paulatinamente, sembradas a una densidad de 150–200 individuos por unidad de área muestreada. Se discuten las bases complementarias necesarias para encaminar el aprovechamiento hacia un modelo agrosilvopastoril sustentable. Por ejemplo es esencial seguir con los esfuerzos de vivero, reforestación y

monitoreo de las poblaciones existentes, incluir esta especie en los modelos agrosilvícolas y establecer su cultivo en terrenos de cultivo abandonado experimentando con técnicas de sombra artificial, así como también contemplar el cultivo de especies leñosas que son utilizadas para esta actividad. El reordenamiento de la actividad ganadera y rotación de las áreas de extracción hacen imperativo la necesidad de llevarse a cabo un ordenamiento territorial que encamine el manejo de este y otros recursos nativos hacia un modelo sustentable de aprovechamiento que tendría que ser abordado desde la perspectiva comunitaria.

ABSTRACT

Agave potatorum, called “papalometl” in the Tehuacan-Cuicatlan Valley is one of the species with highest cultural and economic value in that region, but it is also one of the most vulnerable species because of the present use form. It is mainly used for preparing mescal and it has been under a continual extraction for this purpose for nearly 100 years without management strategies directed to its populations. *A. potatorum* is a semelparous plant species almost exclusively reproducing by sexual means. For mescal preparation complete mature individual agaves are extracted, just before producing the inflorescence, and this action cancels its reproduction. This form of extraction has already determined local extinction of some populations, and because it is imperative to design sustainable management strategies for protecting the existing populations. This research aimed at characterizing and comparing the population dynamics of two morphological types (one growing in environments that determines them less stress, and the other type in more stressful environments) of *A. potatorum*. Also, through using prospective analyses, the consequences of the extractive activity were evaluated in order to develop management strategies directed to conserve this resource populations. Previous studies in the populations analyzed found that seed germination, seedling establishment and plant growth are generally higher in the less stressful environment than in the other. This study hypothesized that if vital rates (survival, progression and fecundity) of this agave species are favored in the less stressful environment, it would be expectable that the population growth rate in population inhabiting those environments was higher.

We established one sampling plot (2500m²) in populations of each habitat (the relatively more mesic environment was a “Candelillar” of *Euphorbia antisiphylitica*, whereas the relatively more xeric environment was a “Matorral rosetófilo” of *Dasyllirion serratifolium*). Measurements of the plants were taken in order to characterize the stage structure of the populations. The measurements were taken again after one year. With this information the transition rates were calculated, the growth rates estimated, elasticity analyses were performed, and extraction and reforestation scenarios were simulated. Significant differences were found in the retrogression rate, it being higher in the more stressful environment. Population growth rates (λ) do not differ from the equilibrium but they present a tendency to decline. Elasticity analysis showed that the

survival is the rate mostly contributing to λ . It was found that high extraction rates do not have a high impact on λ , because of the low contribution of fecundity. We simulated optimal population recovery conditions, identifying that stages A, J1, J2 and J3, corresponding to individuals up 2 years old, are the most adequate stages to guarantee the population recovery, to be planted in 150-200 density per unit area. Recommendations to direct this extraction activity toward to sustainable forms are discussed. We consider essential to continue with efforts started by local people to produce plants of this species in the plant nursery of the village. Also, it is important to continue with the reforestation and monitoring of actions as well of the existing populations. We also consider pertinent to introduce this plant species to the agrosforestry systems of the area, and to accomplish this purpose it is necessary to develop technologies to establish the *A. potatorum* plants under artificial shade in cultivation plots and fallow agriculture areas. All these action require spatial tools for the ordination and planning of agricultural, forestry and live stock activities through participatory approaches.

ÍNDICE

I. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Aprovechamiento y manejo sustentable de los recursos	1
1.2 Importancia del género Agave en México y en el Valle de Tehuacán	3
1.3 Factores que influyen en el manejo de agaves	7
1.4 Tipo de crecimiento en el género Agave	10
1.5 Fases regenerativas	14
1.6 Demografía: Manejo y conservación	16
1.7 Descripción de la especie	19
1.8 Pregunta general	25
Hipótesis general	25
1.9 Objetivos	26
II. MÉTODOS	27
2.1 Área de estudio	27
Agave potatorum en la subsistencia campesina local	27
2.2 Ubicación y caracterización de las poblaciones de A. potatorum	28
2.3 Caracterización de la estructura de las poblaciones de Agave potatorum	33
2.4 Dinámica poblacional	35
Análisis matriciales	37
Simulaciones de manejo	39
III. RESULTADOS	40
Morfología de los fenotipos de las poblaciones estudiadas	40
Estructura de las poblaciones “Machiche” y “Xochiltepec”	40
Patrones demográficos	42
Comparación de probabilidades de transición entre las dos poblaciones	45
Dinámica poblacional	47
Elasticidad de patrones demográficos	49
Análisis de simulación	51
IV. DISCUSIÓN	54
CONCLUSIONES	67
BIBLIOGRAFÍA	69

I. INTRODUCCIÓN

A lo largo de su historia la humanidad ha aprovechado las plantas y animales de su entorno natural, pero las prácticas de aprovechamiento no siempre han sido las más adecuadas, de manera que los seres humanos han determinado la extinción o el riesgo a desaparecer de numerosas poblaciones de especies aprovechadas (Zapata, 1998; González de Molina, 2004). La extinción de las especies y el riesgo de desaparición están directamente relacionadas con los grados de intensidad de la extracción de las especies aprovechadas y/o de la perturbación de los hábitats en donde se encuentran. Y estos procesos han variado entre especies y entre ecosistemas a lo largo de la historia de la humanidad (véase Diamond, 2002). Hoy en día se reconoce que el aprovechamiento de los recursos forestales y sus consecuencias sobre los ecosistemas en los que se encuentran son causas principales de la pérdida de diversidad biológica y de degradación ambiental que se vive a nivel planetario (Millennium Ecosystem Assessment, 2005).

Actualmente se reconoce que en los últimos 50 años la Tierra ha sufrido alteraciones más drásticas y de manera más acelerada que en cualquier otro periodo de la historia de la humanidad (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Durante la segunda mitad del siglo pasado se hicieron particularmente críticos los signos de los procesos de deterioro ambiental que han determinado las actividades humanas; entre ellos la pérdida de biodiversidad, el desabasto de recursos naturales, así como la pérdida de servicios ambientales que regulan los patrones climáticos e hidrológicos del entorno (Manson, 2004; Muñoz-Piña *et al.*, 2005; Boege y Toledo, 2007; Maass *et al.*, 2007). Pero la crisis ambiental no sólo se expresa en los sistemas naturales sino también en el deterioro de la economía, la salud y en general en los diferentes indicadores de bienestar y desarrollo de las sociedades (Earley, 1997; González de Molina, 2004; Boege y Toledo, 2007), siendo los altos y crecientes índices de pobreza que se padecen a nivel global (Belcher *et al.*, 2003; Boege y Toledo, 2007) los signos más dramáticos de tales procesos.

Entre las principales causas de este deterioro se cuentan los modelos de producción industrial, los patrones de consumo y las ideas del “desarrollo” que dominaron durante el siglo XX y que continúan dominando en la actualidad (Ruesga y Durán, 2000; González de Molina, 2004).

Es por ello que resulta primordial impulsar estrategias de manejo sustentable que permitan el aprovechamiento de los recursos, así como su conservación, restauración y el ordenamiento de las actividades para asegurar su mantenimiento futuro (Castillo y Toledo, 2000; Maass *et al.*, 2007). El concepto de sustentabilidad ha sido discutido ampliamente y hoy en día existe una vasta literatura al respecto (véanse revisiones acerca de este tópico en Masera *et al.*, 2000; Lélé; 2000; Gallopín, 2001; Kates *et al.*, 2001; Holling, 2003). Bajo la premisa de “satisfacer las necesidades actuales sin comprometer la capacidad de las generaciones futuras para satisfacer sus propias necesidades” (The World Comisión on Environment and Development, 1987), la idea del desarrollo sustentable ha surgido como una propuesta que aspira a guiar políticas regionales, nacionales e internacionales para el aprovechamiento de los recursos naturales y el logro del bienestar humano, entre otras metas (The World Comisión on Environment and Development, 1987). Aunque el concepto de “desarrollo” ligado a esta propuesta ha sido motivo de una amplia controversia, en relación con el manejo de los recursos, existe un mayor consenso acerca de que una de las metas centrales de la sustentabilidad es encontrar un equilibrio entre los principales factores que intervienen en el aprovechamiento de los recursos que permita mantenerlos a largo plazo. Estos factores incluyen los componentes biológicos, sociales, económicos e institucionales en los procesos de apropiación de los recursos. El logro de tal equilibrio tiene como fin el mantenimiento de la integridad de los ecosistemas y de los aspectos culturales y socioeconómicos de los sistemas sociales (Berkes *et al.*, 2003; Constantino, 2007; Maass *et al.*, 2007).

El diseño de estrategias de manejo sustentable encuentra un importante punto de apoyo en las investigaciones ecológicas. Desde los enfoques ecológicos se busca entender los procesos que influyen en la distribución y abundancia de los organismos bajo aprovechamiento (recursos). Tales procesos pueden analizarse diferentes escalas de organización, incluyendo el nivel del individuo, en el que son relevantes las respuestas fisiológicas a determinadas intervenciones humanas y a cambios en el ambiente (Oyama, 1990; Endress *et al.*, 2003; Ticktin, 2004). También buscan entender procesos a nivel de población, estudiando conjuntos de individuos de una misma especie, analizando aspectos que involucran el desempeño de los individuos en su ambiente y los efectos de su aprovechamiento (Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992; Ticktin, *et al.*, 2001, 2004; Ticktin, 2004; Freckleton *et al.*, 2003). Otro nivel de análisis es el de comunidades, enfoque

que estudia procesos que involucran a poblaciones de organismos de distintas especies que coexisten e interactúan y en los cuales es relevante analizar la composición y diversidad de los componentes y las interacciones que se desenvuelven entre ellas (Martínez-Ramos *et al.*, 1988; Ticktin, 2004; Segarra *et al.*, 2005). Otro enfoque es el análisis de procesos a nivel de los ecosistemas, los cuales incluyen los ensambles de especies y el medio físico en el que se encuentran. Bajo este enfoque se analizan los flujos de materia y energía que circulan en el sistema y la meta es asegurar su integridad hacia el futuro (Martínez-Yrizar *et al.*, 1996; Maass *et al.*, 2002; Ticktin, 2004).

En la actualidad el diseño de estas estrategias debe considerar aspectos de variación de escalas espacio-temporales (Kay *et al.*, 1999), pues éstas pueden determinar procesos o propiedades que no son apreciables a una escala pero sí en otra. También debe considerar la existencia de fenómenos impredecibles que ocurren a una escala y repercuten en otra; como por ejemplo cambios climáticos que pueden no sólo causar impactos a escala local o regional, sino que pueden tener implicaciones más allá de su lugar de origen (González de Molina, 2004). Estos enfoques trans-escalares buscan entender los factores que a distintos niveles limitan la capacidad de los socioecosistemas para mantener su equilibrio, para así poder identificar acciones a distintas escalas de organización y espacio-temporales que aseguren su integridad.

Este estudio se dirigió a analizar, desde una perspectiva ecológica y a escala poblacional, un recurso particular aprovechado por comunidades rurales del Valle de Tehuacán, el maguey papalometl (*Agave potatorum*), y aspira a generar información útil para analizar procesos a diferentes escalas, así como para el diseño de estrategias que encaminen a un mejor aprovechamiento de este recurso.

1.2 Importancia del género *Agave* en México y en el Valle de Tehuacán

Endémica del Nuevo Mundo, la familia Agavaceae se distribuye desde el sur de Canadá hasta Bolivia, incluyendo islas del Mar Caribe (García-Mendoza, 2004). Esta familia comprende a los géneros: *Beschorneria*, *Furcraea*, *Hesperaloë*, *Manfreda*, *Polianthes*, *Prochnyanthes*, *Hesperoyucca*, *Yucca* y *Agave* (Verhoek, 1998), los cuales incluyen alrededor de 330 especies (García-Mendoza, 2004). El área de mayor riqueza y diversidad de la familia se encuentra en el territorio de México, donde se han registrado alrededor de 251 especies (76% del total), de las cuales 177 son endémicas (García-

Mendoza, 2004). El género con mayor diversidad es *Agave*, con cerca de 200 especies todas ellas americanas, y de las cuales 150 (75%) se distribuyen en México (García-Mendoza, 2002, 2004). Cerca del 70% de las especies de *Agave* son endémicas al territorio nacional (Rzedowski *et al.*, 2001; García-Mendoza, 2002, 2004), y dentro de este territorio el Estado de Oaxaca posee la mayor diversidad de agaves en México, con un total de 37 especies y con un endemismo del 19% (García-Mendoza, 2004), 20 especies de las cuales se encuentran en la región del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

En el Valle de Tehuacán los seres humanos han tenido una relación estrecha con numerosas especies de plantas durante miles de años (Mac Neish 1967, 1992; Casas *et al.* 2001, 2008), y el género *Agave* ha sido un grupo de particular importancia. Estudios arqueológicos sugieren que el uso de especies de *Agave* en la región central de México se remonta a entre 10,000 y 9,000 años A. P. en el Valle de Tehuacán, de acuerdo con Callen (1965), y a aproximadamente 12,800 A. P. en Guilá Naquitz, Oaxaca de acuerdo con Flannery (1986). Estos estudios reportan el uso de agaves como alimento humano, siendo una fuente importante de carbohidratos en la dieta de los recolectores. También existe evidencia del uso de sus resistentes fibras, con las cuales tenían que lidiar al mascar su masa comestible, mismas que utilizaron para confeccionar diversos tejidos. Los restos arqueológicos encontrados tanto en Tehuacán como en Guilá Naquitz indican que plantas del género *Agave* fueron utilizadas de manera constante en los distintos estratos cronológicos que se estudiaron, de manera que para los hombres recolectores los agaves fueron recursos de gran importancia por varios miles de años.

Existen datos etnohistóricos y etnobotánicos entre diversas culturas de Mesoamérica y Aridoamérica, que indican que desde épocas prehispánicas y hasta el presente, un considerable número de especies de *Agave* (por lo menos 80) fueron y son aprovechadas para la obtención de fibras utilizadas en cordelería, artículos textiles y redes (Colunga *et al.* 2007), así como materiales para construcción, herramientas, cercas vivas, medicina tradicional, y para la preparación de bebidas sagradas como el “pulque” (Serra-Puche *et al.*, 2006; Gentry, 1982). Destaca también el uso que como alimento tuvieron y tienen los botones florales, los cuales en algunos lugares son denominados “cacayas”, así como el “mezcal” (del náhuatl “mezcalli”), dulce alimento preparado horneando el tallo o “piña” (Delgado-Lemus 2008). De la preparación de “mezcalli” existe evidencia arqueológica de numerosos hornos prehispánicos en diversas regiones del país (Serra-Puche *et al.*, 2006;

Flannery, 1986; MacNeish, 1967). Además formaron parte importante de la cosmovisión de las culturas mesoamericanas, habiendo sido representados como deidades por algunos pueblos. Este es el caso de “Teometl” (del náhuatl “teotl” que significa dios y “metl” maguey), divinizado en la Diosa Mayahuel por los pueblos del centro de México, debido a la importancia que tuvo para su vida cotidiana. Estudios de la iconografía precolombina por Aguirre *et al.* (2001) permitieron identificar a *Agave salmiana* en las representaciones de la diosa Mayahuel.

En la actualidad uno de los principales usos de los agaves en México es la elaboración de bebidas alcohólicas como los mezcales. Se han logrado documentar 47 especies de agaves usadas para preparar estas bebidas en el territorio mexicano, todas las cuales poseen un alto valor cultural y económico (Colunga-GarcíaMarín y Zizumbo-Villarreal, 2007; Zizumbo-Villareal y Colunga-GarcíaMarín, 2007; Delgado-Lemus, 2008). Los mezcales resultan de la tecnología precolombina de horneado y de la destilación filipina y árabe introducidas al territorio mexicano después de la conquista española (Colunga-GarcíaMarín y Zizumbo-Villarreal, 2007; Zizumbo-Villareal y Colunga-GarcíaMarín, 2007).

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán es un lugar de particular relevancia para el estudio de la cultura del aprovechamiento de agaves. En esa región al menos 13 especies han sido utilizadas a lo largo de la historia para la elaboración de fibras, utensilios, combustible, material de construcción, como medicamento natural, con fines alimenticios y como base para obtener bebidas de gran importancia cultural y en algunos casos religiosa (Casas *et al.* 2001; Rangel-Landa y Lemus, 2002; Perez-Negrón, 2002; Echeverría, 2003; Torres, 2004, Solís, 2006). Se produce mezcal en distintas comunidades con *A. marmorata*, *A. karwinski*, *A. macroacantha*, *A. salmiana*, *A. angustifolia*, *A. titanota* y *A. potatorum*, siendo esta última, la especie de mayor importancia económica y preferencia por su alta calidad organoléptica a nivel regional. En numerosas comunidades campesinas del Valle, *A. potatorum* es conocido como “papalomé” ó “papalometl” (del náhuatl “papalotl” mariposa y “metl” maguey; Torres, 2004), “zu nllishe” (en ixcateco; Rangel-Landa y Lemus, 2003) o “maguey mano de león” (Pérez-Negrón y Casas, 2007).

La producción del mezcal de *Agave potatorum* es de alto valor cultural, determinando ingresos monetarios significativos para la economía de familias campesinas

del Valle de Tehuacán (Rangel-Landa y Lemus 2002; Torres 2004; Delgado-Lemus 2008). Esta actividad tiene alrededor de un siglo de antigüedad en algunas comunidades de la región (Delgado-Lemus, 2008), y desde entonces esta planta ha estado sujeta a una extracción continua. Pero las poblaciones silvestres se han visto amenazadas, sobre todo en las últimas décadas, ya que no existen formas de manejo que busquen su mantenimiento futuro. La extracción de tallos de esta especie se realiza justo antes de que los individuos adultos produzcan flores, lo que cancela la posibilidad de que las plantas se reproduzcan sexualmente, forma de reproducción que en esta especie es prácticamente la única. Además se acostumbra “capar” (cortar el “cogollo” ó meristemo apical para evitar el crecimiento de la inflorescencia) a los individuos que están por iniciar la etapa reproductiva con el fin de asegurar la obtención de la “piña”, la cual será cosechada posteriormente para elaborar mezcal (Delgado-Lemus, 2008). Algunas veces, ya sea por equivocación o deliberadamente, los individuos son cortados aunque no se encuentren aún en etapa reproductiva. Estos cortes dañan al individuo, afectando su desarrollo y retrasando o cancelando el evento reproductivo.

Tales prácticas hacen que el recurso sea particularmente susceptible a desaparecer si se continúa extrayendo al ritmo con que se lleva a cabo actualmente. Delgado-Lemus (2008) estimó, por ejemplo, que en la comunidad de San Luis Atolotitlán se emplean en promedio cerca de 12,000 magueyes al año, de los cuales se extraen poco más de 4,000 en promedio en terrenos del ejido, comprando los restantes a ejidos vecinos. También estudió la distribución potencial de esta especie dentro del ejido, estimando que existen en promedio cerca de 7,000 individuos extraíbles para la actividad mezcalera, lo que significa que se extraen alrededor del 60% de los individuos que florecen en ese territorio. Aunado a esto, los botones florales son comestibles y por lo tanto recolectados por la gente, y además el ganado frecuentemente consume la inflorescencia cuando está tierna (Delgado-Lemus 2008). Actualmente existe preocupación de los productores por asegurar la disponibilidad de este recurso, por lo que han expresado su interés por desarrollar técnicas de aprovechamiento sustentable, así como de propagación y reforestación para recuperar las poblaciones perdidas de papalometl. Aunque la pérdida de recursos se encuentra asociada al cambio de uso de suelo de las áreas forestales que ha ocurrido en la región durante siglos, se puede suponer que esta problemática se ha debido principalmente a la actividad mezcalera. Esta es una actividad de aprovechamiento relativamente nueva, si se compara

con el aprovechamiento de otros recursos llevado a cabo desde épocas prehispánicas que aún prevalecen, y además es intensa, como se ha descrito. Es posible que la combinación de estos dos factores haya limitado la posibilidad de desarrollar tecnología para prevenir la pérdida del recurso, como se analiza a continuación.

1.3 Factores que influyen en el manejo de agaves

A través del tiempo en diversas regiones del territorio mexicano las plantas del género *Agave* han sido aprovechadas bajo distintas técnicas y estrategias. Algunas especies son recolectadas a partir de sus poblaciones silvestres, como es el caso de *Agave lechuguilla*, *A. kerchovei* y *A. potatorum*, entre otras (Gentry 1982; Torres 2004). Otras especies son semicultivadas; es decir, los individuos silvestres son transplantados a terrenos cercanos o aledaños a las viviendas campesinas o a las orillas de los terrenos de cultivo donde se les puede dar algún tipo de cuidado o fomento. Tales son por ejemplo los casos de *A. salmiana*, *A. mapisaga*, *A. americana*, *A. cupreata* y *A. angustifolia*, entre otras especies (Gentry, 1982; Casas *et al.* 1994, 2001; Vargas-Ponce *et al.* 2007). Las variedades de algunas especies sólo existen bajo cultivo. Éstas han sido manipuladas y seleccionadas por el hombre, favoreciendo ciertas características de mayor calidad para su aprovechamiento; es decir, han sido domesticadas. Entre tales cultivares se distinguen algunos por la amplia extensión de su cultivo, como los de las especies mezcaleras *A. tequilana*, *A. angustifolia* y *A. fourcroydes* (Colunga *et al.* 1997, 1998; Vargas-Ponce, 2007) y los de algunas especies pulqueras como *A. atrovirens* y *A. salmiana* (Aguirre, 2001). De de estas especies sólo algunas variedades seleccionadas son cultivadas en grandes extensiones de terreno mediante propagación vegetativa, y las poblaciones resultantes son particularmente pobres en diversidad genética. Otras son cultivadas a pequeña y mediana escalas por agricultores tradicionales, y en las poblaciones resultantes se puede encontrar una alta diversidad genética y morfológica de cultivares de la misma especie (Vargas-Ponce, 2007).

Un factor que influye en los patrones de aprovechamiento y manejo de este grupo de plantas es la forma de reproducción que presentan las distintas especies. Existen dos formas principales de reproducción: sexual y asexual. La primera involucra el intercambio de material genético para la producción de semillas, mientras que la segunda consiste en la formación de clones de la planta madre, los cuales pueden generarse en diferentes partes de

la roseta: (1) bulbilos aéreos formados en el escapo floral, como en el caso de *A. sisalana* (Nobel, 1998), (2) vástagos laterales formados en las axilas de las hojas, como en *A. stricta* (observación personal), (3) vástagos formados en la base de la roseta, como en *A. lechugilla* (Gentry, 1982), y (4) vástagos rizomatosos que emergen del suelo a cierta distancia de la planta madre, como en *A. deserti* (Nobel, 1977a). Estas formas de reproducción asexual no están presentes en todas las especies. Algunas presentan sólo una forma o la combinación de éstas, mientras que en condiciones normales presenta reproducción sexual; otras sólo presentan reproducción sexual y la propagación asexual ocurre únicamente cuando el meristemo principal es afectado; es decir, bajo condiciones de estrés. Otras se reproducen sólo sexualmente. La capacidad de propagación de cada especie influye en la disponibilidad espacial (distribución y abundancia) y la capacidad de regeneración de las poblaciones que están bajo aprovechamiento (Illsley *et al.*, 2005).

Otro aspecto que influye de manera crucial en la forma de manejo es la parte de la planta que se aprovecha, pues ello influye en la magnitud del impacto sobre la permanencia ó la desaparición del recurso (Casas *et al.*, 2008). En el aprovechamiento de las especies de *Agave* existe toda una gama de productos obtenidos de distintas partes de la planta. Un tipo de aprovechamiento incluye la extracción del escapo floral para la obtención de material para construcción de viviendas tradicionales, así como para manufacturar nidos para periquitos. Este tipo de aprovechamiento se realiza una vez que el escapo o “quiote” ha fructificado y liberado la semilla, sin ocasionar ningún impacto en la regeneración de la especie. Un ejemplo de este tipo de aprovechamiento es el que ocurre en el caso de *A. salmiana* var. *ferox* (Torres, 2004). Algunos quiotes son comestibles cuando se encuentran tiernos, antes o durante la producción de flores como en *A. cupreata* y *A. potatorum* (Illsley, *et al.*, 2005; Delgado-Lemus, 2008), y en estos casos la extracción del escapo sí impide la reproducción sexual pues cancela la producción, maduración o dispersión de semillas. Otro ejemplo es el de *A. marmorata*, cuya inflorescencia se aprovecha completa cuando está en plena floración como adorno de las festividades de semana santa en algunas comunidades del Valle Tehuacán, uso que impide la reproducción sexual de los individuos utilizados. No obstante, esta especie posee propagación vegetativa y el impacto del aprovechamiento de la inflorescencia es menos drástico que en otras especies que carecen de esta forma de propagación. Otro tipo de aprovechamiento incluye el corte de las hojas maduras para la extracción de fibras, como en el caso de *A. fourcroydes* y *A. sisalana*

(Nobel, 1988; Colunga *et al.*, 1997, 1998). Esta actividad no daña al individuo tan drásticamente como en los casos anteriores. Generalmente se extraen sólo algunas hojas y las restantes pueden crecer y ser aprovechadas posteriormente, pero cuando la extracción de hojas rebasa un cierto umbral puede afectar la sobrevivencia de los individuos, retrasar su crecimiento o disminuir la producción de flores. En contraste, en otras especies productoras de pulque el aprovechamiento involucra el corte del meristemo principal o “cogollo” para la extracción del “aguamiel”, que es exudado de las reservas acumuladas a través del desarrollo del individuo. Para la obtención de aguamiel se remueve el meristemo principal y se excava un orificio a manera de olla donde se acumula la savia rica en azúcares (el aguamiel), la cual se “ordeña” diariamente, por periodos que van de uno a varios meses hasta que la planta muere. Esta actividad anula el evento reproductivo sexual ya que se aprovecha justo antes de que se desarrolle la inflorescencia y, dependiendo de la naturaleza de la especie, esta actividad puede impedir que el individuo aprovechado deje descendencia, a menos que ésta presente reproducción asexual. Entre las principales especies usadas para la producción de pulque destacan *A. salmiana*, *A. mapisaga*, *A. atrovirens*, *A. hookeri* y *A. americana* (Gentry, 1982), en Tehuacán es este también el caso de *A. marmorata* (Casas *et al.* 2001).

Otra forma de extracción que determina un alto impacto en la adecuación de los individuos aprovechados es la que involucra el corte del tallo, es decir toda la planta, antes que ésta presente su evento reproductivo. Estos son los casos de las especies aprovechadas para la elaboración de mezcal y otras bebidas alcohólicas. El nivel de impacto de esta actividad está determinado por la capacidad de propagación vegetativa que presente la especie, pues en casos como *A. cupreata* y *A. potatorum* (Gentry, 1982; Illsley *et al.*, 2005) sólo se presenta reproducción sexual. *A. potatorum* puede presentar reproducción asexual en las primeras etapas de su desarrollo en respuesta a algún daño irreparable al meristemo principal, o si el escape es dañado antes de la floración, pero no la presentan si estos eventos no ocurren (observación personal), de manera que la reproducción sexual es prácticamente la única forma de propagación de la especie.

Los aspectos referidos sobre la biología reproductiva, el ciclo de vida, el estatus ecológico y de manejo de cada especie son determinantes en la disponibilidad y permanencia de los recursos vegetales silvestres que son aprovechados. Es decir,

dependiendo de la combinación de factores como los mencionados, puede variar el nivel de vulnerabilidad de cada especie. Por ejemplo, en el Cuadro 1 se presentan las especies útiles de *Agave* del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y su nivel de vulnerabilidad, entre ellos el de la especie analizada en el presente estudio, la cual al ponderar los diferentes atributos discutidos resulta ser la especie más vulnerable (véase también la Figura 1).

1.4 Tipo de crecimiento en el género *Agave*

Las especies del género *Agave* se pueden considerar como plantas perennes si se toma en cuenta el número de años que requieren para crecer y florecer, tiempo que puede variar de 5 a 20 años dependiendo de la especie (Gentry, 1982). Su floración asemeja a la de muchas plantas anuales que sólo lo hacen al término de su existencia; es decir son plantas semélparas (monocárpicas) que tienen solamente un evento reproductivo (Begon *et al.*, 1999). Para llegar a la fase reproductiva estas plantas acumulan durante su desarrollo sustancias de reserva en las hojas y en el tallo, hasta alcanzar la suficiente energía para florecer y morir (Harper, 1977). Las plántulas de las diversas especies de *Agave* van formando una pequeña roseta en la mayoría de los casos acaulescentes (Gentry, 1982), la cual a través de su desarrollo se va ensanchando, aumentando su diámetro y el número de hojas y el tamaño y grosor de las mismas. Presentan por lo tanto un arreglo de crecimiento espiralado, arrosado. Las nuevas hojas se desarrollan del meristemo apical que está protegido por las mismas hojas que produce (Gentry, 1982), y la forma y tamaño de las hojas cambian a lo largo del ciclo de vida. De acuerdo con Gentry (1982), la ontogenia de las hojas a través del desarrollo de un individuo describe una curva natural de crecimiento. Desde que el individuo es una plántula las hojas van aumentando de tamaño hasta su maduración, cuando súbitamente declinan en tamaño hasta convertirse en brácteas, generalmente no fotosintéticas, que acompañarán al escapo o inflorescencia. Este evento relativamente efímero empieza con un crecimiento del meristemo principal, el cual desarrolla un tallo largo, el escapo, que terminará de desarrollarse, en un lapso de dos a cuatro meses (Gentry 1982) para después florecer. De esta manera el individuo ofrece sus flores a los polinizadores, que para la mayoría de los agaves son principalmente visitantes nocturnos tales como murciélagos y mariposas nocturnas, aunque también podrían estar interviniendo con menor efectividad algunas especies diurnas de aves como orioles,

colibríes y algunos artrópodos diurnos como abejas y abejorros, entre otros (Arizaga *et al.*, 2000; Ornelas *et al.*, 2002; Estrella-Ruíz, 2008).

Cuadro 1. Especies de *Agave* útiles del Valle de Tehuacán **Forma de reproducción:** Vástagos asexuales (Va), bulbilos (Bu), semilla (Se). **Tipo de Aprovechamiento:** Silvestre (Si), semicultivado o manejado (Sm), cultivado (Cu). **Parte aprovechada:** Hojas (Ho), escapo (Es), flores (Fl), planta completa (Pc), planta viva (Pv) **Tipo de uso:** Alimento (1), artesanías (2), bebidas alcohólicas (3), cerca viva (4), combustible (5), construcción (6), control de suelo (7), estimulante (8), fibras (9), forraje(10), industrial (11), jabón (12), medicinal (13), utensilios (14), ornamental (15) (Información con base en Casas *et al.*, 2001; Arias *et al.*, 2001; Pardo 2001; Fonseca *et al.*, 2006; Canales *et al.*, 2006; Paredes *et al.*, 2007).

Especie	Forma de reproducción	Tipo de manejo	Parte aprovechada	Usos	Índice de vulnerabilidad ¹
<i>Agave americana</i>	Va, Bu, Se	Cu	Ho, Pc, Pv	1,3,4,7,9,10	
<i>Agave angustifolia</i>	Va, Bu, Se	Si, Cu	Ho, Pc, Pv, Es	1,3,4,6,7,8,9,10,13	5
<i>Agave applanata</i>	Va, Se	Si, Sm	Ho	9	5
<i>Agave atrovirens</i>	Se	Si, Sm, Cu	Pc, Pv, Ho	1, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 13	6
<i>Agave karwinskii</i>	Va, Bu, Se	Si, Sm	Fl, Pc, Pv, Es, Ho	1, 3, 4, 6, 7, 9, 15	6
<i>Agave kerchovei</i>	Va, Se	Si	Fl, Ho	1,2,9	7
<i>Agave macroacantha</i>	Va, Bu, Se	Si	Fl, Ho,Pv, Es	1,6, 4, 10, 15	6
<i>Agave marmorata</i>	Va, Se	Si	Pc, Es, Ho	1,3, 4, 5, 6,10,11,13, 14, 15	8
<i>Agave peacockii</i>	Va, Se	Si, Sm	Fl, Pv, Ho, Es	1, 4, 5, 7, 9, 10, 14	6
<i>Agave potatorum</i>	Se	Si	Fl, Pc, Pv, Ho,	1, 3, 4, 5, 7, 10, 13, 15	9
<i>Agave salmiana</i>	Va, Se	Si, Sm, Cu	Pc, Es, Ho	1, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 13, 14	6
<i>Agave stricta</i>	Va, Se	Si, Sm	Fl, Pv, Es	1, 4, 6, 7, 9, 10, 13, 15	6
<i>Agave triangularis</i>	Va, Se	Si, Sm	Fl, Pv, Ho	1, 4, 5, 7, 9, 10	6

¹El índice de vulnerabilidad es la suma de los valores otorgados para las tres primeras columnas. En cuanto a la forma de reproducción se otorga 1 si presenta los tres tipos, 2 si presenta dos tipos y 3 si presenta sólo el sexual. En cuanto al tipo de manejo se otorga 1 si la especie es cultivada, 2 si la especie se encuentra silvestre y semicultivada, y 3 si la especie solo se encuentra silvestre. Y en cuanto a la parte aprovechada se otorga 1 si se aprovechan solo las hojas, 2 si se aprovechan flores, hojas, la planta viva, el escapo y 3 si se aprovecha la planta completa.

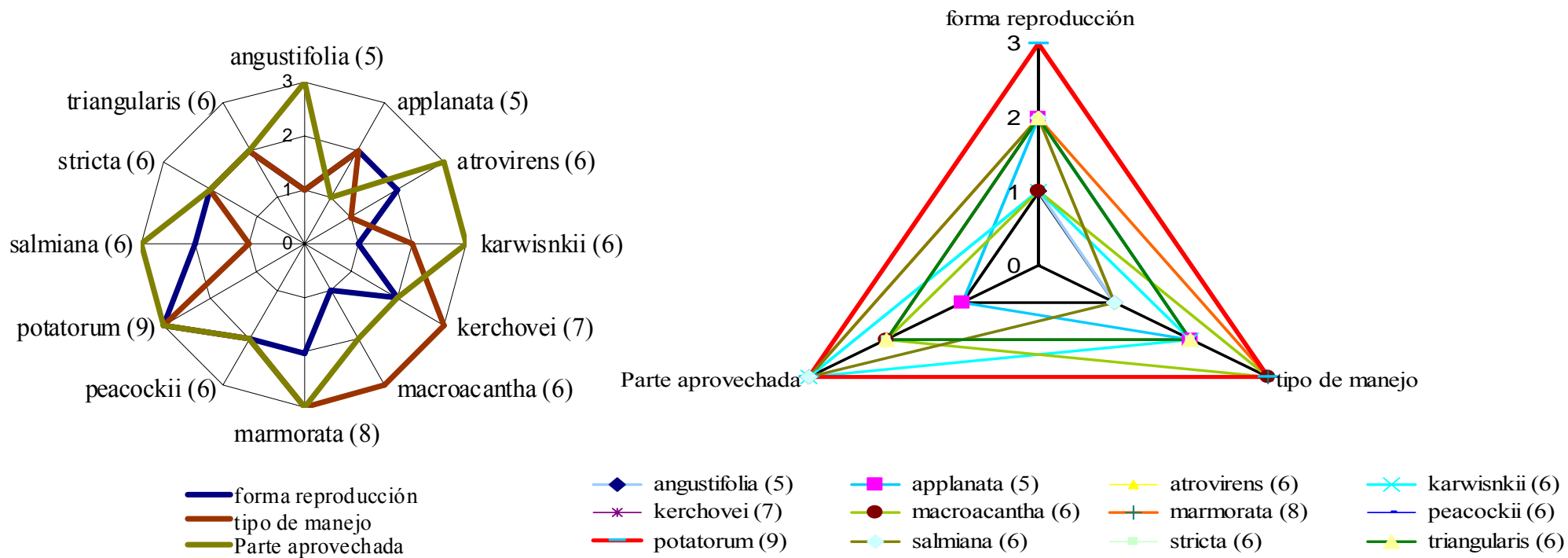


Figura 1. Índice de vulnerabilidad de las especies de *Agave* útiles en el Valle de Tehuacán- Cuicatlán. La escala va del 1 al 3 para cada variable, el valor otorgado a cada especie es la suma de todas las variables, mientras más alto el número más vulnerable la especie. Estas gráficas muestran esta problemática desde distintos enfoques complementarios para acentuar la vulnerabilidad de esta especie.

1.5 Fases regenerativas

Una vez ocurrida la polinización las semillas de los agaves se desarrollan en cápsulas que son dehiscentes al desecarse. Las semillas son muy delgadas, de forma semicircular y son dispersadas principalmente por el viento, aunque en algunas especies pueden intervenir animales (Gentry 1988). Al ser depositadas en el suelo las semillas necesitan de ciertas condiciones específicas para tener éxito en la supervivencia y germinación. Primeramente deben librarse de los depredadores, pues son altamente consumidas por animales como larvas de lepidópteros y coleópteros cuando aún se encuentran dentro del fruto (Arizaga 2000) y por hormigas, coleópteros, ortópteros, himenópteros, algunas aves y roedores cuando se encuentran en el suelo (García, 2004). Se ha reportado que en el suelo se depredan hasta 90% de las semillas de *Agave cupreata* (García, 2004) y hasta 84% de *A. deserti* (Nobel, 1977). También requieren encontrar las condiciones de humedad y temperatura adecuadas para germinar; micrositios que por lo general se localizan bajo el resguardo de plantas nodrizas (Valiente-Banuet *et al.*, 2006; Brooker, 2008).

Una alta proporción de especies de *Agave* se distribuye en ambientes áridos y semiáridos, los cuales se caracterizan por presentar una alta radiación solar y una baja precipitación pluvial, y las especies vegetales presentes en tales áreas poseen adaptaciones a esas condiciones. Algunas especies necesitan durante los primeros estadios de desarrollo (germinación y establecimiento) la existencia y permanencia de ciertas condiciones propicias, que por lo general encuentran debajo del dosel de algunos árboles y arbustos que cumplen la función de nodriza (Valiente-Banuet *et al.*, 2006). El nodricismo es una interacción que determina la dinámica de poblaciones de numerosas especies de zonas áridas y semi-áridas (Valiente-Banuet *et al.*, 2006; Callaway *et al.*, 2002). El dosel y la sombra que proporcionan las plantas nodrizas regula la temperatura del suelo que se encuentra debajo de ellas, además de que favorece la retención de la humedad y provee de materia orgánica con la hojarasca que se va acumulando en forma de mantillo, formando islas de fertilidad y resguardando a las plántulas de las heladas. Dichas condiciones son esenciales tanto para la germinación como para el establecimiento (Valiente-Banuet, 1991). Una vez que la planta se ha establecido gracias al efecto facilitador de la planta nodriza, ésta podría sobrepasar a la nodriza y desplazarla de su espacio (aunque no en todos los casos), pudiendo limitar su desarrollo

a tal punto que la planta nodriza llega a morir (Valiente-Banuet, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 2006).

En algunos estudios se ha reportado que el mayor reclutamiento de plántulas de diversas especies de zonas áridas y semi-áridas ocurre en eventos episódicos. Es decir, existen ciclos de precipitación en los que algunos años las lluvias son más abundantes que en otros (Jordan & Nobel 1979, 1981; Pierson *et al.*, 1998), y durante los años de mayor precipitación se presentan las condiciones ideales para que las semillas germinen y se establezca un mayor número de nuevas plántulas, pues durante tales periodos logran almacenar agua suficiente para sobrevivir la estación más seca (Jordan & Nobel 1979, 1981; Pierson *et al.*, 1998; Godínez-Alvarez *et al.*, 1999, Valiente-Banuet *et al.*, 2002, 2006). Este fenómeno ocurre en especial en las especies de plantas suculentas desérticas que poseen el metabolismo MAC (metabolismo ácido crasuláceo), caracterizado por la apertura de estomas y la absorción de CO₂ por la noche (Jordan *et al.*, 1979). En estos casos, entonces, los episodios de alta precipitación afectan positivamente el mantenimiento de las poblaciones de tales especies, influyendo sustancialmente en el número de individuos que se reclutan en tales poblaciones (Pierson *et al.*, 1998).

En las zonas áridas los procesos de recuperación después de una perturbación son mucho más lentos que en otros tipos de ambientes, siendo una de las limitantes principales la baja precipitación y su interacción con la alta radiación solar que caracteriza a estas zonas (Challenger, 1998). Dadas las condiciones de estos sitios, las especies vegetales perennes de estas zonas por lo general presentan una tasa muy lenta de crecimiento (Challenger, 1998). Aunado a esto, la pérdida de nodrizas debida a perturbación humana, a pastoreo desordenado, a extracción intensiva de algunos recursos, así como a la falta de planes de manejo, pueden determinar procesos que afectan drásticamente la integridad de los ecosistemas de zonas áridas y dificultan su recuperación (Valiente-Banuet *et al.* 2006; Arriaga, 2006). Asimismo, el fenómeno de calentamiento climático global afectará los sitios en donde actualmente se encuentran las temperaturas ideales de germinación y establecimiento en plazos relativamente cortos, lo que podrá afectar drásticamente la supervivencia de numerosas poblaciones de plantas de zonas áridas (Root, 2003; Pounds & Puschendorf, 2004; Thomas *et al.*, 2004; Broker *et al.*, 2008).

1.6 Demografía: Manejo y conservación

Para los propósitos de conservación y restauración de ecosistemas, así como para determinar las condiciones necesarias para el aprovechamiento sustentable de los recursos biológicos, resulta de gran utilidad la realización de estudios ecológicos. En particular, para el diseño de programas de conservación y aprovechamiento sustentable de recursos forestales son relevantes los estudios que permiten caracterizar los patrones demográficos e identificar los estadios de vida más vulnerables para el mantenimiento de las poblaciones. También son relevantes los estudios que buscan establecer bases para llevar a cabo intervenciones de manejo que aseguren la conservación de los recursos.

Los modelos demográficos han demostrado ser de gran utilidad en el diseño de estrategias de conservación. Estos modelos se basan en suposiciones hipotéticas tales como condiciones climáticas óptimas, la presencia de recursos ilimitados, ausencia de enemigos naturales, un ambiente uniforme, uniformidad genética y demográfica y sin barreras para la dispersión, No obstante que sabemos que las condiciones en el espacio y en el tiempo, que la disponibilidad de recursos de encuentra condicionada por la densidad de los individuos, que la distribución y los enemigos naturales pueden causar la muerte de los individuos y estos pueden variar genética y demográficamente. La utilidad de estos modelos radica en la posibilidad de efectuar proyecciones hipotéticas de las consecuencias de modificar las condiciones ambientales del presente (Caswell, 2000).

Los análisis demográficos permiten caracterizar y analizar aspectos relacionados con el ciclo de vida de alguna especie. Estos análisis se basan en la estimación de tasas vitales de las poblaciones, tales como natalidad, mortalidad, crecimiento, supervivencia y reproducción (Caswell, 2000). Parte de esta información permite analizar a su vez la dinámica de las poblaciones; es decir, los cambios de los conjuntos de individuos a través de su ciclo de vida y de cómo éste se ve alterado por factores presentes en las diferentes unidades ambientales en donde crecen y por las prácticas de manejo (Caswell, 2000). Tal información es útil para identificar qué aspectos ecológicos son clave para el mantenimiento de las poblaciones, así como para identificar las prácticas que ocasionan mayores perjuicios a las poblaciones y la forma en que las modifican. Para analizar la dinámica poblacional son particularmente útiles los análisis matriciales, los cuales se basan en sistemas de tabulaciones de las categorías de edad o tamaño de

los individuos de las poblaciones, evaluaciones de las diferentes tasas vitales (supervivencia, crecimiento, reproducción, natalidad, mortalidad, etc.) y proyecciones del comportamiento numérico de la población en el futuro (Caswell, 2000).

En el campo de la biología de la conservación se han utilizado análisis de este tipo, en especial los análisis de perturbación, los cuales permiten modelar escenarios para explorar la respuesta de los parámetros estadísticos de una población (en especial la tasa finita de crecimiento λ) a los cambios en las tasas vitales. Los análisis de perturbación se utilizan desde dos enfoques principales. Uno de ellos es el análisis retrospectivo (LTRE, siglas del término en inglés “life table response experiment”, de acuerdo con Caswell, 2000), que tiene como objetivo analizar la variabilidad de los componentes de λ y sus contribuciones en la variabilidad de las tasas vitales. Este análisis se basa en matrices que representan diferentes tratamientos (por ejemplo, diferentes localidades, diferentes años, o diferentes subpoblaciones), con base en las cuales puede calcularse la variación de λ .

El otro enfoque es el de análisis prospectivo, que se usa en el presente trabajo, y que se basa en el cálculo de la sensibilidad y elasticidad para explorar la dependencia funcional de λ con respecto a las tasas vitales (Caswell, 2000). La sensibilidad mide el impacto de un cambio en un elemento de la matriz en la tasa finita de crecimiento poblacional con respecto a variaciones en cada tasa vital. La elasticidad es una medida de perturbación en los modelos de proyección matricial que cuantifica el cambio proporcional en λ en función de un cambio proporcional en una transición demográfica (crecimiento, supervivencia, fecundidad). La elasticidad es una sensibilidad proporcional y puede interpretarse como la contribución relativa de un parámetro demográfico a la tasa finita de crecimiento (λ) (de Kroon *et al.*, 1986, 2000). Los análisis prospectivos proyectan los cambios que podrían resultar en λ como consecuencia de cambios específicos en las tasas vitales, y se asume que éstos son independientes de los patrones previos de variabilidad en las tasas vitales (Caswell, 2000). Estos análisis constituyen herramientas muy útiles en biología de la conservación y en el diseño de técnicas de manejo sustentable de recursos bióticos ya que permiten explorar los efectos de cambios determinados por prácticas de manejo en uso y modelar escenarios futuros a partir de cambios en las técnicas de manejo. Además es una herramienta muy útil desde el punto de vista teórico, particularmente en relación con la teoría de evolución de historias de vida, pues permite analizar posibles efectos del

cambio en procesos de selección natural sobre la adecuación promedio de una población (Caswell, 2000). Los análisis prospectivos se basan en una sola matriz a partir de la cual puede calcularse λ . Los análisis de sensibilidad y elasticidad se pueden utilizar para identificar estadios de vida y tasas vitales críticas para el crecimiento de una población. Y por ello, pueden ser de gran ayuda para desarrollar sistemas de manejo, contribuyendo a estimar los umbrales y técnicas de cosecha recomendables para lograr un aprovechamiento ecológicamente sustentable (Ticktin *et al.*, 2001). Pero también permiten identificar las condiciones de permanencia a largo plazo de las poblaciones de ese recurso, evitando riesgos de extinción local de las poblaciones aprovechadas (Silvertown *et al.*, 1996; Escalante *et al.*, 2004; Zuidema *et al.*, 2002; Guedje *et al.*, 2003).

1.7 Descripción de la especie

De acuerdo con Gentry (1982) *Agave potatorum* Zucc. (Figura 3) tiene varios sinónimos, entre los que destacan: *Agave scolymus* Kart. Ex Hort Dyck, *Agave saundersii* Hook., *Agave verschaffeltii* Lem y *Agave potatorum* var. *verschaffeltii* (Lem.) Berger

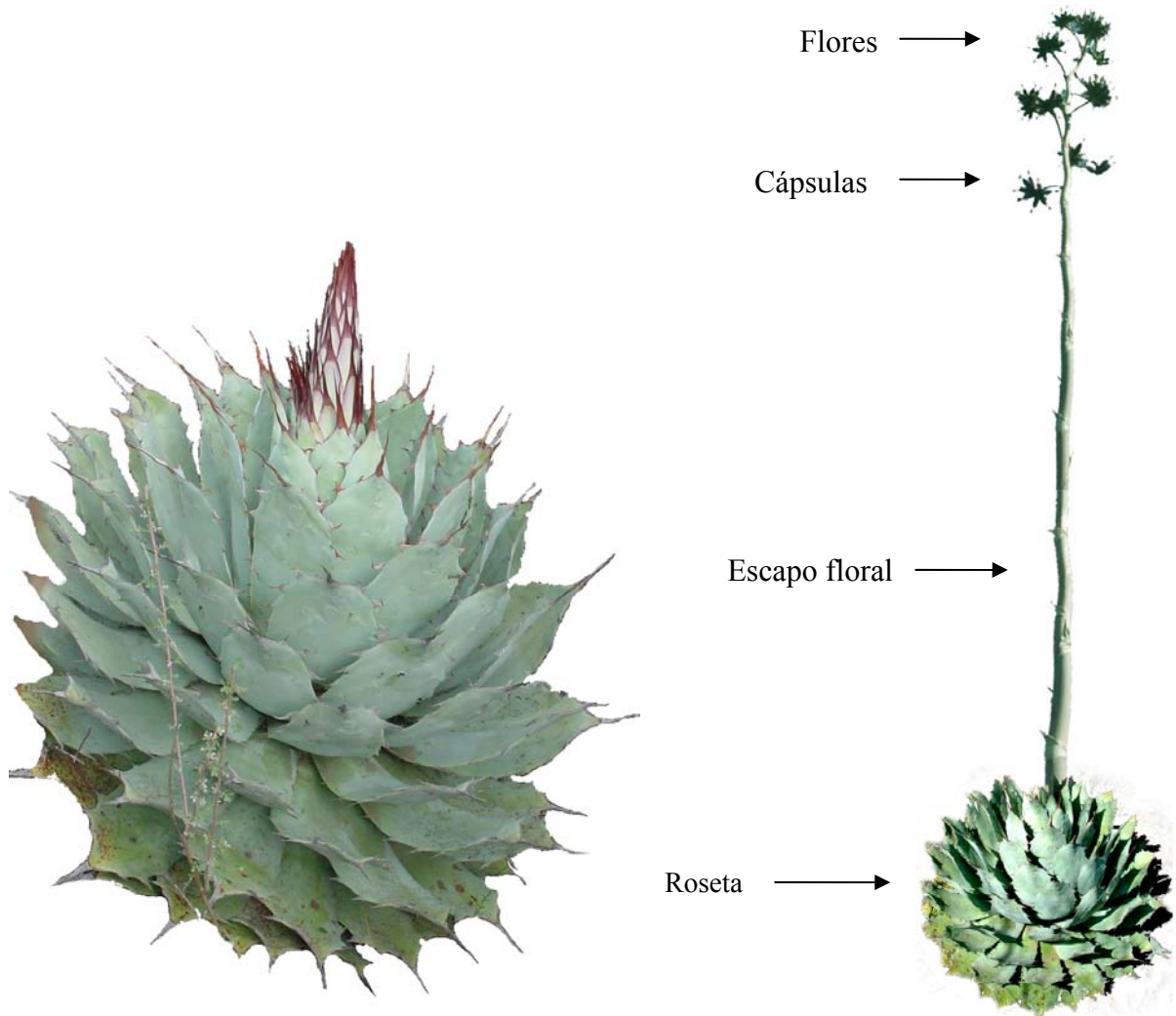


Figura 2. *Agave potatorum* vista en primer plano de la roseta desarrollando el escapo floral (izquierda) y partes vegetativas y reproductivas de un individuo adulto (derecha).

A. potatorum presenta una alta variación morfológica entre individuos de una misma población, así como entre poblaciones. Es una planta generalmente acaulescente, de rosetas pequeñas con 50 a 80 hojas de color glauco a verde, cortamente ovado-lanceoladas, planas con márgenes ondulados a profundamente crenados, con mamilas prominentes, espinas de 3 a 4.5 cm de largas, anchas en la base y de color castaño a café grisáceo (Gentry 1982). La formación del escapo se hace evidente en junio, y al desarrollarse éste puede alcanzar de 3 a 6 m de largo, con brácteas de color rojo a púrpura, la inflorescencia puede ser racemosa o paniculada con flores subsésiles, presentando alrededor de 11 racimos formados por 10 flores (Gentry 1982, Estrella-Ruíz 2008). La floración ocurre entre los meses de agosto a diciembre (Figura 3, Gentry, 1982), y las flores son de color verde claro a amarillo (Gentry, 1982), perfectas y protándricas; es decir, el polen se libera antes de que los estigmas sean receptivos. Son visitadas por animales diurnos tales como colibríes, calandrias, abejas (*Apis mellifera* y *Bombus* sp.) y tábanos, así como organismos nocturnos principalmente mariposas y murciélagos, siendo los murciélagos *Leptonycteris* spp. los principales polinizadores (Estrella-Ruíz, 2008).

Los frutos son cápsulas dehiscentes, ovoides a oblongas de 4-5.5 X 2 cm, y las semillas son lacrimiformes de 6-7 X 5-7 mm, de color negro (Gentry, 1982), las cuales son liberadas de enero a abril y dispersadas por el viento. La vía de reproducción efectiva de esta especie es la sexual. En el presente estudio se observaron algunos casos de propagación vegetativa, pero al parecer se trata de un evento poco común y en respuesta a condiciones extremas de estrés ambiental o por depredación del meristemo principal. Es una especie monocárpica (Gentry, 1982), endémica de hábitats semiáridos de Puebla y Oaxaca, que crece desde los 1240 a los 2300 m de altitud. En el valle de Tehuacán – Cuicatlán Valiente-Banuet *et al.* (2000) la reportaron en cinco tipos de asociaciones vegetales: el cardonal de *Mitrocereus fulviceps*, el izotal de *Yucca periculosa*, el matorral rosulifólio de *Dasylyrion* y *Agave*, el candelillar de *Euphorbia antisiphilitica*, el matorral de *Echinocactus platyacanthus*. Además, el reciente trabajo de Delgado-Lemus (2008) lo registró en otros tipos de vegetación, como la tetechera de *Neobuxbaumia tetezo*, el cardonal de *Pachycereus weberi*, la chichipera de *Polaskia chichipe*, el matorral de *Gochnatia hypoleuca*, el izotal de *Beaucarnea purpusii*, el bosque de *Quercus peduncularis*, el bosque de *Juniperus flaccida*, el mexical y el cardonal de *Cephalocereus columna-trajanii*.

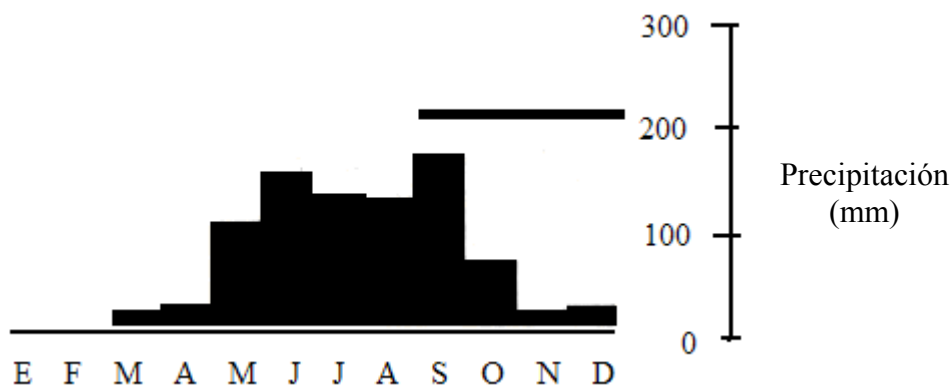


Figura 3. Floración y fructificación (barra vertical superior) de *Agave potatorum* dentro del ciclo anual de precipitación (barras verticales) en Huajuapán de León, Oaxaca. (Tomado de Gentry, 1982).

En un estudio previo (Torres, 2004) se registró que esta especie presenta diferencias fenotípicas notorias en sitios de San Luis Atlotitlán dentro del Valle de Tehuacán. Tales diferencias se refieren al tipo de crecimiento, la forma de las hojas, así como a la talla de los individuos cosechables (los individuos en etapa reproductiva). Dichos fenotipos se encuentran creciendo en distintas unidades ambientales, uno de ellos en el matorral rosetófilo de *Dasyllirion serratifolium* (tipo de vegetación definido con base en la descripción de Valiente-Banuet *et al.*, 2000), en donde los individuos presentan tallas relativamente pequeñas (aproximadamente 40 cm de diámetro en los individuos reproductivos), y en donde la densidad de *A. potatorum* es de 1340 individuos por hectárea. Los individuos que crecen en este tipo de vegetación se caracterizan por tener el tallo desarrollado, las hojas cortas y anchas, y es evidente la presencia de múltiples hojas secas que son sacrificadas por la planta para desarrollar nuevo crecimiento. Es posible que tal forma de crecimiento sea una respuesta a las condiciones estresantes encontradas en este tipo de vegetación, pues los suelos son poco profundos, la cobertura es escasa y la reflectancia (albedo) es elevada debido a la presencia de rocas calizas. En este ambiente el nodricismo ocurre bajo el dosel de especies pequeñas como es el caso de *Aeschynomene compacta*, una leguminosa leñosa que en este ambiente no crece más de 40 cm, así como *Calliandropsis nervosum*, *Gochmatia hypoleuca*, un arbusto también muy abundante, *Salvia thymoides* y *S. candicans*, labiadas arbustivas (Rangel-Landa 2009). Las plantas presentes en esta

asociación crecen formando agrupamientos de distintas especies, a manera de pequeñas islas de vegetación. Tales agrupamientos parecen beneficiar a las especies que los componen pues favorecen la retención de suelo, el cual en esta unidad ambiental es muy pobre y está sujeto a una erosión eólica e hídrica relativamente alta. Asimismo, los agrupamientos parecen favorecer la germinación y establecimiento de estas especies.

La otra asociación vegetal en donde se localizó *A. potatorum* fue el candelillar de *Euphorbia antisiphilitica*, tipo de asociación definido también con base en la descripción de Valiente-Banuet *et al.* (2000). En esta asociación los individuos de *A. potatorum* tienen tallas mayores (> 40 cm), las hojas son más delgadas y largas, las cuales retienen el agua en sus hojas por más tiempo que los de la población arriba mencionada y, en consecuencia, hay un menor número de hojas sacrificadas. Esta población se encuentra bajo la sombra que le otorgan diversos árboles y arbustos, de tallas y copas más grandes que en el tipo de vegetación descrito arriba, y los cuales mantienen aparentemente temperaturas menores a nivel del suelo. Entre tales especies se encuentran *Bursera* sp., *Yucca periculosa*, *E. antisiphilitica*, *Krameria cytisoides*, *Wimmeria microphylla*, *Rhus chondroloma* y *Pterostemon rotundifolius*. Estas especies forman un dosel cerrado. Los suelos tienen relativamente más profundidad que en el sitio de la población anteriormente descrita, y es evidente la acumulación de materia orgánica que podría estar enriqueciendo los suelos. Al parecer esta población de *A. potatorum* se encuentra en un ambiente menos estresante, en comparación con el de la población ubicada en el matorral rosetófilo de *Dasyllirion serratifolium*. En este sitio existen condiciones microclimáticas debajo de arbustos que propician un crecimiento diferencial de esta especie, así como una aparentemente mayor cantidad de nutrientes y humedad en comparación con el matorral rosetófilo.

Los mezcaleros de la zona reconocen la existencia de distintas calidades y rendimiento de mezcal por unidad de masa de agave papalometl. Esta calidad se relaciona directamente con la unidad ambiental en la que crecen las poblaciones de esta planta, en donde las condiciones de temperatura y humedad son contrastantes. Tal información concuerda con lo encontrado por Ruíz-Corral *et al.* (2000) en el estado de Jalisco para *Agave tequilana*, en donde se reconocen regiones óptimas y marginales que definen el desarrollo adecuado de esta especie para la actividad tequilera.

En diferentes ambientes los organismos tienden a realizar ajustes fisiológicos en respuesta al ambiente en donde se desarrollan. Este fenómeno involucra el ajuste de

procesos metabólicos que influyen directamente en la supervivencia, el crecimiento y la reproducción de los individuos de dicha población (Taiz *et al.*, 2002). Tales ajustes fisiológicos muchas veces comprometen la funcionalidad de otros procesos (trade-offs). Por ejemplo, el aumento en la cantidad de alguna sustancia para la protección de una planta contra la desecación o contra depredadores puede disminuir la tasa de crecimiento de tal especie y determinar su desempeño (Taiz *et al.*, 2002). Esta plasticidad puede ser evaluada mediante experimentos de jardín común en el cual se compara el desempeño que tienen variantes de una misma especie que naturalmente crece en distintos ambientes (Dirzo *et al.*, 1982).

Para el caso de *A. potatorum*, los ajustes a condiciones de localidades específicas pueden ser la causa de las distintas calidades y rendimientos en la producción de mezcal. En particular, tal calidad diferencial podría deberse a diferencias en concentración de inulina (Quiroz, 2000) y de otros metabolitos secundarios que la planta produce en respuesta a variaciones ambientales. Estos metabolitos pueden tener funciones relacionadas con la protección contra herbivoría, efectos alelopáticos (Krebs, 1978), o en la protección de la radiación de rayos UV (Lambers *et al.* 2006), pero aún se desconoce la función de los metabolitos particularmente asociados a la calidad del mezcal. De acuerdo con los maestros mezcaleros de San Luis Atolotitlán, el mezcal elaborado con magueyes provenientes de ambientes con características relativamente más xéricas posee propiedades organolépticas superiores a las de mezcales elaborados con magueyes de otras unidades ambientales con condiciones relativamente más méxicas (Delgado-Lemus, 2008). Dichas propiedades son claramente apreciadas por los consumidores. Por lo tanto, los magueyes que crecen en condiciones xéricas son preferidos por sobre los de otros lugares ya que de ellos se obtiene más mezcal por unidad de masa y mejor calidad organoléptica (Delgado-Lemus, 2008).

Sin embargo, en los últimos años la extracción de agave para elaborar mezcal en San Luis Atolotitlán responde principalmente a la disponibilidad del producto, más que a su calidad. En este pueblo el recurso tiene una historia de extracción de alrededor de 100 años (Torres, 2004) y, hasta recientemente, no se habían desarrollado prácticas dirigida a procurar la permanencia del recurso dentro del territorio de la comunidad (Delgado-Lemus, 2008). De tal forma, ahora se pueden identificar casos de extinción de poblaciones locales de esta especie y sólo se encuentran poblaciones (bajo extracción) en lugares retirados del poblado y muy específicos (Delgado-Lemus, 2008). En 2004 las

autoridades de la comunidad y algunos ejidatarios comenzaron a poner en práctica actividades para recuperar algunas de tales poblaciones. Pusieron en funcionamiento un vivero y comenzaron a producir plántulas para reintroducirlas en algunas comunidades. En el contexto de este interés comunitario, el presente estudio aspira a contribuir con análisis y propuestas que puedan contribuir a un manejo sustentable del recurso.

Este trabajo tuvo como fin caracterizar la dinámica de poblaciones relativamente conservadas de *Agave potatorum* en dos tipos de vegetación, uno creciendo en un ambiente relativamente más mésico que el otro. Se buscó determinar las tasas finitas de crecimiento (λ), con el fin de evaluar el estado actual de las poblaciones, compararlas y analizar si los factores ambientales contrastantes influyen en las diferentes probabilidades de transición de cada población. Se pretendió además utilizar información documentada recientemente sobre el aprovechamiento de esta especie (Delgado-Lemus 2008) para simular escenarios de la dinámica de las poblaciones sometidas a diferentes tasas de extracción, y evaluar el posible efecto de tal actividad sobre las poblaciones de esta especie.

Tal información se consideró fundamental para generar estrategias de manejo, conservación y restauración *in situ* que permitan bajo el criterio de sustentabilidad, mantener las poblaciones silvestres y la actividad económica que sustenta. Por lo tanto, el presente estudio también aspira a contribuir al análisis de tales estrategias.

1.8 Pregunta general

¿Existen diferencias en el comportamiento demográfico de poblaciones de *Agave potatorum* creciendo en las condiciones ambientales relativamente más mésicas y xéricas, respectivamente, descritas arriba (determinadas por condiciones en albedo, en estructura y altura del dosel, y en características de micrositos de establecimiento)?

Establecimiento

¿Existen diferencias en las tasas de establecimiento debidas a las diferencias en los micrositos presentes en los tales ambientes?

Crecimiento

¿Son diferentes las tasas de crecimiento entre poblaciones? ¿Cómo son tales diferencias entre las distintas categorías de tamaño?

Patrones demográficos y lambda

¿Las diferencias en las tasas de establecimiento y crecimiento influyen en los patrones demográficos y en la tasa finita de crecimiento?, ¿qué tanto?

Simulaciones

¿Cómo repercuten las diferencias en patrones demográficos en las respuestas de las poblaciones ante diferentes escenarios de extracción?

¿Qué parámetros son fundamentales para diseñar acciones de recuperación de las poblaciones?

Hipótesis general

Rangel-Landa (2009) observó en experimentos de establecimiento que la germinación, la sobrevivencia y crecimiento de plántulas son en general mayores en el sitio mésico (Candelillar) que en el sitio xérico (Matorral rosetófilo). Si en general las tasas vitales (sobrevivencia, crecimiento y reproducción) de los agaves son favorecidas en el sitio mésico, se espera encontrar que la tasa de crecimiento poblacional sea mayor en la población que crece en ese ambiente.

1.9 Objetivos

- Caracterizar y comparar la estructura y dinámica de dos poblaciones de *Agave potatorum* con individuos fenotípicamente diferentes, creciendo en ambientes contrastantes en características méxicas y xéricas.
- Con base en un análisis de modelación demográfica prospectivo, caracterizar los riesgos de extinción que representa la actividad extractiva en las poblaciones estudiadas, así como las condiciones necesarias para su recuperación y, con base en ello, discutir una posible estrategia de manejo *in situ* que permita la conservación de estas poblaciones.

II. MÉTODOS

2.1 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biosfera Tehuacán–Cuicatlán, específicamente dentro del territorio de las comunidades de San Luis Atolotitlán, municipio de Caltepec y de San Francisco Xochiltepec, municipio de Zapotitlán, Puebla (Figura 6). La temperatura y precipitación anuales registradas en promedio en el área (estación meteorológica de Caltepec) son de 21°C y 400 mm, respectivamente (García, 1973).

Agave potatorum en la subsistencia campesina local

Los pobladores de San Luis Atolotitlán se dedican principalmente a la agricultura de temporal, la cual sin embargo es insuficiente para cubrir los requerimientos anuales de maíz y frijol de las familias campesinas, productos básicos de su alimentación que tienen que importar (Torres, 2004). Esta comunidad complementa su alimentación con cerca de 44 especies de plantas comestibles silvestres. Cerca de 75 especies de plantas medicinales son utilizadas por los pobladores de San Luis Atolotitlán, y éstos obtienen mediante la recolección diversas materias primas para la construcción y la manufactura de herramientas. Además se dedican a la cría extensiva de ganado vacuno y caprino. Prácticamente el 100% de las amas de casa se dedican a la elaboración de artículos de la palma *Brahea dulcis* (Torres, 2004; Carmona y Casas, 2005).

De acuerdo con Delgado-Lemus (2008), 30% de la población se dedica a alguna actividad relacionada con la producción de mezcal. Se benefician alrededor de 60 familias que están involucradas en alguna parte del proceso. Existen 14 pequeños productores que elaboran mezcal una o dos veces al año y un gran productor que lo elabora todo el año. La ganancia neta anual obtenida de la producción de mezcal en la comunidad es alrededor de \$42,700.00, monto del cual los productores obtienen 58% de la ganancia, los peones 26%, y el restante está repartido entre colectores de agaves y tenderos que expenden mezcal. La demanda anual de recurso de todas las unidades de producción es en promedio 11,900 individuos de esta especie. Dentro del ejido son cortados en promedio 4,250 individuos al año, y los restantes 6,700 individuos son comprados en otros ejidos (Delgado-Lemus 2008).

2.2 Ubicación y caracterización de las poblaciones de *A. potatorum*

Se estudiaron dos poblaciones de *Agave potatorum*, estableciendo dos parcelas de observación permanente con un área de 2500 m² (50 x 50m) en cada una de ellas. Una parcela se estableció en un candelillar de *Euphorbia antisyphilitica*, con coordenadas 14Q 0667387 UTM 2014957, a una altitud de 2125 msnm, con una exposición sur-sureste. Esta vegetación se distingue por la dominancia de *E. antisyphilitica*, la “candelilla” o “candelillo”, como es conocida localmente, la cual es un arbusto caracterizado por sus tallos suculentos de color verde glauco, lo que le da un aspecto siempre verde, y crece formando manchones arbustivos de 1 a 3 m de ancho. Esta parcela fue denominada “Xochiltepec”, por encontrarse en terrenos de la comunidad de San Francisco Xochiltepec, Municipio de Zapotitlán (Figura 4a).

La otra parcela se estableció en un matorral rosetófilo de *Dasyllirion serratifolium*, con coordenadas 14Q 0666528 UTM 2013090, a una altitud de 2305 msnm con exposición sureste. En esta asociación vegetal predominan plantas con hojas arrosetadas con o sin tallos evidentes. La especie dominante es *D. serratifolium*, la cual es una planta subcaulescente que mide de 1 a 2 m de ancho. La parcela estudiada en este sitio fue denominada “Machiche”, por encontrarse ubicada en el cerro que tiene este nombre y se encuentra en terrenos de la comunidad de San Luis Atolotitlán, municipio de Caltepec. La población de *A. potatorum* que se encuentra creciendo dentro de esta unidad ambiental estuvo bajo una fuerte extracción, ya que este morfo “pequeño” es preferido por la alta concentración de azúcares, y la parcela se estableció en la porción mas conservada de esta población (Figura 4b).

Caracterización de las unidades ambientales

Las unidades ambientales donde se encuentran creciendo las dos poblaciones estudiadas difieren en altitud, tipo de vegetación, altura del dosel, cobertura vegetal, profundidad del suelo, pedregosidad, cantidad de albedo y exposición a las corrientes de viento. Rangel-Landa (2008) registró que en el sitio Xochiltepec, donde crece el morfo “vigoroso”, la temperatura ambiental promedio en el mes de mayo es de 25.31°C ± 0.39, la cual fue significativamente más alta (F=171.56, g.l.=1,4, p<0.001) que la del sitio

Machiche, donde crece el morfo “pequeño” y en donde la temperatura promedio fue de $19.45^{\circ}\text{C} \pm 0.21$. La temperatura del suelo también difirió significativamente, siendo en promedio ($F= 102.028$, $g.l.= 1,4$, $p<0.001$) $26.31^{\circ}\text{C} \pm 0.32$ en Xochiltepec y $19.72^{\circ}\text{C} \pm 0.57$ en Machiche. Sin embargo, la humedad relativa fue mayor en el sitio Machiche ($61.26\% \pm 1.22$) que en Xochiltepec ($49.57\% \pm 0.85$). La altitud es otro de los factores que determina que las condiciones ambientales del sitio Machiche sean muy variables, pues este sitio está en el cerro más alto de la región y la ladera está expuesta a fuertes vientos y radiación solar. Un factor que determina diferencias en la cantidad de albedo es el afloramiento de rocas calizas y la cobertura vegetal.

La vegetación en el sitio Xochiltepec tiene una altura de hasta 6 m, y las plantas crecen determinando un dosel cerrado entre ellas, mientras que en el sitio Machiche los arbustos no rebasan los 2 m y son evidentes muchas áreas abiertas dominadas por rocas calizas que reflejan la luz solar. La principal diferencia morfológica entre estas dos poblaciones es el tamaño de los individuos, el largo de las hojas, el diámetro de los individuos al florecer, la altura del escapo floral. En el sitio Machiche los individuos son en general más pequeños que en Xochiltepec. Las especies más abundantes presentes en el candelillar son *Krameria cytisoides*, *Rhus chondroloma*, *Pterostemon rotundifolius*, *Achtinoqueita potentillifolia*, *Hechtia* sp., *Dodonaea viscosa*, *Senna* sp., *Opuntia pilifera*, *Ferocactus robustus*, *F. flavovirens*, *Dasyllirion serratifolium*, *Yucca periculosa* y *Agave salmiana* var. *ferox* (Figuras 4 y 5). Las especies presentes en el matorral rosetófilo de *Dasyllirion serratifolium* son *Agave triangularis*, *A. kerchovei*, *Aeschynomene compacta*, *Calliandropsis nervosum*, *Calia secundiflora*, *Gochnatia hypoleuca*, *Salvia thymoides*, *Salvia candicans*, *Hechtia* sp., *Ephedra compacta*, *Mammillaria haageana* y *Echeveria heterosepala* (Figuras 4 y 6).



a)



b)

Figura 4. Vista de las poblaciones estudiadas. a) población “Xochiltepec” ubicada en el candelillar de *Euphorbia antisiphylitica* (Foto: Selene Rangel-Landa) y b) población “Machiche”, que forma parte del matorral rosetófilo de *Dasylirion serratifolium*.

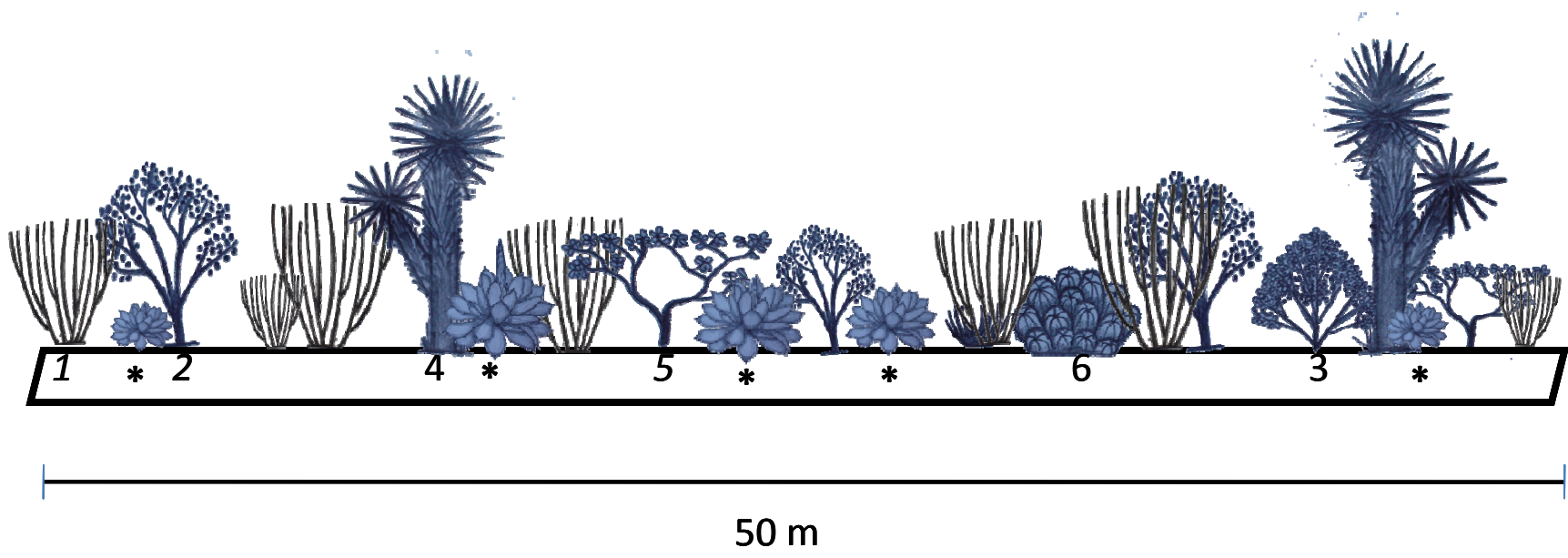


Figura 5. Perfil diagramático del candelillar de *Euphorbia antisiphylitica*.

1. *Euphorbia antisiphylitica*, 2. *Wimmeria microphyla*, 3. *Pterostemon rotundifolius*, 4. *Yucca periculosa*, 5. *Rhus chondroloma*, 6. *Ferocactus flavovirens*, * *Agave potatorum* .

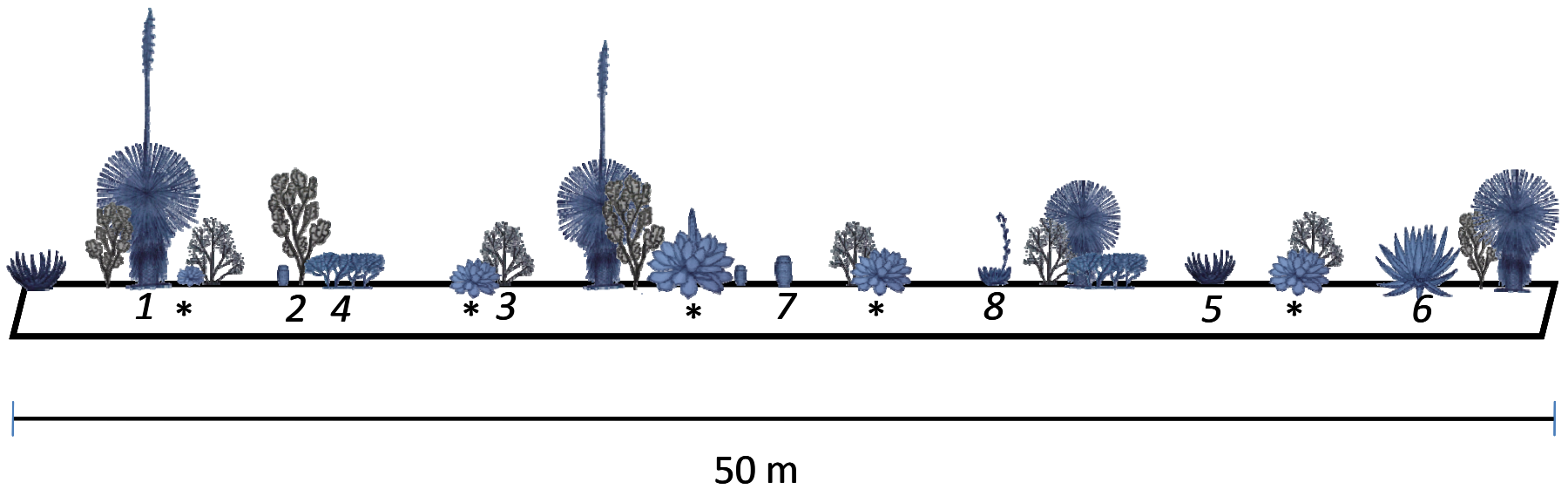


Figura 6. Perfil diagramático del matorral de *Dasyilirion serratifolium*.

1. *Dasyilirion serratifolium*, 2. *Gochnatia hypoleuca*, 3. *Salvia thymoides*, 4. *Calliandropsis nervosum*, 5. *Hechtia* sp., 6. *Agave kerchovei*, 7. *Mammillaria haageana*, 8. *Echeveria heterosepala*, **Agave potatorum* .

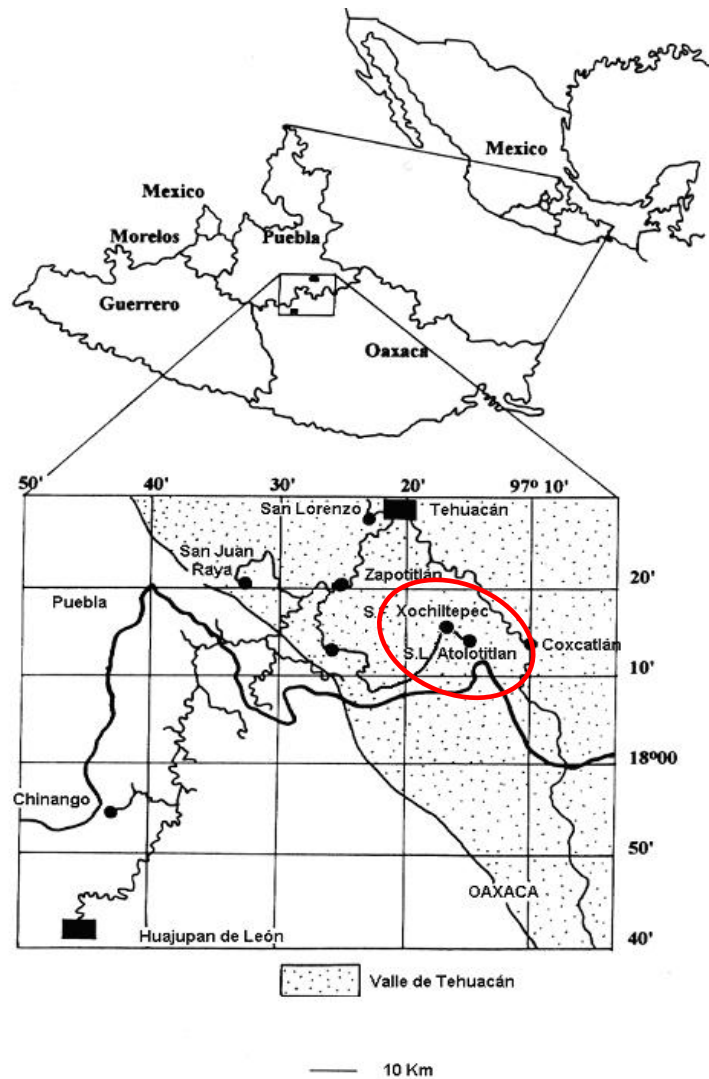


Figura 7. Mapa de localización geográfica de San Luis Atlotitlán y San Francisco Xochiltepec

2.3 Caracterización de la estructura de las poblaciones de *Agave potatorum*

Una vez establecidas las parcelas permanentes, todos los individuos de *A. potatorum* fueron etiquetados con un número individual y se registraron los siguientes atributos: (1) número de hojas en pie con más del 50% de área foliar fotosintética, (2) estadio reproductivo, (3) altura máxima, (4) altura del cogollo, (5) 2 diámetros perpendiculares de la roseta y (6) ancho y largo de las últimas cuatro hojas que se desarrollaron del cogollo. Estos parámetros se registraron en junio de 2005 y en junio de 2006 con el fin de evaluar el crecimiento de los individuos. En la población

“Machiche” se marcaron 284 plantas, mientras que en la población “Xochiltepec” se marcaron 270.

Categorización de tamaños

Con las mediciones mencionadas se establecieron categorías de tamaño de los individuos con base en una estimación del área foliar total (**AFT**), la cual se calculó como el número de hojas multiplicado por el área promedio de las cuatro últimas hojas que se desarrollaron del cogollo. Este parámetro buscó aproximarse a evaluar la capacidad de los individuos para obtener y almacenar recursos, en este caso la capacidad para captar radiación solar y almacenar agua. Para estimarlo se contó el número de hojas con más del 50% de área fotosintética y se multiplicó por el área promedio de las hojas, calculado con base en las medidas de ancho y largo de las últimas cuatro hojas que se desarrollaron del cogollo. Este parámetro se estableció considerando la observación de Gentry (1982), en el sentido de que el tamaño y las formas de las hojas del género *Agave* varían de manera gradual de acuerdo con la edad de la planta. Esto es así desde las primeras hojas de la plántula que paulatinamente van incrementando su tamaño y modificando su forma mientras la planta madura, para posteriormente dar lugar a una relativamente rápida disminución en el tamaño de las hojas, hasta convertirse en brácteas, las cuales podemos encontrar en la base y a lo largo del escapo. Esta progresión en el tamaño de la hoja a bráctea permite visualizar una curva natural, la cual representa el crecimiento, la maduración y el final del crecimiento de ese individuo. En otros grupos de plantas tal transición no es aparente, por lo tanto se consideró que esta característica es relevante en la designación de categorías de tamaño para el caso de *Agave* (Figura 9). Con base en este criterio se determinaron ocho categorías de tamaño de individuos: Plántula (P), Juvenil 1 (J1), Juvenil 2 (J2), Juvenil 3 (J3), Juvenil 4 (J4), Juvenil 5, (J5), Juvenil 6 (J6) y Adulto (A). Cabe resaltar que el rango de valores de las categorías entre las dos poblaciones difiere, pero fueron asignadas proporcionalmente en 8 categorías para efectos de comparación. Se realizó un análisis de X^2 para probar si existían diferencias significativas en las abundancias de las categorías entre los sitios.

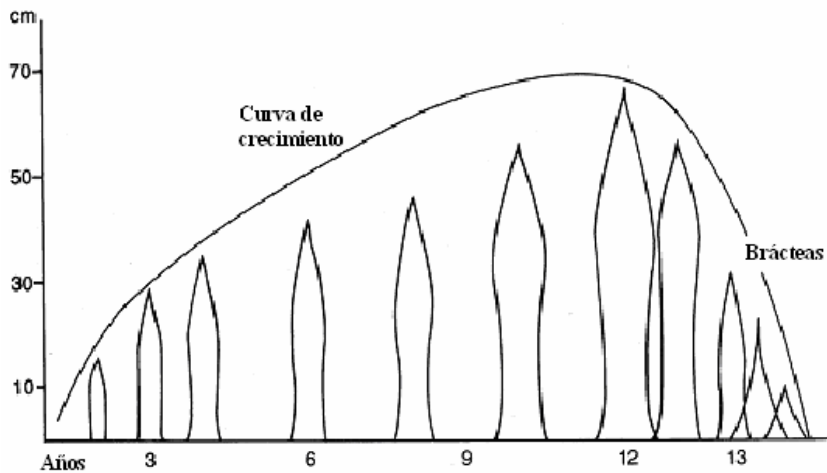


Figura 8. Ontogenia de la hoja en *Agave murpheyi*; de plántula a planta adulta, hasta el declive a brácteas con la floración (Tomado de Gentry, 1982).

Comparación de los morfos

A partir de las mediciones de los caracteres mencionados, se compararon ambas poblaciones con base en los datos promedios de altura, diámetro, área de las hojas y proporción de individuos de la categoría A, que incluye las plantas maduras próximas a florecer.

2.4 Dinámica poblacional

Para calcular la proporción de individuos que transitaron de un estadio a otro se calcularon los individuos que a partir de la primera medición acumularon el crecimiento suficiente para avanzar a una categoría de mayor tamaño en el periodo de un año y se dividieron entre el número original de individuos de esa categoría.

$$T_i = \frac{\text{\# plantas que transitaron}}{\text{\# original}}$$

Para calcular la probabilidad de permanencia se calculó el número de individuos que no crecieron lo suficiente como para pertenecer a una categoría mayor, pero que sobrevivieron durante un año en la misma categoría, menos el número de individuos que transitaron a una categoría mayor y/o retrocedieron, menos el número de individuos

que murieron. Ese dato se dividió entre el número inicial de individuos que estaban ubicados en esa categoría.

$$P_i = \frac{\text{\# de individuos que permanecieron}}{\text{\# original de individuos}}$$

La probabilidad de retrogresión se calculó mediante el conteo de los individuos que después de la segunda medición disminuyeron de tamaño de una categoría superior a una inferior, dividiéndolo entre el número inicial de individuos iniciales de dicha categoría. La probabilidad de reproducción se calculó mediante el conteo de individuos de la categoría “A” (adultos) que florecieron con respecto al total de individuos de la categoría. Para estimar la fecundidad se evaluaron los siguientes atributos: Número promedio de semillas / individuo = número promedio de cápsulas / individuo * número promedio de semillas / cápsula ($N_s/i = N_c/i * N_s/c$).

Para obtener tales datos, se embolsaron las infrutescencias de los individuos que florecieron dentro de las parcelas. En la parcela de la población “Machiche” ningún individuo floreció, pero fue posible embolsar dos individuos en floración que se encontraban fuera de la parcela, dentro de la misma unidad ambiental. Dada la ausencia de individuos reproductivos dentro de la parcela muestreada, para poder efectuar el estudio demográfico, el número de individuos adultos dentro de esta población se calculó con base en los datos de un muestreo más amplio de la misma unidad ambiental por Delgado-Lemus (2008), los cuales para el área muestreada en el presente estudio (2500 m²) arrojan un total de 4.5 individuos.

En la población “Xochiltepec” se embolsaron 3 inflorescencias dentro de la parcela. En realidad florecieron 4 individuos pero un escapo fue forrajado por el ganado, de manera que para los cálculos de fecundidad se tomaron en cuenta los 4 individuos. A estos individuos les fueron contabilizadas todas las cápsulas y subsecuentemente el total de semillas viables e inviables de cada población (Cuadro 6). Los cálculos sobre germinación y sobrevivencia de plántulas para estimar la fecundidad se efectuaron con base en un estudio complementario realizado por Rangel-Landa (2009), en el cual se realizaron experimentos *in situ*, en las mismas parcelas y en la misma temporada que el presente estudio. Tal estudio exploró los requerimientos de germinación y establecimiento de esta especie *in situ*, y los datos obtenidos se utilizaron para calcular la probabilidad de transición de semilla a plántula. Se utilizaron 1250

semillas, cada tratamiento (en sitio abierto y bajo el dosel de cuatro especies de nodrizas diferentes) contando con 5 replicas de 50 semillas cada uno (250 semillas por tratamiento). Algunos tratamientos estuvieron excluidos de depredadores y otros no, con el fin de evaluar la influencia de este factor. En los análisis demográficos se consideraron los datos sobre establecimiento de plántulas después de un año (411 días, véase Rangel-Landa, 2009) en los tratamientos excluidos de depredadores y bajo alguna nodriza pues en otros tratamientos no hubo establecimiento. Estos datos, por lo tanto, parten del supuesto de que las semillas que logran germinar, necesitan la facilitación de una nodriza y mantenerse fuera del alcance de granívoros (Rangel-Landa 2009). De estos experimentos para la población “Machiche” se establecieron tres plántulas y para la población “Xochiltepec” solamente una. Para conocer el número de plántulas que se establecerían de acuerdo a los experimentos realizados y los datos encontrados por Rangel-Landa (2009) se realizó una regla de tres con el número total de semillas viables por población. Para establecer la probabilidad de establecimiento que se incorporó a la matriz, se dividió el dato obtenido anteriormente descrito entre el número total de semillas viables por población. Algunos individuos que fueron considerados dentro de la categoría de plántulas tuvieron tamaños mayores a los individuos resultantes de los experimentos de germinación y establecimiento, por lo que se infiere que esta categoría incluyó plantas dentro de un intervalo de edades entre 0 y 2 o 3 años. Para calcular la probabilidad de plántula a Juvenil 1, se dividió el número de individuos que transitó a una categoría mayor entre el número de individuos iniciales.

Análisis matriciales

Una vez calculadas las probabilidades de transición se construyó una matriz de transición. En ésta, el primer renglón representa la fecundidad, la diagonal principal indica la potencialidad de que los organismos permanezcan en la misma categoría de tamaño, la subdiagonal representa el crecimiento y la supradiagonal representa la probabilidad de regresión a estadios anteriores (Caswell 1989).

Con la matriz de transiciones se calculó una proyección de la dinámica de la población en el tiempo $t+1$, multiplicando el vector $n(t)$ que contiene las abundancias de cada una de las categorías de tamaño al tiempo t por la matriz A , obteniéndose las abundancias de las mismas al tiempo $t+1$. Se continuó tal multiplicación de manera iterativa hasta alcanzar una estructura estable de tamaños, en la que las abundancias de

las distintas categorías se mantienen proporcionalmente constantes, independientemente de su abundancia absoluta (Caswell, 1989). Cuando esto se lleva a cabo, la población cambia numéricamente en el tiempo a una tasa constante, la cual se define como tasa constante de incremento poblacional (λ , lambda), de manera que el tamaño de la población al tiempo $t+1$ es igual al tamaño inicial multiplicado por la tasa finita de incremento ($n_{t+1} = \lambda n_t$), y obteniendo vectores cuyas proporciones internas se mantienen constantes. Con base en estos cálculos se analizó en qué estado se encuentra la población. De acuerdo con Caswell (1989), cuando la tasa de crecimiento $\lambda > 1$ debe considerarse que la población está creciendo, si $\lambda = 1$ la población se encuentra estable, y si $\lambda < 1$ la población está decreciendo. Las multiplicaciones iterativas de las matrices de transición por el vector de la estructura de las dos poblaciones se realizaron mediante el programa Microsoft® Excel 2002, con el macro Excel Poptools versión 3.0.2 (Hood, 2008). Para determinar los límites de confianza (95%) del valor de lambda (λ), se utilizó el programa SMontecarlo Versión 1.0 (Arellano y Parra, 2002). Los valores de las matrices se obtuvieron con base en 300 iteraciones de la multiplicación de las matrices de transición por el vector y 1000 simulaciones del valor de crecimiento finito de la población.

Comparación de tasas vitales entre poblaciones

Para probar si las diferencias fenotípicas de los individuos de cada categoría de las dos poblaciones y las diferencias en las variables climáticas de cada unidad ambiental se veían reflejadas en la dinámica poblacional, se realizó una comparación del crecimiento utilizando análisis de varianza (ANOVA) de una vía, mientras que las diferentes transiciones demográficas (permanencia, progresión y regresión) se compararon con base en análisis de devianza, utilizando el programa Systat 11 (2004).

Elasticidad de los patrones demográficos

Con base en los análisis matriciales se calcularon las matrices de elasticidad para ambas poblaciones, siguiendo el método de Kroon *et al.* (1986, 2000), utilizando el programa SMontecarlo Versión 1.0 (Arellano y Parra, 2002) y el complemento de Microsoft® Excel Poptools version 3.0.2 (Hood, 2008). Los valores de la matriz de elasticidad representan la contribución relativa que tiene cada tasa vital (la

sobrevivencia, el crecimiento y la fecundidad) en el valor del crecimiento finito (λ). Con base en estos resultados se identificaron los procesos demográficos, los estadios de vida más importantes y los más vulnerables para la persistencia de la población.

Simulaciones de manejo

Cosecha de individuos maduros o inflorescencias

Usando los datos de los análisis anteriores se realizaron simulaciones con el fin de explorar los posibles efectos sobre λ de la cosecha selectiva de ejemplares maduros justo antes de que se lleve a cabo la reproducción. Este tipo de análisis puede proyectar las consecuencias de cambios futuros en las tasas vitales. En la actividad mezcalera, el aprovechamiento está enfocado principalmente a los individuos que florecen y el corte se realiza antes de que desarrollen por completo sus escapos florales, por esta razón en las simulaciones sólo se alteró el dato de fecundidad. Los datos obtenidos por Delgado-Lemus (2008) indican que en las poblaciones naturales de esta especie se extraen para la actividad mezcalera entre el 50% y 90% de los individuos en etapa reproductiva. Por lo tanto, las simulaciones de extracción de individuos de la categoría A antes de que lleguen a reproducirse se llevaron a cabo con tasas que van desde 0%, 25%, 50%, 75% y 100%.

Replacación

Se exploró cual sería el posible efecto de la reintroducción de plantas de las primeras categorías sobre λ , ya que éstas tienen tamaños similares a las plantas de esta especie que son producidas en el vivero de la comunidad mezcalera de San Luis Atolotitlán.

III. RESULTADOS

Morfología de los fenotipos de las poblaciones estudiadas

Se encontraron diferencias significativas en el promedio de la altura, el diámetro y el largo de la hoja entre individuos adultos de ambas poblaciones (Figura 10), siendo significativamente más voluminosos, más altos y con hojas más largas los individuos de la población “Xochiltepec”.

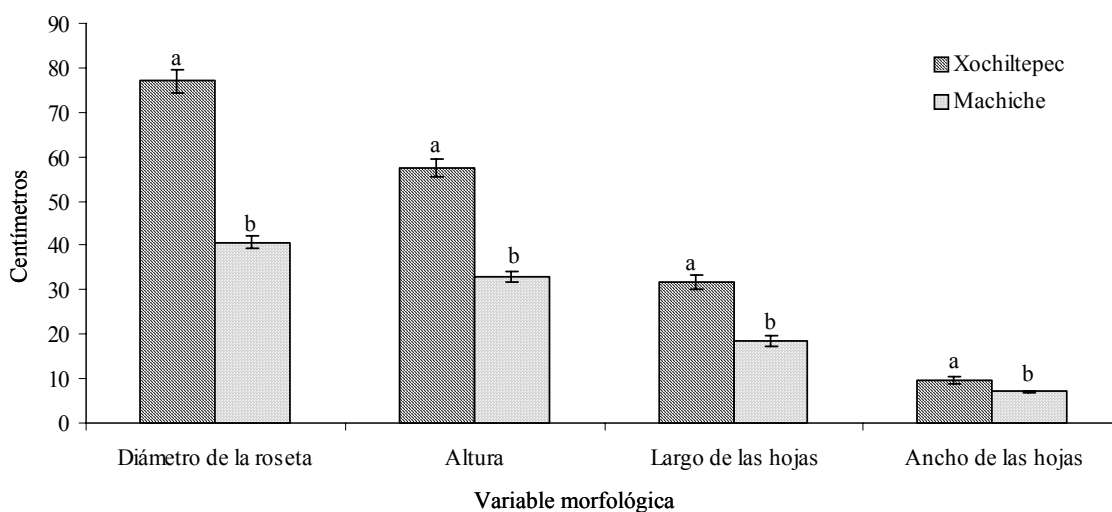


Figura 9. Comparación de los promedios de los atributos medidos de la categoría de individuos adultos en las poblaciones “Xochiltepec” y “Machiche”. Los intervalos indican el error estándar. En todos los casos $p < 0.01$

Estructura de las poblaciones “Machiche” y “Xochiltepec”

En la población “Machiche” la densidad es 284 plantas/2500m² (1136/ha), mientras que en la población “Xochiltepec” es de 270 plantas/2500m² (1080/ha). La categoría de plántulas (P), en ambas poblaciones, estuvo conformada por plantas que no habían formado aún la roseta. El número mínimo de integrantes por categoría fue 30 al tiempo inicial (t₀), en el cuadro 4 se presenta la abundancia por categorías al tiempo t+1. La categoría más abundante en las dos poblaciones fue la de plántulas. Es evidente la contrastante diferencia en los rangos de valores del área fotosintética total entre categorías. Solo una pequeña proporción de los individuos de la categoría A se encuentra en etapa reproductiva (ver Cuadro 4 y Figura 10).

Cuadro 4. Estructura por categorías de tamaño de las poblaciones “Machiche” y “Xochiltepec” (Categorías: P: Plántula, J1: Juvenil 1, J2: Juvenil 2, J3: Juvenil 3, J4: Juvenil 4, J5: Juvenil 5, J6: Juvenil 6, A: Adulto).

Categoría	“Xochiltepec”			“Machiche”			Reproducción
	No de individuos t0	No de individuos t +1	Área foliar total (cm ²)	No de individuos t0	No de individuos t +1	Área foliar total (cm ²)	
P	53	69	0.01- 300	62	64	0.01 – 90	NO
J1	32	31	300 - 600	34	41	90 – 300	NO
J2	33	37	600 - 1200	37	27	330 – 560	NO
J3	31	31	1200 - 1880	30	28	560 – 820	NO
J4	31	20	1880 - 3080	30	37	820 – 1160	NO
J5	30	31	3080 - 4420	30	30	1160 – 1590	NO
J6	30	38	4420 - 7910	30	30	1590 – 2530	NO
A	30	28	7910 - 29880	30	36	2530 – 9790	SI
Total	270	285		283	293		

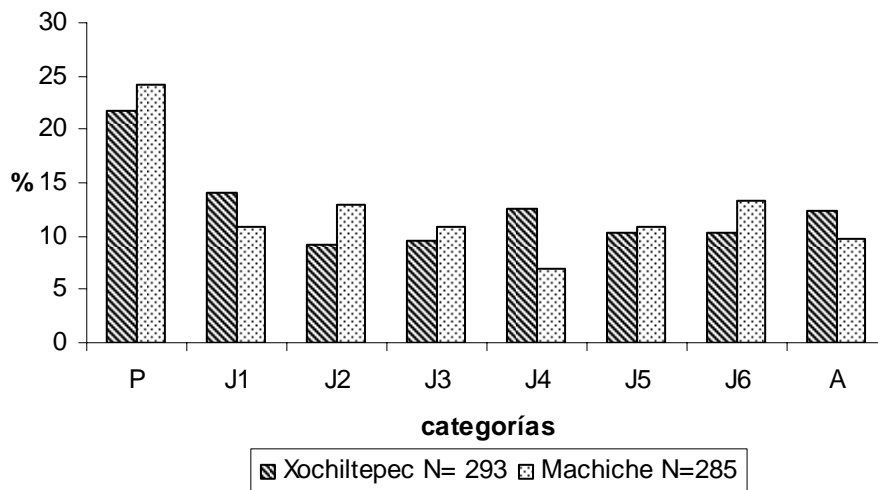


Figura 10. Abundancia de individuos por categoría de tamaño al tiempo t+1(Categorías: P: Plántula, J1: Juvenil 1, J2: Juvenil 2, J3: Juvenil 3, J4: Juvenil 4, J5: Juvenil 5, J6: Juvenil 6, A: Adulto).

La prueba de X^2 muestra que no existen diferencias significativas en la abundancia de individuos por categoría entre sitios ($p= 1.0$).

Patrones demográficos

Crecimiento. Se encontraron diferencias significativas en el crecimiento de la mayoría de las categorías entre las dos poblaciones, excepto en el de las Juveniles 1 (J1), Juveniles 5 (J5) y la categoría de Adultos (A). Para las categorías Juvenil 2 (J2), Juvenil 4 (J4), Juvenil 6 (J6) existen diferencias significativas. Las categorías de Plántulas (P) y Juvenil 3 (J3) tuvieron diferencias altamente significativas, siendo para todos los casos significativamente distintos mayor el crecimiento en la población “Xochiltepec” (ver Figura 11).

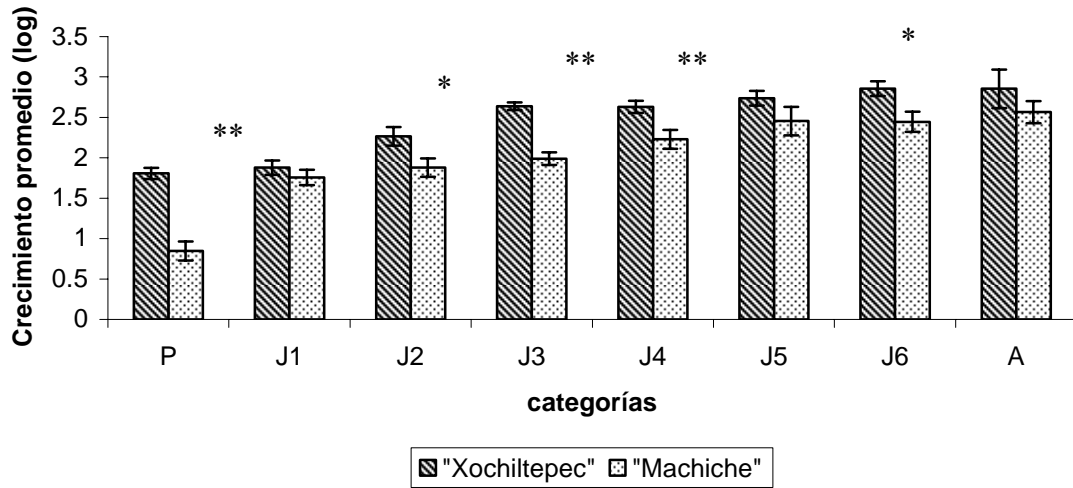


Figura 11. Crecimiento promedio por categoría de tamaño para las poblaciones “Machiche” y “Xochiltepec”. * indica $p < 0.05$ y ** indica $p < 0.01$ (Categorías: P: Plántula, J1: Juvenil 1, J2: Juvenil 2, J3: Juvenil 3, J4: Juvenil 4, J5: Juvenil 5, J6: Juvenil 6, A: Adulto).

Sobrevivencia. En ambas poblaciones la mayor parte de las categorías de tamaño presentaron una alta sobrevivencia, y la mortalidad de individuos de las distintas categorías fue mayor para la población “Machiche”. Los individuos que florecen en la categoría A mueren al final de la fructificación (ver Cuadro 6).

Cuadro 6. Mortalidad de las distintas categorías de tamaño para las poblaciones “Machiche” y “Xochiltepec”. Se muestran la probabilidad y su error estándar por categoría. En la categoría A se indica con un asterisco el número de individuos que florecieron.

Categoría	“Machiche”	“Xochiltepec”
Plántulas	0.06 ± 0.03	$0.03 \pm .02$
Juvenil 1	0	0
Juvenil 2	0.02 ± 0.02	0
Juvenil 3	0	0
Juvenil 4	0	0
Juvenil 5	0.03 ± 0.03	0
Juvenil 6	0	0
Adulto	0.04 ± 0.04 *1	0.16 ± 0.06 *4

Fecundidad

No todos los individuos de la categoría de adultos (A) florecieron en la población “Xochiltepec”, sólo lo hicieron cuatro individuos, mientras que en la población “Machiche” lo hicieron 4.5 individuos en promedio, de acuerdo con datos generados por Delgado-Lemus (2008). La producción de estructuras reproductivas fue más alta en la población “Xochiltepec”, registrándose un mayor número promedio de cápsulas, de semillas por cápsula, de semillas viables por cápsula, de semillas viables por individuo y de semillas viables por población que en la población “Machiche”. Se encontraron diferencias significativas en la producción de semillas por cápsula y semillas viables por cápsula de la categoría de Adultos (A) entre las dos poblaciones (ver Cuadro 7). Existe, por lo tanto, una mayor producción de semillas en las cápsulas de los individuos de la población “Xochiltepec”.

Cuadro 7. Estimadores de fecundidad. Producción de cápsulas y semillas de las poblaciones “Machiche” y “Xochiltepec”. Diferencias significativas se marcan con * y altamente significativas con ** según los resultados de los análisis de varianza.

Carácter	"Machiche"	"Xochiltepec"	<i>p</i>
Cápsulas/individuo	16	56	
Semillas/cápsula	251.13	351.36	**
Semillas viables/cápsula	125.51	168	**
Semillas viables/individuo	2008.16	9408.5	
Semillas viables/población	4016.32	28225.5	

Establecimiento de plántulas en un año

Los resultados de los experimentos en campo con exclusión que completan el panorama de la fecundidad, muestran que el número de plántulas establecidas después de un año es mayor en el sitio “Machiche”. De un total de 1250 semillas (5 tratamientos con 5 réplicas y 50 semillas para cada uno). Para ese sitio se lograron establecer solamente tres plántulas, dos bajo el dosel del arbusto *Gochnatia hypoleuca* y una bajo *Calliandropsis nervosum*, mientras que en el sitio “Xochiltepec” solamente se estableció una plántula bajo el arbusto *Wimmeria microphylla*. En los experimentos sin exclusión no se registró establecimiento ya que muchas semillas y plántulas fueron

depredadas. Los experimentos en sitios abiertos tampoco presentaron establecimiento de plántulas después de un año (Rangel-Landa, 2009).

Comparación de probabilidades de transición entre las dos poblaciones

Las Figuras 12 a 15 comparan las tasas vitales entre las poblaciones analizadas y muestran algunas diferencias entre éstas. El análisis de devianza muestra que para la tasa de permanencia sólo las categorías J1 y J6 presentan diferencias significativas mayores ($p= 0.001$ y $p= 0.003$, respectivamente) en la población de “Xochiltepec”(Figura 12).

En cuanto a la tasa de progresión. El análisis de devianza muestra que no existen diferencias significativas ni entre sitios ni entre categorías ($p= > 0.05$)(Figura 13).

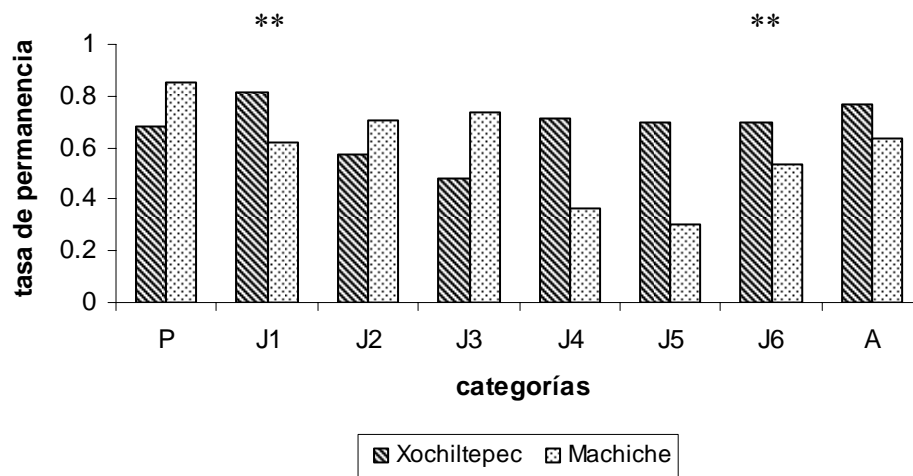


Figura 12. Comparación de las tasas de permanencia de individuos de las diferentes categorías de tamaño. ** indica $p= <0.01$ (Categorías: P= Plántula, J1= Juvenil 1, J2= Juvenil 2, J3= Juvenil 3, J4= Juvenil 4, J5= Juvenil 5, J6= Juvenil 6, A= Adulto) en las poblaciones estudiadas.

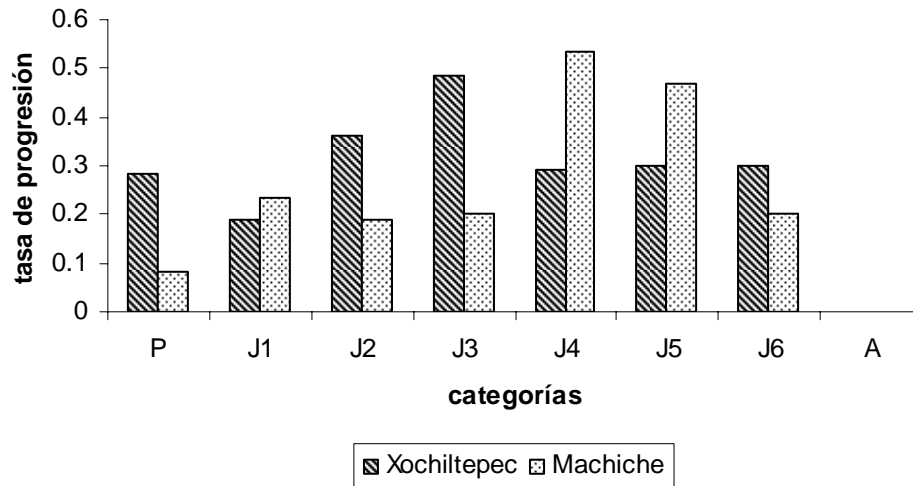


Figura 13. Comparación entre las tasas de progresión de individuos de las diferentes categorías de tamaño (Categorías: P= Plántula, J1= Juvenil 1, J2= Juvenil 2, J3= Juvenil 3, J4= Juvenil 4, J5= Juvenil 5, J6= Juvenil 6, A= Adulto) entre las poblaciones estudiadas.

La tasa de retrogresión en las categorías J1, J4, J5, J6 de la población “Machiche” fue mayor que en la otra población. Este resultado sugiere que el ambiente xérico del sitio “Machiche”, determina que varios estadios sufran algún tipo de estrés y disminuyan de tamaño, incorporándose a una categoría mas baja (Figura 14. El análisis de devianza muestra que no existen diferencias entre categorías ($p > 0.05$), pero sí entre sitios ($p = 0.001$), siendo mayores tales diferencias en la población “Machiche”.

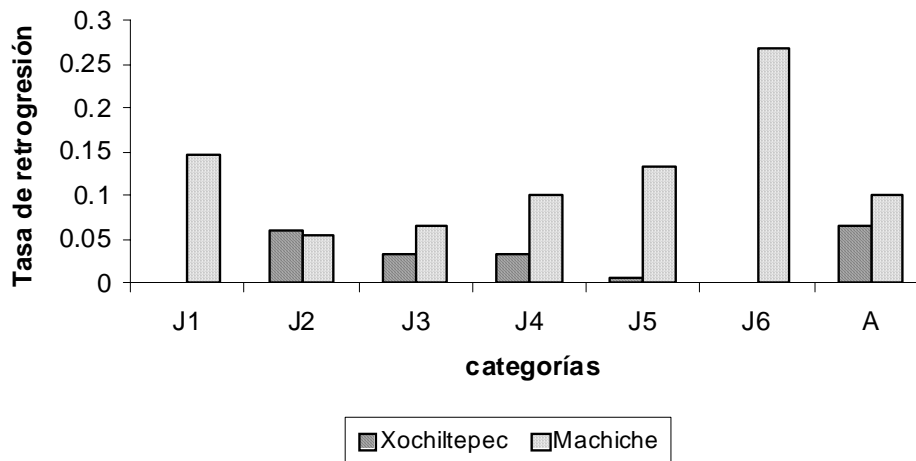


Figura 14. Comparación de las tasas de retrogresión de los individuos de las diferentes categorías (Categorías: P= Plántula, J1= Juvenil 1, J2= Juvenil 2, J3= Juvenil 3, J4= Juvenil 4, J5= Juvenil 5, J6= Juvenil 6, A= Adulto) entre las poblaciones estudiadas.

La tasa de fecundidad en ambas poblaciones fue muy baja, pero marcadamente más baja en la población “Xochiltepec”, pues aunque hubo mayor producción de semillas en los individuos adultos el establecimiento de plántulas fue muy bajo. La proporción de transición de semilla a plántula en conjunto de todos los tratamientos incluidos fue muy baja siendo para la población Xochiltepec una proporción de 1/1250 y para Machiche de 3/1250 (Rangel-Landa, 2009).

Dinámica poblacional

En la mayor parte de los estadios, para las dos poblaciones, se presentó una alta probabilidad de sobrevivencia y bajas probabilidades de transición y regresión. Los valores de la tasa de crecimiento finito para la población “Machiche” fue $\lambda = 0.96193$, mientras que para la población “Xochiltepec” fue $\lambda = 0.91138$; es decir, las dos se encuentran por debajo de la unidad (Figura 15).

Usando el programa Smontecarlo, con un total de 1000 simulaciones y obteniendo el valor de lambda promedio, con un límite de confianza del 95%, estos valores aumentan relativamente, aunque permanecen por debajo de la unidad (Cuadro 9). No obstante, el límite superior del intervalo de confianza se encuentra ligeramente por arriba de 1.

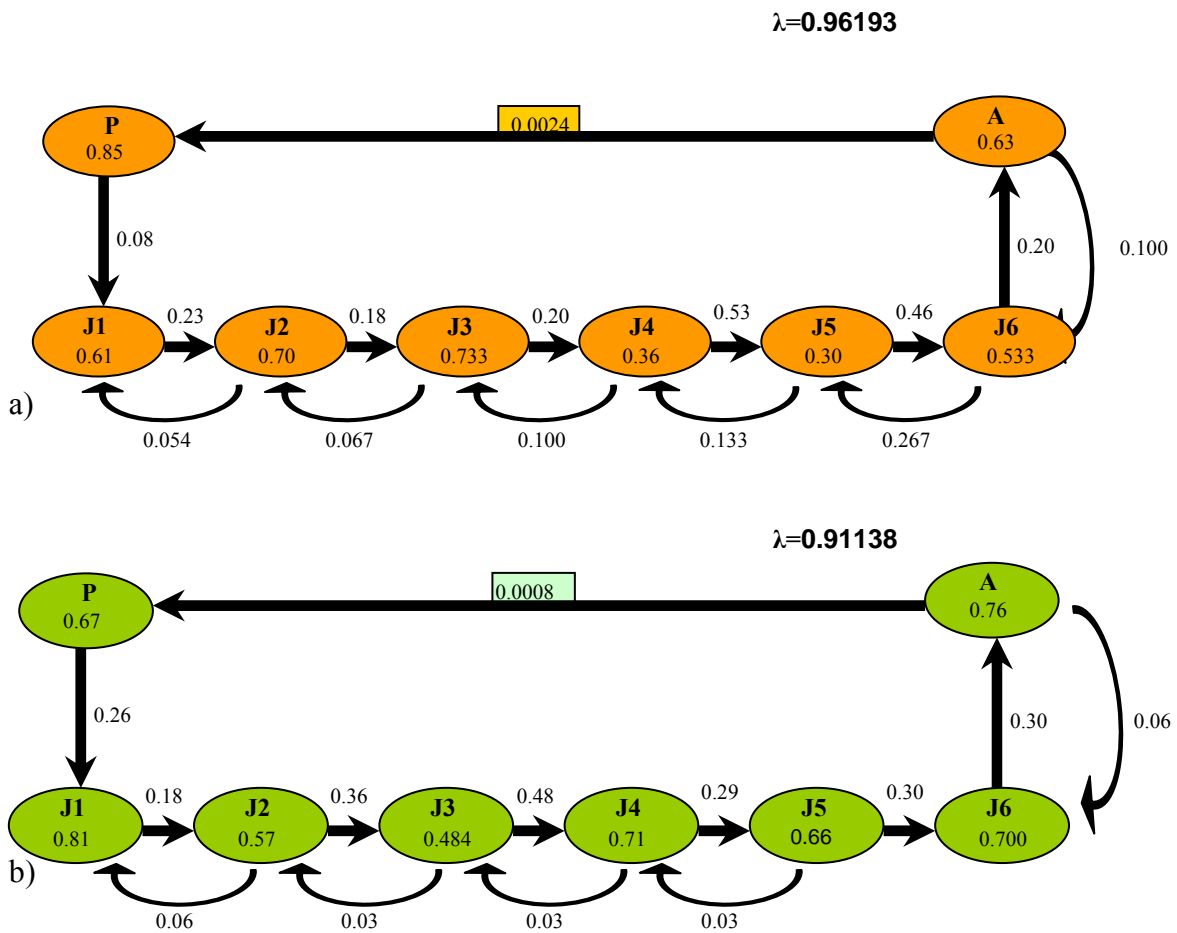


Figura 15. Diagrama de flujo numérico con las probabilidades de permanencia, transición, regresión, λ y fecundidad de las poblaciones a) “Machiche” en donde se desarrolla el morfo pequeño y b) “Xochiltepec” en donde se desarrolla el morfo vigoroso. En cada ovalo se indica la categoría (Categorías: P: Plántula, J1: Juvenil 1, J2: Juvenil 2, J3: Juvenil 3, J4: Juvenil 4, J5: Juvenil 5, J6: Juvenil 6, A: Adulto) y la probabilidad de permanencia. Las flechas rectas representan la probabilidad de transición entre las categorías, mientras que las flechas curvas representan la retrogresión y el rectángulo representa la fecundidad.

Cuadro 9. Tasa finita de crecimiento (λ) y límite de confianza (95%) superior e inferior de las poblaciones analizadas. Cálculos efectuados mediante el programa Smontecalo con 1000 simulaciones.

	Limite inferior	Tasa finita de crecimiento (λ)	Limite superior
Machiche	0.9097	0.9772	1.0474
Xochiltepec	0.8798	0.9595	1.0453

Elasticidad de patrones demográficos

Los análisis de elasticidad indican que para ambas poblaciones la permanencia es el parámetro demográfico más importante en λ . En la población “Machiche” contribuye casi con el 60% y en la población “Xochiltepec” su contribución es de alrededor de 75%. La transición le sigue en importancia con alrededor del 20% y 10% en cada población, respectivamente; y aunque los porcentajes de la regresión están por debajo del 20% para ambas poblaciones, esta tasa atenúa el efecto de la transición (Figura 16).

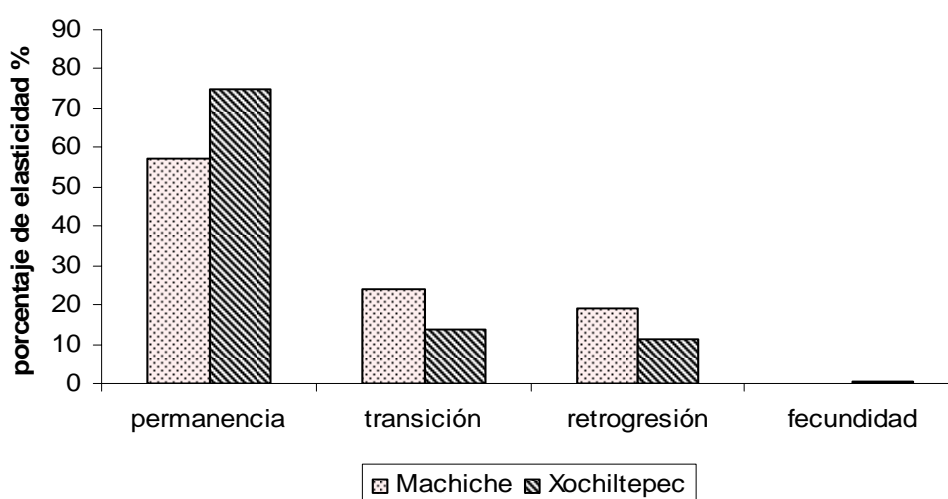


Figura 16. Porcentaje de la elasticidad de la permanencia, transición, regresión y fecundidad de las dos poblaciones estudiadas.

Existen diferencias en cuanto al valor de elasticidad de la permanencia entre las distintas categorías de tamaño entre poblaciones. En la población “Machiche” las categorías que contribuyen mayormente a la permanencia son las categorías de Plántulas, Juvenil 2, Juvenil 3 y Juvenil 6. En la población “Xochiltepec” las categorías más importantes son la Juvenil 1, Juvenil 5, Juvenil 6 y la categoría de adultos (Figura 17)

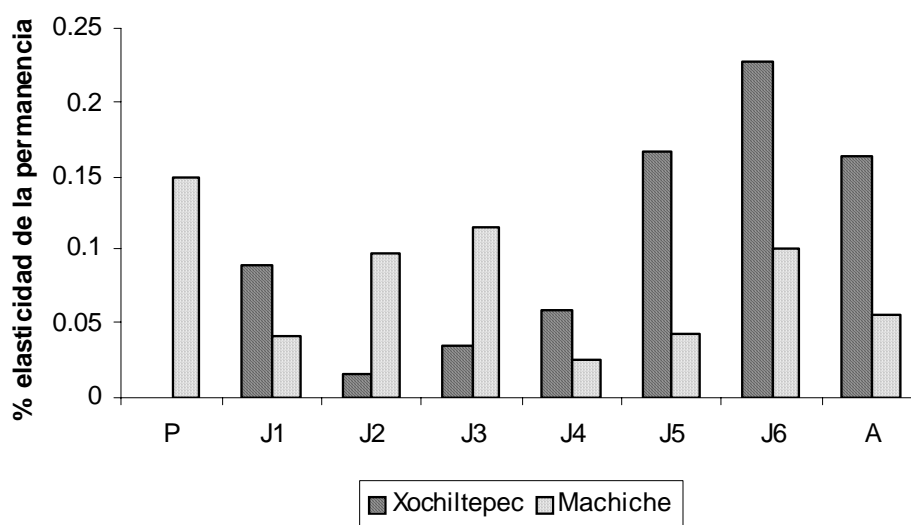


Figura 17. Porcentaje de elasticidad de la permanencia para las distintas categorías en las poblaciones “Machiche” y “Xochiltepec”. (Categorías: P= Plántula, J1= Juvenil 1, J2= Juvenil 2, J3= Juvenil 3, J4= Juvenil 4, J5= Juvenil 5, J6= Juvenil 6, A= Adulto).

Prácticamente todas las categorías presentaron eventos de progresión así como de regresión. Para el caso de la población “Machiche” las categorías Juvenil 2, Juvenil 5 y Adultos, presentaron individuos que regresaron dos categorías inferiores e inclusive a tres categorías inferiores. Este es por ejemplo el caso de la categoría Juvenil 5.

Análisis de simulación

En todas las simulaciones de tasas de extracción para las dos poblaciones λ se encontraba por debajo de la unidad. Con la extracción este parámetro disminuye levemente, siendo la disminución más pronunciada en la población “Xochiltepec” (Figura 18).

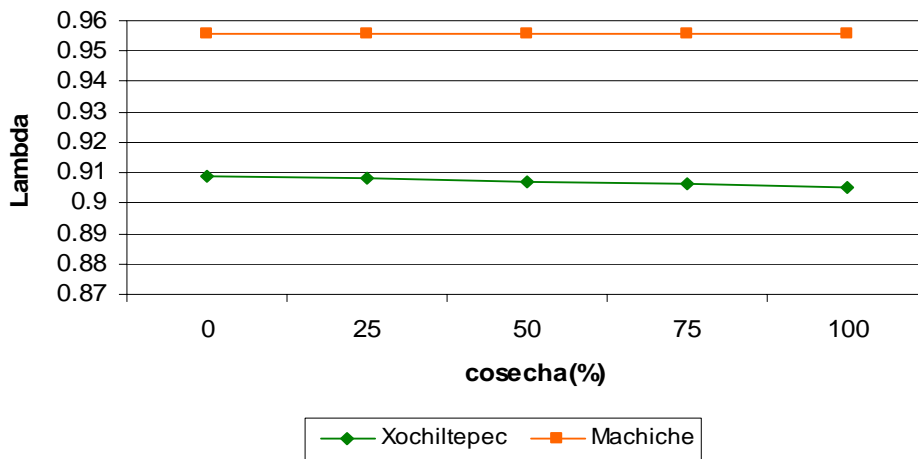


Figura 18. Valores de crecimiento finito (λ) de las poblaciones “Xochiltepec” y “Machiche” bajo diferentes porcentajes de cosecha de individuos completos antes de florecer.

Simulaciones de repoblación

Las simulaciones de repoblación para el sitio “Machiche” muestran distintas expresiones de lambda en función de las cantidades de individuos transplantados y del tamaño de los mismos (ver Figura 19). La categoría juvenil 3 (J3) eleva mayormente la expresión de lambda, pero para obtener individuos de esta categoría se necesita más tiempo en vivero (quizás 4 años), por lo que la opción más viable para repoblar, considerando los costos asociados al tiempo de mantenimiento en vivero, sería utilizar individuos de la categoría juvenil 2 (J2). La expresión de lambda con esta categoría se comporta de manera muy parecida a la J3 aunque con valores ligeramente menores. La cantidad de individuos a plantar que sugiere la simulación oscila entre los 150 y 200 en 2500 m², pues con estas cantidades la expresión de lambda empieza a estabilizarse en valores de 0.98 y 0.985.

Para la población “Xochiltepec” la simulación muestra un aumento continuo en la expresión de lambda con las reforestaciones desde 50 hasta los 200 individuos de la categoría Juvenil 1 (J1). A partir de esta cantidad, el aumento en el esfuerzo de repoblación (de los 250 a 550 ind) no produce un aumento significativo en lambda, estabilizándose entre 0.98 y 0.99 (ver Figura 20).

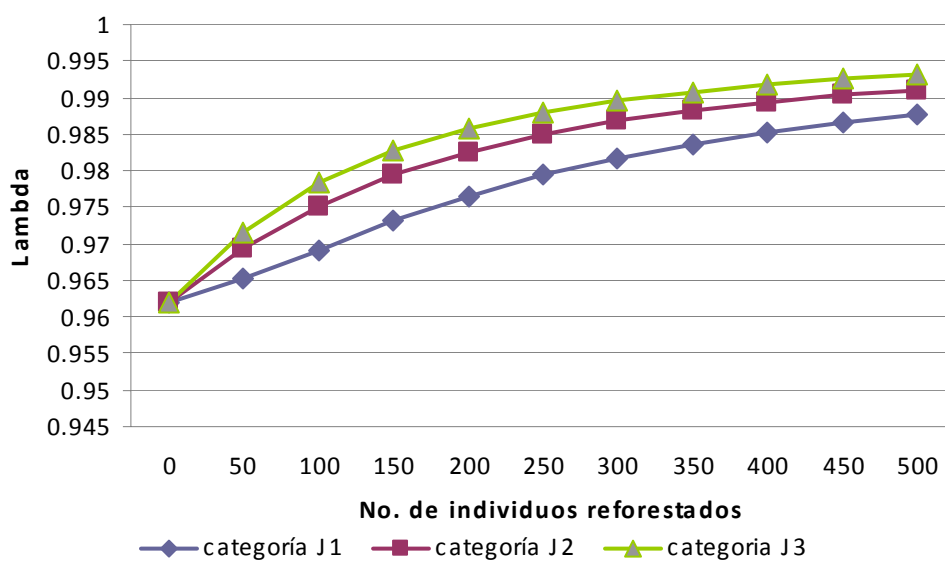


Figura 19. Simulaciones de repoblación para el sitio “Machiche” utilizando diferentes cantidades de individuos de las categorías juvenil 1 (J1), juvenil 2 (J2), juvenil 3 (J3) y la expresión de lambda.

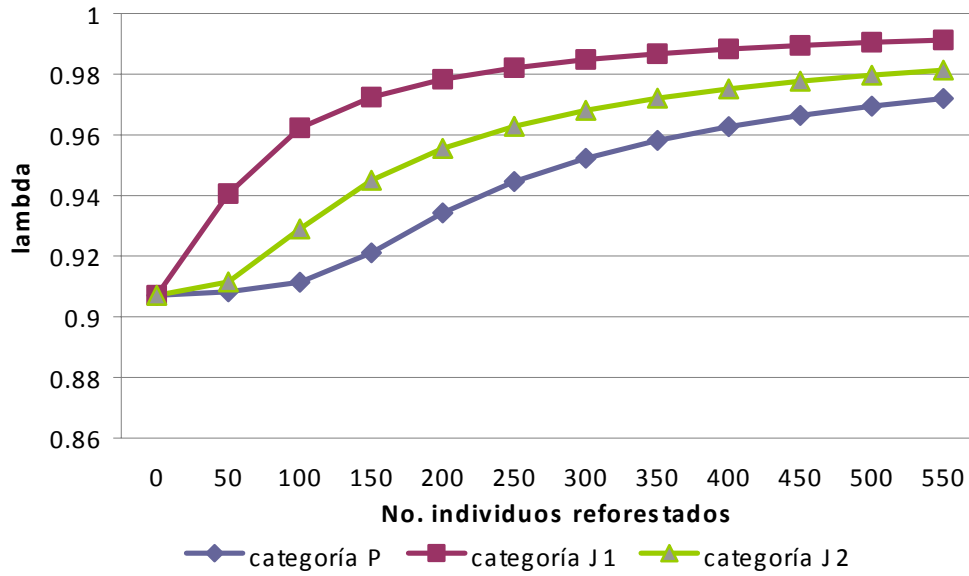


Figura 20. Simulaciones de repoblación para el sitio “Xochiltepec” utilizando diferentes cantidades de individuos de las categorías juvenil 1 (J1), juvenil 2 (J2), juvenil 3 (J3) y la expresión de lambda.

IV. DISCUSIÓN

Comparación de las poblaciones de los tipos morfológicos

La morfología de los individuos adultos de las poblaciones estudiadas es en general significativamente distinta, los individuos de la población “Xochiltepec” presentan estructuras de mayor tamaño y son más vigorosos que los de la población “Machiche”. Las características particulares de cada ambiente podrían estar influyendo en las características morfológicas de las variantes fenotípicas. Tales ajustes morfológicos, y muy probablemente también fisiológicos, podrían otorgarles a las plantas capacidades particulares para sobrevivir en tales condiciones específicas, aunque ello todavía debe probarse. Por el momento existen elementos de información disponible que resulta de utilidad para discutir este tema. Las poblaciones comparadas habitan en comunidades vegetales con una estructura marcadamente distinta. La población “Machiche” se encuentra creciendo en una asociación vegetal de bajo porte, en donde abundan áreas abiertas sin vegetación y en donde la competencia por radiación solar es baja. Los individuos de *A. potatorum* que en ella habitan no parecen encontrarse, entonces, bajo presiones para desarrollar estrategias de captación de luz tales como elongación de tallos u hojas. Por el contrario, los individuos de la población “Xochiltepec” habitan en una asociación vegetal cuyo porte y cobertura son marcadamente mayores, en donde existe mayor competencia por captar radiación solar. Estos elementos podrían contribuir a explicar las diferencias morfológicas documentadas. Además, aunque Rangel-Landa (2009) no encontró diferencias significativas en ninguna de las características físicas y químicas en suelos de ambos sitios, es muy claro que en el sitio “Xochiltepec” la frecuencia de sitios abiertos es mucho menor, por lo que es posible inferir que existe mayor cantidad de suelo por unidad de área, lo que implicaría una mayor disponibilidad de nutrientes. Y por lo tanto, también en este aspecto los sitios presentan diferencias que podrían influir en las diferencias en los patrones morfológicos identificados.

La información obtenida es insuficiente para discernir si las diferencias morfológicas se deben a plasticidad fenotípica o a adaptaciones locales. Son aún necesarios experimentos de jardín común y trasplantes recíprocos que podrían arrojar luz al respecto. También son necesarios estudios de flujo génico y desempeño diferencial de las progenies en ambos sitios, pues ello permitiría visualizar qué tanto intercambian información genética los individuos de ambas poblaciones y cómo operan

los mecanismos de selección natural en cada sitio. Existe información disponible que contribuye a analizar estos aspectos, aunque no es concluyente.

En relación con el intercambio de información genética entre poblaciones, por ejemplo, aunque no existen estudios de genética de poblaciones, es posible que el flujo génico entre ambas poblaciones históricamente haya sido muy elevado. Los principales polinizadores en ambas poblaciones son murciélagos nectarívoros (Estrella-Ruiz, 2008), que pueden volar alrededor de 100 km en una noche en búsqueda de alimento, mientras que las poblaciones estudiadas se encuentran separadas por cerca de 3 km de distancia, lo que sugiere que forman parte de una metapoblación. Sin embargo, dicha población se encuentra altamente fragmentada dentro del territorio de los ejidos analizados (Delgado-Lemus, 2008), y sus subpoblaciones se encuentran en diferentes tipos de comunidades vegetales a distintas altitudes. Además, tales subpoblaciones se encuentran sometidas a diferentes regímenes de cosecha de individuos adultos para elaborar mezcal, siendo más alto, como se dijo, en el sitio Machiche. En particular este último aspecto es relevante en el análisis del flujo génico, pues Estrella-Ruiz (2008) encontró para esta especie que los murciélagos polinizadores prefieren forrajear las áreas donde la oferta de néctar es mayor, y ello afecta el éxito reproductivo (número de semillas por individuo) de los individuos que son o no visitados. Este patrón se observó en las poblaciones estudiadas, habiéndose registrado mayor número de semillas en los individuos de Xochiltepec, donde los individuos reproductivos también fueron más abundantes. Esta información sugiere que aunque en teoría debe esperarse un flujo génico elevado, condiciones como las indicadas podrían marcar restricciones, por lo menos al flujo génico vía polen. La otra vía de flujo génico es la de semilla, cuya dispersión para el caso de esta especie ocurre principalmente por el viento y por aves que utilizan de percha los escapos. Las semillas de agave por lo general son aplanadas y muy livianas, lo que les permite desplazarse con el viento varios metros de la planta madre, aunque esta dispersión no rebasa los 50 m (observación personal), con un viento regular, esto puede variar dependiendo de la orografía, exposición, dirección del viento, peso de la semilla, etc., por lo cual esta otra vía es más limitada que el flujo vía polen, y por lo tanto estas se establecerían en condiciones muy parecidas a las de la planta madre. Estas características sugieren que podría existir cierto aislamiento entre estas dos poblaciones con características distintas. Aunque este aislamiento, si existe, sería relativamente reciente, ya que varias décadas anteriores estas poblaciones no estaban tan fragmentadas y el aprovechamiento de esta especie quizá no había mermado a tal grado las

poblaciones y existía mayor flujo de polen entre las poblaciones que se encontraban en distintas comunidades vegetales. Tomando en cuenta que el fenómeno de la plasticidad fenotípica ocurre a una escala ecológica y los fenómenos de adaptación y diferenciación a una escala evolutiva, estas dos poblaciones pudieran estar sufriendo un aislamiento relativamente reciente presentando plasticidad fenotípica sin existir necesariamente diferencias genéticas asociadas a las diferencias morfológicas observadas. Sin embargo, también debe tomarse en cuenta que las diferencias ambientales entre el candelillar y el matorral rosetófilo estudiados son muy marcadas. Y que tales condiciones podrían haber determinado condiciones de selección natural muy diferentes a escalas de tiempo evolutivo. Y en este caso la conclusión sería contraria a la anterior.

En relación con las presiones diferenciales de selección, la información tampoco es concluyente. Sin embargo, por lo menos el estudio de Rangel-Landa (2009) encontró que aunque las semillas y plántulas del sitio Machiche tienen un buen desempeño en el sitio Xochiltepec, no ocurre lo mismo en sentido inverso. Los patrones de sobrevivencia y mortalidad en distintas fases del ciclo de vida, como se analiza en este estudio, también difieren entre sitios. Ello sugiere que históricamente los patrones de selección natural han operado diferencialmente en cada sitio y que podrían haber influido adaptaciones locales que contribuyeran a explicar las diferencias morfológicas y fisiológicas hasta ahora documentadas para ambas poblaciones. Por ello, la explicación sobre si las diferencias encontradas son una expresión de plasticidad fenotípica o adaptaciones locales continúa sin tener una respuesta concluyente.

Patrones demográficos

Sobrevivencia-Mortalidad

En las dos poblaciones la mortalidad de individuos fue relativamente baja, pero ésta fue mayor en la población “Machiche”, donde hubo mortalidad principalmente en las categorías P (4 individuos), J2, J5 y A (un individuo en cada una). Cabe resaltar que el individuo de la categoría A floreció después de la primera medición y fue “capado” antes de la segunda medición, a pesar de que esta área había sido vedada para la cosecha por las autoridades de la comunidad. La población “Xochiltepec” presentó la mayor mortalidad también en la categoría de plántulas con 2 individuos, también presentó la mortalidad de un individuo en la categoría de adultos, individuo que estaba desarrollando el escape y fue forrajeado por el ganado dentro de la parcela de estudio. A

pesar de que al parecer las plantas que crecen en el ambiente más estresante tienen variaciones morfológicas y seguramente fisiológicas para sobrevivir a este tipo de ambiente, tienen tasas de mortalidad ligeramente mayores que en el otro ambiente, lo cual nos pudiera estar indicando que existen individuos que no resisten tales condiciones y mueren. Los individuos de la categoría A que florecen están destinados a morir dejando su descendencia solamente vía semillas, razón por la cual resulta tan determinante la actividad mezcalera en combinación con el impacto del ganado.

En el desarrollo de este trabajo se documentó un evento no reportado en la literatura sobre el comportamiento de los individuos de la categoría de Plántulas (P) en respuesta a algún daño fatal al meristemo principal, propiciado ya sea por alguna plaga, por desecación o por la combinación de ambos factores. Algunos de los individuos de la categoría de plántulas, al morir, produjeron vástagos de origen axilar (ver Figura 22). En la población “Xochiltepec” los dos individuos de esa categoría que perecieron presentaron este tipo de vástagos, un individuo produjo 10 vástagos mientras que otro produjo 2. En la población “Machiche” dos de los cuatro presentaron este mismo comportamiento, uno de ellos produjo 7 vástagos y otro 2. Los clones están prácticamente todos unidos y se esperaría que compitieran fuertemente entre sí por los recursos.

Al observar y comparar este patrón con los individuos de otras categorías, parece que la mayoría de estos clones muere en su desarrollo, pudiendo quedar uno o dos individuos en el mismo sitio. A pesar de que se encontraron individuos creciendo uno junto al otro se desconoce si estos son clones, por lo que en este estudio se consideraron como individuos distintos.



Figura 22. Reproducción vegetativa de origen axilar en un individuo de *Agave potatorum* de la categoría P (plántulas) que presenta dañado el meristemo principal.

Crecimiento

Se encontró que la tasa de crecimiento es mayor en la población “Xochiltepec”, y hubo diferencias significativas entre la mayoría de las categorías con excepción de la categoría A (adultos), los individuos en cuya talla dejan de crecer e invierten su energía en el desarrollo del escapo floral. Tales diferencias podrían explicarse debido a las diferencias en radiación solar que reciben ambos sitios, así como a la cobertura del dosel. En la población “Xochiltepec”, donde la cobertura de los arbustos y pequeños árboles es más cerrada y existe competencia por radiación solar, tal competencia incluye a los individuos de *A. potatorum*, los cuales tienden a elongar sus hojas con el fin de tener una mayor área foliar fotosintética para captar y aprovechar dicho recurso. Esto concuerda con lo encontrado por Rangel-Landa (2009), quien evaluó en las mismas parcelas del presente estudio el desempeño de individuos de dos años plantados en sitios abiertos y bajo una nodriza que se encuentra en común en ambos sitios (*Pterostemon rotundifolius*). Esta autora (Rangel-Landa, 2009) encontró un desempeño significativamente mayor de los individuos que fueron replantados en la parcela “Xochiltepec”, en cuanto número de hojas totales, producción foliar y la tasa de crecimiento relativo, mientras que los individuos que fueron repoblados en la parcela

“Machiche” presentaron una mortalidad de hojas significativamente mayor e inclusive tuvieron una tasa negativa de crecimiento relativo. Tales resultados sugieren que en el matorral rosetófilo donde se estableció la parcela “Machiche” las plantas están expuestas a mayor estrés, y que esta diferencia podría contribuir a explicar la marcada diferencia morfológica encontrada entre los individuos de ambos sitios. Es posible que tal expresión fenotípica diferencial haya estado bajo presión de selección natural y que haya determinado adaptaciones locales a dichos sitios, pero esto como se señala anteriormente, debe probarse aún en estudios posteriores.

Permanencia

Sólo hubo diferencias significativas entre categorías en la población “Xochiltepec” en las categorías Juvenil 1 y Juvenil 6 (Figura 12), pero no existe un patrón claro que permita sugerir las causas de tales diferencias. Sin embargo, al comparar las tasas de regresión de la población “Machiche” (Figura 14), es posible apreciar que los valores más altos se encuentran justamente en estas mismas categorías.

Progresión

No se encontraron diferencias significativas en la progresión, ni entre sitios ni entre categorías. Ello sugiere que a pesar de que existen diferentes condiciones de estrés en los sitios estudiados, una proporción similar de individuos de cada categoría encuentra las condiciones para crecer y aumentar su área fotosintética total.

Retrogresión

Tampoco se registraron diferencias significativas en la retrogresión entre categorías dentro de las poblaciones, aunque sí se encontraron entre categorías entre poblaciones, siendo mayor en las plantas de la población “Machiche”, donde se observó regresión en individuos de todas las categorías, al parecer debido a las condiciones más estresantes que predominan en esa unidad ambiental. Estos datos también concuerdan con lo reportado por Rangel-Landa (2009) al analizar comparativamente el desempeño de plantas reforestadas en estos ambientes.

Fecundidad

Se encontró que existe un mayor éxito reproductivo en la población “Xochiltepec”, el cual se ve reflejado en un mayor número de semillas viables por población. Este resultado concuerda con el patrón de forrajeo de murciélagos reportado por Estrella-Ruiz (2008), quien encontró que a menor oferta de flores de agaves, menor es la frecuencia de visitantes florales a una población, lo que determina una disminución del éxito reproductivo de la población menos visitada. La parcela “Machiche” se estableció en la parte más conservada de una población que hace algunos años estuvo bajo continua extracción, pero que en años recientes esta población fue vedada por las autoridades locales, pues es uno de los pocos lugares donde crece la variante “pequeña” de la especie. La Figura 4 permite apreciar la gran diferencia entre poblaciones en cuanto a la producción de escapos florales, lo que evidencia la escasez de individuos maduros en la población “Machiche”. La parcela “Xochiltepec” está en terrenos de una comunidad que no es productora de mezcal y se puede decir que no ha existido la misma presión sobre este recurso en su territorio. La población de agaves en esta localidad es relativamente más continua, y es evidente la presencia de escapos florales de años anteriores (vease Figura 4). Por todo lo anterior, en esta población existe una mayor oferta de néctar y al parecer los individuos adultos de esta población son más visitados por los polinizadores y, por lo tanto se produce un mayor número de semillas viables que los del sitio “Machiche”. Estos datos concuerdan también con lo encontrado por Delgado-Lemus (2008), quien estimó que el número de individuos extraíbles (individuos que florecen) en el candelillar de *Euphorbia antisiphilitica* es de 53 individuos por hectárea en promedio, mientras que en el matorral rosetófilo de *Dasyilirion serratifolium* sólo hay en promedio 18 individuos por hectárea.

Sin embargo, al comparar la cantidad de plántulas que lograron establecerse después de un año, puede apreciarse que la proporción en términos relativos fue mayor en la población “Machiche”. De acuerdo con Rangel-Landa (2009), las tasas de establecimiento de plántulas en ambos sitios fueron muy bajas después de un año (0.0008 para “Xochiltepec”, 0.0024 para “Machiche”), lo que deriva del estudio de Rangel-Landa (2009). La especificidad de nodrizas es muy marcada en la población “Xochiltepec”, donde las plántulas de *A. potatorum* tienen una asociación significativa solamente con una especie, mientras que en la población “Machiche” la asociación significativa se presenta con nueve especies. Sólo se observó establecimiento en

tratamientos con exclusión de depredadores (Rangel-Landa, 2009). La depredación es un factor determinante en el establecimiento de las semillas de esta y otras especies de *Agave* (Nobel, 1997; García, 2004; Jiménez, en proceso) y ésta puede ocurrir desde la fase en la que la semilla aun se encuentra en la cápsula (Arizaga, 2000) o bien, en la fase de plántulas (García, 2004; Rangel-Landa, 2009). Esto significa que la pequeña proporción de semillas que escapa a la depredación debe encontrar un sitio seguro en condiciones de temperatura y humedad para germinar y que las plántulas se establezcan. Tales condiciones se pueden encontrar en recovecos entre las piedras o entre la vegetación (Rangel-Landa, 2009).

Un factor que determina las bajas tasas de establecimiento de plantas suculentas de zonas áridas, es el patrón de precipitación, donde el mayor reclutamiento ocurre en eventos episódicos (Jordan & Nobel 1979, 1981; Cardel *et al.*, 1996; Pierson *et al.*, 1998; Godínez-Alvarez *et al.*, 1999, Valiente-Banuet *et al.*, 2002, 2006). Comparando los datos de precipitación del año en el cual se realizó el presente estudio con los patrones de precipitación de la estación meteorológica más cercana entre 1955 y 2002, Rangel-Landa (2009) estimó que la precipitación del año 2005 (260 mm) estuvo por debajo del promedio (429.2 mm). Es decir, el año de estudio fue un año relativamente seco. Si se analizan los patrones pluviales en este periodo es notoria una disminución de los regímenes de lluvia desde 1955 cuando hubo precipitación de 845.1 mm, la cual decayó gradualmente hasta los años setentas. Para 1980 y 1981, hubo un aumento considerable de lluvia, seguido por un 1982 con la menor precipitación del periodo (187.3 mm), seguido por un aumento gradual hasta el año 2001 en el cual la precipitación fue de 653 mm (Figura 21). Es muy probable que los años con más de 600 mm de precipitación hayan sido años en los que el reclutamiento de plántulas haya sido mayor que en otros.

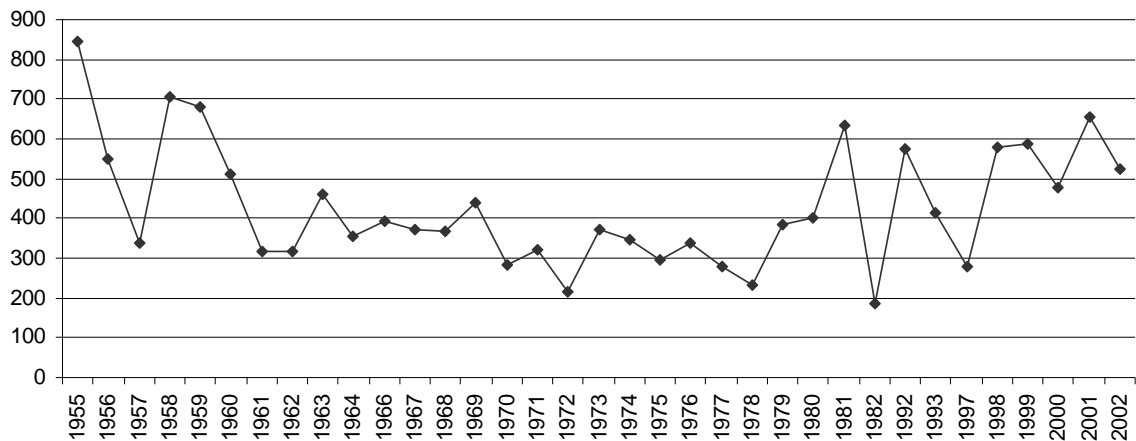


Figura 21. Patrones de precipitación 1955 – 2002 de la estación meteorológica Caltepec (Tomado de Rangel-Landa, 2009)

A pesar de que las tasas de reclutamiento registradas en este estudio fueron muy bajas, se encontró una abundancia de individuos en las categorías de Plántulas (P) en ambas poblaciones. Es factible que en el año 2001 haya existido un mayor reclutamiento de individuos de esta especie, lo cual se ve reflejado en la abundancia de individuos de esta categoría (ver Cuadro 4), cuyos individuos más grandes tendrían una edad aproximada de 4 años.

Es evidente que los regímenes pluviales de esta zona semiárida son muy impredecibles, y solo se obtuvieron datos para un año; sería por lo tanto ideal tomar en cuenta en estos modelos los cambios climáticos a mayor escala.

Dinámica poblacional

Los valores de crecimiento finito calculados para las dos poblaciones muestran que éstas se encuentran decreciendo. La población “Machiche” presentó un valor de crecimiento finito más alto que la población “Xochiltepec”. No obstante, tomando en cuenta los límites de confianza (95%) podríamos decir que estas poblaciones están cercanas a los límites de equilibrio aunque con tendencia a disminuir. Estos datos son semejantes a los reportados por Illsley (2007), para *Agave cupreata* y por Jiménez (en proceso) para *Agave marmorata*.

En ambas poblaciones la permanencia es el parámetro demográfico que contribuye más al valor de λ , y la fecundidad es el patrón demográfico que menos aporta. Para la población “Machiche” el valor es prácticamente nulo, mientras que para la población “Xochiltepec” la fecundidad contribuye con alrededor del 2%. Los datos de

elasticidad concuerdan con lo encontrado para otras especies de *Agave* (Illsley *et al.*, 2007; Jiménez, en proceso) y de varias especies de cactáceas de ciclo de vida largo (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003).

Simulaciones de extracción para la actividad mezcalera

Al simular el efecto de la cosecha de individuos adultos se observó que los valores de lambda no descienden sustancialmente, aunque éstos ya se encontraban por debajo de la unidad. El descenso de lambda es más notorio en la población “Xochiltepec”. Estos datos concuerdan con los resultados del análisis de elasticidad. En estas simulaciones se disminuyó el valor de la fecundidad y la expresión de λ en la población “Xochiltepec” es relativamente sensible al valor de fecundidad (véase Figura 18). Pareciera que la extracción de individuos adultos no impacta drásticamente a las poblaciones analizadas, aunque aún es prematuro concluir al respecto, pues una de las limitantes de este estudio es que sólo comprendió un año de muestreo en sólo dos poblaciones. De acuerdo con lo reportado por Delgado-Lemus (2008), la percepción de la gente sobre el estado actual de este recurso es de preocupación, y afirman que cada vez tienen que ir mas lejos a colectarlo, lo que indica que en los hechos algunas poblaciones se han extinto y otras se encuentran en proceso de extinguirse. Aunque en el territorio de San Luis Atolotitlán se reportó la presencia de *A. potatorum* en 8 asociaciones vegetales, estas poblaciones están bajo una constante extracción, obteniéndose entre 54% y 87% de los individuos reproductivos, y en algunas poblaciones llegan a extraerse prácticamente todos ellos (Delgado-Lemus, 2008). Las poblaciones de este maguey existentes en terrenos de San Luis Atolotitlán se encuentran realmente muy fragmentadas y bajo una gran presión, y prácticamente no existen poblaciones en buen estado de conservación. Delgado-Lemus (2008) estima que de continuar las prácticas actuales de extracción las poblaciones existentes de esta especie estarán destinadas a desaparecer y durarán el tiempo que requieran para madurar los individuos jóvenes actualmente existentes. De acuerdo con la información obtenida de los extractores locales de San Luis Atolotitlán, esta especie tarda en madurar entre 8 y 12 años.

Alternativas de manejo

Acciones para la recuperación de las poblaciones

Los análisis prospectivos resultan útiles para identificar acciones que permitirían aumentar el valor de lambda en una población bajo aprovechamiento. En el caso de las poblaciones de *Agave potatorum* estudiadas la acción más viable, tomando en cuenta la realidad campesina de esta zona, es la colecta de semillas y la propagación de plántulas en vivero para su posterior reforestación. Esta es una primer conclusión que parte de la consideración del bajo reclutamiento de plantas que ocurre de manera natural, más aún en condiciones perturbadas. Rangel-Landa (2009) realizó un monitoreo de las acciones de repoblación llevadas a cabo por la comunidad de San Luis Atlotitlán desde el 2004. La edad de los individuos utilizados en la repoblación fue de dos años, y el cálculo del promedio del área fotosintética total los sitúa dentro de los rangos de la población “Xochiltepec” entre las categorías de plántulas (P) y juvenil 1 (J1) y para la población “Machiche” entre juvenil 1 (J1) y Juvenil 2 (J2). Cabe mencionar, sin embargo, que estas plantas fueron producidas en vivero y durante su desarrollo se les proporcionó agua y sombra, lo que propició un crecimiento óptimo, que a diferencia de los individuos que crecen de forma silvestre a esa edad, de acuerdo con Jordan & Nobel (1981), se estima que su tamaño sería menor. Se simularon diferentes escenarios de repoblación con base en estas consideraciones, aumentando el número de individuos de estas categorías dentro de la población estudiada y pensando en un área similar al de las parcelas muestreadas (2500 m²), empezando con un aumento de 50, 100, 150, 200 y así sucesivamente hasta encontrar una $\lambda \geq 1$. Las simulaciones de repoblación se realizaron asumiendo que los individuos transplantados fueran plantados en microsítios ideales, de su ambiente particular, es decir bajo nodrizas específicas y con una orientación hacia el norte de la nodriza, como recomienda Rangel-Landa (2009).

En ambos casos los esfuerzos de repoblación simulados que se apegan más a escenarios viables en términos de esfuerzo de producción en vivero y reforestación son insuficientes para alcanzar valores de lambda ≥ 1 . Sin embargo, los valores están muy cercanos a la unidad (0.98 -0.99 “Xochiltepec”, 0.98-0.985 “Machiche”) y podrían resultar de utilidad práctica.

Es recomendable impulsar acciones para restaurar las poblaciones de esta especie, para lo cual es necesario combinar distintas estrategias, como los sugieren Delgado-Lemus (2008) y Rangel-Landa (2009). Y son de gran utilidad las

recomendaciones que se derivan de la experiencia llevada a cabo en Chilapan, Guerrero por la organización Sansekan Tinemi y el Grupo de Estudios Ambientales con *Agave cupreata* (Illsley *et al.*, 2005, 2007).

En particular, sería necesario precisar con más datos de campo el mapa de distribución potencial y abundancia generado por Delgado-Lemus (2008). Se podría así estimar la vocación de aprovechamiento de cada paraje, como base para un ordenamiento de distintas actividades involucradas en restaurar las poblaciones de *A. potatorum*. Por ejemplo, sería posible el ordenamiento de la actividad ganadera, la conservación de fuentes de agua, las áreas en donde se requiere declarar vedas para permitir la regeneración natural, vía semillas, así como las intensidades de extracción de agave que podrían practicarse con un criterio de conservación. Además, en los sitios donde se siga extrayendo es necesario llevar a acabo un sistema de rotación, de manera que se permita la regeneración natural sin alterar el equilibrio de la población. En todas estas acciones, la realización de monitoreos y la acción de proteger individuos semilleros y quizá la dispersión dirigida de semillas a sitios seguros permitiría aumentar la probabilidad de establecimiento y recuperación de las poblaciones.

El seguimiento del vivero comunitario para continuar con los esfuerzos de reforestación año con año es fundamental. Siguiendo las recomendaciones de Rangel-Landa (2009) la edad de la plántula más adecuada al momento de transplantarla es de 2 años y la orientación de la nodriza sobre el individuo es NW, de las cuales Rangel-Landa (2009) ha identificado estas especies: *Euphorbia antisyphilitica*, *Gochnatia hypoleuca*, *Pterostemon rotundifolius*, *Calliandropsis nervosum*, *Dasyllirion serratifolium*, 3 especies de *Dalea* spp. y tres especies de compuestas. Otra de las recomendaciones es experimentar la introducción del agave papalometl en terrenos de cultivo abandonados; es decir, áreas modificadas o degradadas por las diferentes actividades humanas como la agricultura y la ganadería. En éstas se podrían establecer cultivos de esta especie y otras especies útiles nativas (por ejemplo las que producen leña y que también son extraídas para la elaboración de mezcal), sin tener que desmontar la vegetación original. Además se podrían utilizar como cerca viva en terrenos de cultivo activos y linderos de caminos, de esta manera pueden ser útiles de varias maneras reteniendo el suelo de las parcelas, delimitando predios y una vez que florezcan pueden ser utilizados para la elaboración de mezcal o como semilleros. Sin embargo, todas estas opciones aún requieren del desarrollo de tecnología de

propagación en áreas sin cobertura. En particular es necesario experimentar con el manejo de plantas nodrizas así como el uso de métodos de sombra artificial.

Otra opción es experimentar con plantaciones en áreas abiertas de especies de agaves de distribución regional que tengan un ciclo de crecimiento mas corto que *A. potatorum*. Por ejemplo, existen algunas variedades locales de *Agave angustifolia* de rápido crecimiento como el “cincoañero”, el cual resulta ventajoso si se le compara con los 8 a 12 años que tarda un individuo de *A. potatorum* en madurar. Aunque la calidad del mezcal varía entre especies, esta opción permitiría mantener la actividad productora de mezcal y apoyar las estrategias dirigidas a recuperar las poblaciones locales de *A. potatorum*.

CONCLUSIONES

- Existen variantes morfológicas de *Agave potatorum* con respuestas específicas en germinación, establecimiento y crecimiento a los ambientes particulares donde habitan. Aunque no concluyente, la información disponible sugiere la posibilidad de que se traten de adaptaciones a las características de sitios específicos, con un desempeño diferencial en tales ambientes. Por ello, tal información sugiere que estas variantes deben conservarse y manejarse de acuerdo con los ambientes específicos de donde provienen y forman parte del pool genético (recursos genéticos) de esta especie.
- Son necesarios estudios mas detallados sobre la diversidad genética y flujo génico de las poblaciones de esta especie y en particular de sus variantes morfológicas en las diferentes comunidades vegetales donde habita. Un estudio de genética de poblaciones tomando en cuenta diferentes escalas (local y regional) de su distribución, podría aportar información de gran importancia con fines de conservación.
- Son necesarios estudios futuros para abundar en información sobre las variaciones morfológicas y fisiológicas de esta especie. Asimismo, experimentos de transplantes recíprocos y de jardín común, tomando en cuenta gradientes altitudinales y geográficos, los cuales, con la información de genética de poblaciones, permitirían tener una mejor visión sobre la naturaleza de tales variaciones a escalas ecológicas o evolutivas de la especie.
- Se documentaron tasas de reclutamiento muy bajas, para ambas poblaciones, siendo más bajas para la población “Xochiltepec”. Sin embargo la categoría P es la más abundante probablemente como resultado de eventos de abundante precipitación en los años previos al estudio (posiblemente 2001).
- Se registró que ocasionalmente ocurre reproducción vegetativa de individuos jóvenes de esta especie bajo estrés ambiental o por depredación del meristemo principal, evento no documentado previamente en la literatura.
- Se determinó que para las poblaciones analizadas de *Agave potatorum* la permanencia es el parámetro demográfico más importante para el mantenimiento de la población.

- En cuanto a los patrones demográficos, sólo se encontraron diferencias en la regresión que fue mayor en la población “Machiche” dadas las condiciones de alto estrés. Y en cuanto a la fecundidad, fue evidentemente más alta la producción de escapos y semillas en la población “Xochiltepec”, aunque la tasa de reclutamiento fue mayor en la población “Machiche”.
- En general la distribución regional de esta especie está fragmentada y deteriorada por el aprovechamiento de la actividad mezcalera y otras actividades como la agricultura y el pastoreo extensivo, teniendo hoy en día un mosaico de poblaciones locales diezmadas o incluso extintas.
- En ninguna de las poblaciones analizadas se identificaron tasas de extracción que se apegaran a criterios de sustentabilidad. Las lambdas de ambas poblaciones se encuentran cercanas a la unidad pero con tendencia a disminuir, y aún con esfuerzos de reforestación el valor de lambda se mantiene por debajo de la unidad.
- La recuperación de las poblaciones silvestres de esta especie debe ser abordada desde distintas vertientes, apoyándose en la repoblación, protección de semilleros, ordenamiento de la actividad ganadera y mezcalera, surgiendo la necesidad de un programa de ordenamiento territorial.
- La necesidad de crear acuerdos comunitarios es un factor determinante en el diseño, implementación y monitoreo de programas de manejo. Las dimensiones ecológica, biológica, económica y sociocultural, son igualmente importantes para establecer criterios de aprovechamiento y conservación de un recurso colectivo de una planta tan emblemática de nuestro país.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, J. R., H. Charcas Salazar, J.L. Flores Flores,** 2001, El maguey mezcalero potosino, Consejo Potosino de Ciencia y Tecnología, Gobierno del Estado de San Luis Potosí, Instituto de Investigaciones de Zonas Desérticas, Universidad Autónoma de San Luis Potosí.
- Alvarez-Buylla E. R. and M. Martinez-Ramos.** 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree – an evaluation of the climax – pioneer paradigm for tropical rain forest. *Journal of Ecology*. 80: 275-290.
- Arias, A. A., M. T. Valverde y J. Reyes.** 2001. Las plantas de la región de Zapotitlán Salinas, Puebla. Instituto Nacional de Ecología-Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales-Universidad Nacional Autónoma de México. 72 pp.
- Arizaga, S, E. Ezcurra,** 2002, Propagation mechanisms in *Agave macroacantha* (agavaceae), a Tropical arid-land succulent rosette. *American Journal of Botany*, 89(4): 632-641.
- Arizaga, S, E. Ezcurra, E. Peters, F. Ramirez de Arellano, E. Vega.** 2000. Pollination ecology of *Agave macroacantha* (Agavaceae) in a Mexican tropical desert. II. The role of pollinators. *American Journal of Botany*.; 87:1011-1017
- Arizaga, S.** 2000. 3^{er} Informe parcial del proyecto “Manejo y conservación del maguey en Tehuacán, Puebla”.
- Arriaga, L.** 2006. La península de Baja California: Biodiversidad, Conservación y Manejo de sus Recursos Vegetales. En Manejo, Conservación y Restauración de Recursos Naturales en México. 2006. K. Oyama y A. Castillo. UNAM. México D.F.
- Bartolo, M.C.** 2000 Biología reproductiva y procesos de Domesticación de la cactácea columnar *Polaskia Chichipe* Backeberg en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla, México. Tesis de Licenciatura. UMSNH. Morelia Michoacán.
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R.** 1999. Ecología Individuos, Poblaciones y Comunidades, Ediciones Omega, Barcelona.

- Berkes, F., Colding, J. & Folke, C.** 2003. Navigating social-ecological systems. Building resilience for complexity and change. Cambridge university press. Cambridge, England.
- Blanckaert, I., R. L. Swennen, M. Paredes Flores, R. Rosas y R. Lira-Saade.** 2004. Floristic composition, plant uses and management practices in homegardens of San Rafael Coxcatlán, Valley of Tehuacán-Cuicatlán, Mexico. *Journal of Arid Environments*. 57: 39-62
- Boege, E., V. M. Toledo.** 2007. Biodiversidad, recursos genéticos y áreas naturales protegidas. En *Sustentabilidad y desarrollo ambiental: Agenda para el desarrollo*. José Luis Calva. Coordinador. UNAM. PORRUA.
- Brooker, R.W., F. T. Maestre, R.G. Callaway, C. L. Lortie, L. A. Cavieres, G. Kunstler, P. Liancourt, K. Tielbörger, J. M. J. Travis, F. Anthelme, C. Armas, L. Coll, E. Corcket, S. Delzon, E. Forey, Z. Kikvidse, J. Olofsson, F. Pugnaire, C. L. Quiroz, P. Saccone, K. Schiffers, M. Seifan, B. Touzard, R. Michalet.** 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*. 96: 18-34.
- Callaway. R. M., R.W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, C. J. Lortie, R. Michalet, L. Paolini, F. I. Pugnaire, B. Newingham, E. T. Aschehoug, C. Armas, D. Kikodse, B. J. Cook.** 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*. Vol 417.
- Canales, M., T. Hernández, J. Caballero, A. Romo de Vivar, Á. Durán y R. Lira.** 2006. Análisis cuantitativo del conocimiento tradicional de las plantas medicinales en San Rafael, Coxcatlán, Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla, México. *Acta Botanica Mexicana*. 75: 21-43.
- Cardel, Y., V. Rico-Gray, J.G. García-Franco, L.B. Thien.** 1996. Ecological Status of *Beaucarnea gracilis*, and Endemic Species of the Semiarid Tehuacán Valley, México. *Conservation Biology* 11(2). 367-374 pp
- Carmona, A. y C.** 2002. Efecto del proceso de domesticación sobre la variación morfológica de poblaciones de *Polaskia chichipe* Backeberg, Blatt. Suck. (Cactaceae), en el valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla, México. Tesis de Maestría. Universidad de Colima, Colima, México.

- Carmona, A. & Casas, A.** 2005 Management, Phenotypic patterns and domestication of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 60(1): 115-132.
- Castillo, A., y V. M. Toledo.** 2000. Applying ecology in the third world: the case of México. *Biosciencie* 50(1): 66-76.
- Caswell, H.** 1989. *Matrix Populations Models*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Caswell, H.** 2000. Prospective and Retrospective Perturbation analyses: Their roles in conservation biology. The Ecological Society of America
- Challenger, A.** 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad, México.
- Colunga, G. P. and P. F. May** 1997. Morphological variation of henequen (*Agave fourcroydes*, Agavaceae) germplasm and its wild ancestor (*A. angustifolia*) under uniform growth conditions: Diversity and domestication. *American Journal of Botany* 84(11): 1449-1465.
- Colunga, G. M. P.** 1998. Origin, variation, and evolutive tendencies of henequen (*Agave fourcroydes* Lem.). *Boletín de la Sociedad Botánica de Mexico*. Jan. June(62): 109-128.
- Colunga, G. M. P., D. Zizumbo-Villareal.** 2007. Tequila and other *Agave* spirits from west-central Mexico: current germplasm diversity, conservation and origin. [Biodiversity and Conservation](#). 16(6): 1653-1667.
- Conabio,** 2006. *Mezcales y diversidad*, 2ª ed. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Constantino, R M.** 2007. Recursos naturales y sustentabilidad: una perspectiva institucional y de acción colectiva. En *Sustentabilidad y desarrollo ambiental: Agenda para el desarrollo*. José Luis Calva. Coordinador. UNAM, PORRUA.
- Delgado-Lemus, A. M.,** 2008. Aprovechamiento y disponibilidad espacial de *Agave potatorum* en San Luis Atolotitlán, Puebla, México. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México. Morelia, Michoacán, México. 104 pp.

- de Kroon, H.; Plaistier, H van Groenendael, J.M. & Caswell H.** 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67(5):1427-1431.
- de Kroon, H.; van Groenendael, J. & Enrlen, J.** 2000. Elasticity: a review of methods and models limitations. *Ecology* 81(3):607-618
- Dirzo, R. and J. L. Harper.** 1982. Experimental studies on slug-plants interaction. IV The performance of cyanogenic and acyanogenic morphs of *Trifolium repens* in the field. *Journal of ecology*, 70, 119-138.
- Earley, J.** 1997. *Transforming Human Cultura: Social Evolution and the Planetary Crisis*. State University of New York press, Albany.
- Endress, B. A., D. L. Gorchov, M. B. Peterson, E. Padrón Serrano.** 2003. Harvest of the palm *Chamaedorea radicalis*, its effects on leaf production, and implications for sustainable management. *Conservation Biology*. 18: 822-830.
- Echeverría, Y.** 2003. Aspectos etnobotánicos y ecológicos en las comunidades mixtecas de San Pedro Nodón y San Pedro Jocotipac, municipios de Cuicatlán, Oaxaca. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolas de Hidalgo, Mexico. 230 pp.
- Escalante, S., C. Montaña, R. Orellana.** 2004. Demography and potential extractive use of the liana palm *Desmoncus orthacanthos* Martius (Arecaceae), in southern Quintana Roo, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 187: 3-18.
- Estrella-Ruiz, J. P.** 2008. Efecto de la explotación humana en la polinización de *Agave salmiana* y *A. potatorum*, en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Farfán-Heredia, B.** 2006. Evaluación del efecto del manejo silvícola en la dinámica poblacional de *Polaskia chichipe* (Glosselin) Backeberg en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México.
- Flannery, K.** 1986. *Guilá Naquitz, archaic foraging and early agriculture in Oaxaca, México*. Academic Press, Inc. Orlando, Florida.
- Fonseca, U. y P. Palacios.** 2006. Fitogeografía, conservación y usos de las especies del género *Agave* en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.

- Freckleton, R. P., D. M. Silva Matos, M. L. A. Bovi, A.R. Watkinson.** 2003. Predicting the impacts of harvesting using population models: the importance of density-dependence and timing of harvest for a tropical palm tree. *Journal of Applied Ecology*. 40 : 846-858.
- Gallopín G. C.** 2001. Science and Technology, Sustainability and Sustainable development. The economic commission for Latin America and the Caribbean .
- García-Mendoza, A.** 1995 Riqueza y endemismo de la familia Agavaceae en México. In E. Linares, P. Dávila, F. Chiang, R. Bye, and T. Elias [eds.], *Conservación de plantas en peligro de extinción: diferentes enfoques*, 51–75. Universidad Nacional Autónoma de México.
- García-Mendoza, A.J.** 2002. Distribution of *Agave* (Agavaceae) in Mexico. *Cact.Suc.J.* 74,177-188.
- García-Mendoza, A. J.** 2004, Agaváceas. En: A.J. García, M. J. Ordoñez y M. Briones-Salas (eds), *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, Mexico, PP. 159-169.
- García, P. M.** 2004 Reproducción y germinación de *Agave cupreata* Trel & Berger (Agavaceae) En la localidad de Ayahualco, Guerrero.
- Gentry S.H.,** 1998, *Agaves of Continental North America*. The University of Arizona press. Tucson
- Godínez-Álvarez, H., T. Valverde, P. Ortega-Baes.** 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review*. 69(2): 173-203.
- Golubov, J., M.C. Mandujano, S. Arizaga, A. Martínez-Palacios, P. Koleff.** 2007. Inventarios y conservación de Agavaceae y Nolinaceae. pp 133-152. En. Colunga-García, P., A. Larque, L. Eguiarte, D. Zizumbo-Villareal (eds). “En lo ancestral hay futuro: del tequila, los mezcales y otros agaves” CICY-CONACYT-CONABIO-INE.
- Gonzales de Molina, M.** 2004. *Historia y Medio Ambiente*. Jitanjáfora Morelia Editorial.
- Guedje, N. M., J. Lejoly, B. Nkongmeneck, W. Jonkers.** 2003. Population dynamics of *Garcinia lucida* (Clusiaceae) in Cameronian Atlantic forests. *Forest Ecology and Management*, 177: 231-241.

- Guízar, E., C. Mota y R. Ortega.** 2005. Vegetación y plantas útiles en la subregión Filo de Tierra Colorada, Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, México. *Revista de Geografía Agrícola*. 35: 67-92
- Harper, J.L.** 1977. Population biology of plants. Academic press.
- Holling, C.S.** 2003 Foreward: The backloop to sustainability. En: Berkes, F., J. Colding, C. Folk. Navigating Social-Ecological Systems. Building Resilience for Complexity and Change. Cambridge University Press. Cambridge, England.
- Hood, G. M.** 2008. PopTools version 3.0.2. Available on the internet. URL <http://www.cse.csiro.au/poptools>
- Illsley C., T. Gómez, G. Rivera, M del P. Morales, J. García, A. Ojeda, M. Calzada, y S. Mancilla** 2005. Conservacion in situ y manejo campesino de magueyes mezcaleros. Grupo de Estudios Ambientales AC. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. V028. México D.F.
- Illsley, C., E. Vega, I. Pisanty, A. Tlacotempa, P. García, P. Morales, G. Rivera, J. García, V. Jiménez, F. Castro, M. Calzada.** 2007. Maguey papalote: hacia el manejo campesino sustentable de un recurso colectivo en el trópico seco de Guerrero, México. pp 319-338. En: Colunga-García, P., A. Larque, L. Eguiarte, D. Zizumbo-Villareal (eds). "En lo ancestral hay futuro: del tequila, los mezcales y otros agaves" CICY-CONACYT-CONABIO-INE.
- Jordan, P. W. and P.S. Nobel** 1979. Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agaveaceae) in the Northwestern Sonoran Desert. *American Journal of Botany*. 66(9): 1079-1084
- Jordan, P. W. and P. S. Nobel.** 1981. Seedling establishment of *Ferocactus achantodes* in relation to drought. *Ecology* 62(4): 901-906.
- Krebs, J.**1978. Ecology the experimental analysis of distribution and abundance. Harper & Row. New York, USA.
- Lambers, H., S. Chapin III, T. L. Pons.** 2006. Plant Physiological Ecology. Springer. USA
- Leftkovich, L** 1965. The study of Population Growth in Organisms grouped by stages. *Biometric*. 21: 1-18

- Lele, Sharachchandra.** 2000. "Godsend, Slight of Hand, or Just Muddling Through: Joint Water and Forest Management in India." Overseas Development Institute, London, U.K. (Natural Resource Perspectives, no.53).
- Mac Neish, R.** 1992. The origins of agriculture and Settled life. University of Oklahoma Press. Norman and London. Oklahoma.
- MacNeish, R.S.** 1967. A summary of the subsistence. In: Byers, D.S. (ed). The prehistory of the Tehuacán Valley. Volume one: Environment and subsistence. University of Texas Press. Austin, Texas. Pp: 290-331.
- Manson, R. H.** 2004. Los servicios hidrológicos y la conservación de los bosques en México. Madera y Bosques. 10(1): 3-20.
- Martínez-Ballesté, A., Martorell, C., Martínez-Ramos, M. y Caballero, J.** 2005. Applying retrospective demographic models to assess sustainable use: The Maya management of xa'an palms. *Ecology and Society*. 10(2): 17.
- Martínez-Yrizar, A., J. M. Maas, L. A. Pérez-Jimenez, J. Sarukhan.** 1996. Net Primary Productivity of a Tropical Deciduous Forest Ecosystem in Western Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 12: 169-175.
- Martínez-Ramos M., E. Alvarez-Buylla, J. Sarukan, D. Pinero.** 1988. Treefall age Determination and Gap Dynamics in a tropical forest. *The Journal of Ecology*. 78(3), 700-716.
- Masera O., S. López-Ridaura.** 2000. Sustentabilidad y sistemas campesinos. Cinco experiencias del México rural. Ed. Mundi-Prensa, GIRA, UNAM, PUMA. México.
- Maass, J.M., M. Astier, A. Burgos.** 2007. Hacia un programa nacional de manejo sustentable de ecosistemas en México. En *Sustentabilidad y desarrollo ambiental: Agenda para el desarrollo*. José Luis Calva. Coordinador. UNAM, PORRUA.
- Maass, J. M., A. Martínez-Yrizar, C. Patino, J. Sarukhan.** 2002. Distribution and Annual Net Accumulation of Above-Ground Dead Phytomass and Its Influence on Throughfall Quality in a Mexican Tropical Deciduous Forest Ecosystem. *Journal of Tropical Ecology*. 18: 821-834.
- Muñoz-Piña C., A. Guevara, J.M. Torres, J. Braña.** 2005. Paying for the Hydrological Services of Mexico's Forest: analysis, negotiations and results. Instituto Nacional de Ecología.

- Nobel, P. S.** 1977a. Water relations of flowering of *Agave deserti*. *Botanical Gazette*, 138: 1-6
- Nobel S. Park**, 1988. Environmental biology of agaves and cacti. Cambridge University Press.
- Olmsted, I y Alvarez-Buylla.** 1995. Sustainable Harvesting of Tropical Trees: Demography and Matrix Models of two Palm Species in Mexico. *Ecological Applications* 5:484-500.
- Ornelas, J. F., M. Ordano, A. Hernandez, J. C. Lopez, L. Mendoza, Y Perroni.** 2002. Nectar oasis produced by *Agave marmorata* Roetzl. (Agavaceae), lead to spatial and temporal segregation among nectarivores, in the Tehuacán Valley.
- Ortega, F.P.** 2001. Demografía de la cactácea columnar *Escontria chiotilla*. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México
- Oyama, K.,** 1990. Variation on Grow and Reproduction of the Neotropical Dioecious Palm *Chamedorea tepejilote*. *Journal of Ecology*. 78(3), 648-663.
- Pardo, J.** 2001. Diagnóstico de las plantas silvestres, arvenses y ruderales que son empleadas como alimento por habitantes de cuatro localidades del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 175 pp.
- Paredes, M.** 2001. Contribución al estudio etnobotánico de la flora útil de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 109 pp.
- Paredes, M., R. Lira y P. D. Dávila.** 2007. Estudio etnobotánico de Zapotitlán Salinas, Puebla. *Acta Botánica Mexicana*. 79:13-61
- Pérez-Negrón, E.** 2001. Etnobotánica y aspectos ecológicos de las plantas útiles de Santiago Quiotepec, Cuicatlán, Oaxaca. Tesis de licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México. 272pp
- Pérez-Negrón, E. y A. Casas.** 2007. Use, extraction rates and spatial availability of plant resources in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico: The case of Quiotepec, Oaxaca. *Journal of Arid Environments* 70(2): 356-379.
- Pierson E. A., R. M. Turner.** 1998. An 85-year study of saguaro (*Carnegiea gigantea*) demography. *Ecology*, 79(8) 2672-2693.
- Root, T. L., J. T. Price, K. R. Hall, S. H. Schneider, C. Rosenzweig, J. A. Pounds.** 2003 Fingerprints of global warming on wild animal and plants. *Nature*. 421:
- Pounds, A., R. Puschendorf.** 2004. Clouded Futures. *Nature*. 427: 107-109 57-60.
- Quiroz J.** 2000. Lo que quería saber del mezcal y temía preguntar. Oaxaca, México.

- Rangel-Landa, S.** 2009, Germinación y establecimiento de *Agave potatorum* Zucc. En el Valle de Tehuacán: Bases ecológicas para la reforestación. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México. Morelia Michoacán, México. 108 pp.
- Rangel-Landa, S. y R. Lemus** 2002. Aspectos etnobotánicos y ecológicos de los recursos vegetales entre los Ixcatecos de Santa María Ixcatlan, Oaxaca, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán. México. 208 pp.
- Reyes J., I. Brachet, J. Perez, A. Gutiérrez,** 2004. Cactáceas y otras plantas nativas de la cañada Cuicatlán, Oaxaca
- Ruesga, S. M. y G. Durán.** 2000. Empresa y medio ambiente. Pirámide. Madrid.
- Ruiz-Corral A., E. Pimienta-Barrios y J. Zañudo-Hernández** 2002. Regiones térmicas óptimas y marginales para el cultivo de *Agave tequilana* en el estado de Jalisco. *Agrociencia* 36(1): 41-53.
- Rzedowski, C. G., Rzedowski, J.,** 2001. Flora Fanerogámica del Valle de México, Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Segarra, J., J. Raventós, M. Acevedo.** 2005. Growth of tropical savanna grass plants in competition: A shoot population model. *Ecological Modelling*. 189:270-288.
- Serra-Puche, M.C., J.C. Lazcano A.** 2006. Mezcal yesterday and today. *Voices of México*. CISAN-UNAM. No. 75, pp. 43-47.
- Silvertown, J., M. Franco, E. Menges.** 1996. Interpretation of elasticity Matrices as an Aid to the Management of Plant Populations for Conservation. *Conservation Biology*, Vol. 10, No. 2, 591 – 597.
- Taiz L., E. Zeiger.** 2002. Plant physiology. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Ticktin, T., P. Nantel.** 2004. Dynamics of harvested populations of the tropical understory herb *Aechmea magdalenae* in old growth versus secondary forests. *Biological Conservation*, 120: 461-470.
- Ticktin, T., P. Nantel, F. Ramirez, T. Johns.** 2001. Effects of Variation On Harvest Limits for Nontimber Forest Species in Mexico. *Conservation Biology*. 18: 691-705.
- Thomas, C. D., A. Cameron, R. E. Green, M. Bakkenes, L.J. Beaumont, Y. C. Collingham, B. F. N. Erasmus, M. Ferreira de Siqueira, A. Grainger, L. Ana, L. Hughes, B. Huntley,**

- A.S. van Jaarsveld, G. H. Midgley, L. Miles, M. A. Ortega-Huerta, A. T. Peterson, O. L. Phillips, S. E. Williams.** 2004. Extinction risk from climate change. *Nature*. 427: 145-148.
- Torres I.** 2004. Aspectos etnobotánicos y ecológicos de los recursos vegetales en la comunidad de San Luis Atolotitlán, Municipio de Caltepec, Puebla, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México. 204 pp.
- Vargas-Ponce, O. D. Zizumbo-Villareal, P. Colunga-García,** 2007. Agaves mezcaleros en el centro-occidente de México: diversidad, relaciones genéticas y mantenimiento in situ. Simposio Manejo de recursos genéticos vegetales. XVII Congreso mexicano de botánica, Zacatecas, Zacatecas, México,.
- Vargas-Ponce, O.,** 2007. Diversidad y relaciones genéticas del complejo *Agave angustifolia* Haw. y los agaves mezcaleros del occidente de México. Tesis de Doctorado. Centro de investigación científica de Yucatán, A.C.
- Valiente-Banuet, A., A. Vital, M. Verdu, R. M. Callaway.** 2006. Modern quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient tertiary lineages. *The national academy of sciences*, Vol 103, N° 45.
- Valiente-Banuet, A., M.C, Arizmendi, A. Rojas-Martínez, A. Casas, H. Godínez-Alvarez, C. Silva, P. Davila-Aranda,** 2002, Biotic interactions and population dynamics of columnar cacti pp. 225-240 . En *Columnar cacti and their mutualist, Evolution, ecology and consevation*, Edited by Theodore H Fleming and A. Valiente-Banuet, the University of Arizona press, 371 pp.
- Valiente-Banuet, A., A. Casas, A. Alcantara, P. Dávila, N. Flores-Hernandez, M.C. Arizmendi, J.L. Villaseñor y J. Ortega-Ramírez.** 2000. La vegetación del Valle de Tehuacán – Cuicatlán. *Bol. Soc. Bot. México* 67: 24 – 74
- Verhoek, S.** 1998. Agavaceae. In: K. Kubitzki (ed.). *The Families and genera of vascular plants III: flowering plants. Monocotyledons, Liliaceae (except Orchidaceae)*. Springer. pp. 60-70.
- Zapata, L., L. Peña-Chocarro.** 1998. La historia del bosque y su explotación en el pasado: evidencia arqueológica y etnográfica. *Zainak*, 17: 87-99.
- Zizumbo-Villarreal, D., P. Colunga-GarcíaMarín.** 2007. La introducción de la destilación y el origen de los mezcales en el occidente de México. 85-112. En: Colunga-García, P., A.

Larque, L. Eguiarte, D. Zizumbo-Villareal (eds). "En lo ancestral hay futuro: del tequila, los mezcales y otros agaves" CICY-CONACYT-CONABIO-INE.

Zuidema, P., R. Boot. 2002. Demography of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa*) in the Bolivian Amazon: impact of seed extraction on recruitment and population dynamics. *Journal of Tropical Ecology*, 18: 1-31.