



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA POBLACIONAL DE AGAVE ANGUSTIFOLIA EN LA
REGIÓN DE XOCHICALCO, MORELOS: EVALUACIÓN
DE SU POTENCIAL PARA LA RESTAURACIÓN ECOLÓGICA.

T E S I S

QUE PRESENTA EL

BIOL. LUIS ANTONIO ARIAS MEDELLÍN

PARA OBTENER EL TÍTULO DE

MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)



DIRECTORA DE TESIS:
DRA. MA. TERESA VALVERDE VALDÉS

2011



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/0285/11

ASUNTO: Oficio de Jurado

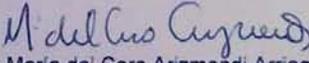
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **28 de febrero de 2011** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del (la) alumno (a) **ARIAS MEDELLÍN LUIS ANTONIO** con número de cuenta **509021122** con la tesis titulada "**Ecología poblacional de *Agave angustifolia* en la región de Xochicalco, Morelos: una evaluación de su potencial para la restauración ecológica.**", realizada bajo la dirección del (la) **DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS:**

Presidente: DR. DIEGO RAFAEL PÉREZ SALICRUP
Vocal: DR. OSCAR LUIS BRIONES VILLARREAL
Secretario: DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS
Suplente: DR. RAFAEL LIRA SAADE
Suplente: DRA. MA. DEL CONSUELO BONFIL SANDERS

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 19 de mayo de 2011


Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa



MCAA/MJFM/ASR/grf*

Agradecimientos

A mis padres, por apoyarme siempre para que llevara a cabo mis estudios.

A mi familia, por estar siempre conmigo.

A todas las personas que me ayudaron en la colecta de datos en el campo, especialmente mi padre que estuvo en la mayoría de ellas.

A mi tutora, Tere Valverde, por ser tan buena persona, amiga y una excelente profesora e investigadora.

Al Dr. Oscar Briones, por el apoyo que me brindó durante la realización de mi estancia de investigación en el Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz.

Al Dr. Carlos Martorell, por su ayuda en algunos análisis demográficos.

A los miembros del comité tutorial, por los valiosos comentarios y correcciones que aportaron.

A la Comisión Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por brindarme una beca durante la realización de mis estudios.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por brindarme la oportunidad de estudiar en esta excelente universidad y por todo el apoyo que siempre me brindó.

Resumen

La restauración ecológica busca iniciar y acelerar la sucesión vegetal mediante la intervención humana en sitios donde no está ocurriendo en forma natural. Para ello se pueden utilizar especies nativas, las cuales poseen ciertas ventajas sobre las especies exóticas. En este trabajo se busca evaluar el potencial de *Agave angustifolia* para usarse como especie para la restauración en zonas perturbadas, por lo que se realizó un estudio demográfico en un sitio conservado (Xochicalco) y un sitio perturbado (Tembembe) de bosque tropical caducifolio en Morelos. En los dos sitios se marcaron individuos de *A. angustifolia* en el 2009 y 2010, se les midió el diámetro de la roseta y se buscaron nuevos individuos reclutados de forma sexual y clonal. A los individuos reproductivos se les contó el número de frutos y semillas para estimar la cantidad de semillas por individuo. Se realizaron experimentos de germinación en la temporada de lluvias del 2010 en dos condiciones de campo: bajo la sombra de un árbol y en sitios expuestos con semillas recolectadas de cada sitio. En el 2009 se introdujeron plántulas de agaves chicos ($6.86 \pm$ d.e. 0.19 cm la longitud de la hoja más larga) y grandes ($3.89 \pm$ d.e. 0.30 cm) reproducidas en invernadero en dos tratamientos (bajo la sombra de un árbol y en sitios expuestos) y se siguió su supervivencia y crecimiento mensualmente durante un año.

La densidad de individuos en Xochicalco ($5.90 \pm$ d.e. 3.60 individuos/100 m²) fue significativamente mayor que en Tembembe ($2.40 \pm$ d.e. 1.80 individuos/100 m²). La estructura de tamaños entre años no difirió en ambos sitios. En Xochicalco, la mayoría de las plántulas -sin importar el tratamiento ni el tamaño- murieron, mientras que en Tembembe sobrevivieron plántulas de todos los tratamientos y tamaños. La germinación en campo en Xochicalco fue mayor bajo la sombra de un árbol, mientras que en Tembembe fue similar en ambos tratamientos. La tasa finita de crecimiento fue mayor en Tembembe (1.26, I.C._{.95%} de 0.952 a 1.452) que en Xochicalco (1.20, el I.C._{.95%} de 1.061 a 1.340). La estructura estable de tamaños esperada difirió significativamente de la observada en los dos sitios. Las matrices de elasticidad mostraron que en los dos sitios de estudio los procesos demográficos más importantes fueron el crecimiento y la permanencia de individuos. Los experimentos de respuesta de tabla de vida revelaron que las diferencias entre ambos sitios se debieron a una mayor fecundidad y menor tasa de crecimiento en Tembembe. Las simulaciones numéricas del corte de escapos de individuos reproductivos mostraron que la consecuente reducción de la fecundidad al 100% reduce la tasa finita de crecimiento a $\lambda = 0.989$, mientras que la simulación de la introducción de plántulas y del aumento de la fecundidad la aumentan. Los resultados indican que las poblaciones de *A. angustifolia* tienen un potencial de crecimiento poblacional por lo que pueden ser especies útiles para la restauración.

Adicionalmente, se realizó un experimento en laboratorio para observar el cambio de metabolismo fotosintético en plántulas de *A. angustifolia*. Para ello se germinaron mensualmente en invernadero utilizando tierra negra y agrolita en proporción 3:1 plántulas entre abril y julio de 2010 y se les aplicaron dos tratamientos de riego: a) una vez cada semana, y b) una vez cada dos semanas. El 24 y 25 de agosto a las 8:00 p.m. y 8:00 a.m., respectivamente, se tomó aproximadamente un gramo de muestra de tejido fresco de cada tratamiento y de cada mes; las muestras se analizaron en laboratorio para observar el cambio de acidez entre la mañana y tarde. La mayor acidez siempre se observó en la mañana sin importar el mes ni el tratamiento, pero esas diferencias solo fueron significativas en las plántulas de dos meses de edad regadas una vez por semana. No se encontraron diferencias significativas entre tratamientos de riego y las distintas edades de las plántulas. Estos resultados indican que, a los cuatro meses, las plántulas de *A. angustifolia* no presentan un metabolismo ácido de las crassuláceas, aunque se observó una tendencia de una mayor acidez en plántulas con mayor edad.

Abstract

A demographic study was conducted to evaluate the potential of *Agave angustifolia* for ecological restoration activities. The survival and growth of seedlings, juveniles and adults was followed in two localities: a well-preserved site (Xochicalco) and a disturbed site (Tembembe) in a seasonally dry tropical forest in the Mexican state of Morelos. At both sites individuals were marked in 2009, their rosettes were measured and their leaves were counted. The following year the same measurements were taken and the new recruits (from both sexual and clonal origin) were counted. Fruit and seed production was evaluated in reproductive individuals to estimate fecundity values. Additionally, seed germination and seedling survival experiments were carried out in the field, under the shade of nurse plants and in exposed sites; in the seedling survival experiments, seedlings of two different initial sizes were used.

The population structure (subdivided in size classes, according to rosette diameter) was dominated by individuals in categories 4 and 5 in both sites. Seedling mortality was higher in Xochicalco regardless of seedling initial size and the presence/absence of a nurse plant, while in Tembembe a higher number of seedlings survived, especially under the shadow of nurse plants. Seed germination was also higher in Tembembe than in Xochicalco; in the latter there was a positive effect of nurse plants, while in Tembembe the effect of nurse plants on seed germination was negligible. As a result of these differences between sites, the finite rate of population increase was higher in Tembembe ($\lambda_T=1.26$, C.I._{95%} from 0.952 to 1.452) than in Xochicalco ($\lambda_X=1.20$, C.I._{95%} from 1.061 to 1.340). Elasticity matrices showed that stasis and growth were the demographic processes on which λ depended the most. Life table response experiments (LTRE) showed that the differences in the demographic behavior of *A. angustifolia* in the two sites were due to a lower fecundity in Xochicalco and higher stasis values in Tembembe. The numerical exercises simulating the harvest of inflorescences (as when plants are used for the production of alcoholic beverages) showed that λ did not drop below unity even when all inflorescences were eliminated, as plants also show clonal spread. On the other hand, the simulated introduction of seedlings produced a substantial rise in λ .

An experiment was conducted to evaluate the type of photosynthetic metabolism (CAM or C₃) displayed by *Agave angustifolia* seedlings of different ages (0 to 4 months old) and subjected to different watering frequencies (every week or every two weeks). Tissue samples were taken from seedlings in the morning and in the early evening and their pH was measured to observe whether their acidity changed. There were differences in acidity between morning and evening only in two month old seedlings watered every week. The ΔA values (difference in acidity between morning and evening) were not affected by the experimental factors. These results show that *A. angustifolia* seedlings did not display a CAM metabolism, and that their photosynthetic metabolism was not affected by the water treatment or the age of seedlings.

The results of this study suggest that the *A. angustifolia* population is growing in both study sites; the fact that the population in the disturbed site had a higher λ value than that of the well preserved site, indicates that this species could be successfully used in ecological restoration programs.

Índice

	Pág.
1. Introducción.....	1
1.1 Los estudios demográficos.....	4
1.2 Demografía de agaváceas.....	10
1.3 Respuesta demográfica de los agaves al disturbio.....	13
1.4 Ecofisiología de plantas con metabolismo CAM.....	15
1.5 Objetivos.....	20
2. Métodos.....	22
2.1 Sitios de estudio.....	22
2.2 Especie de estudio.....	26
2.3 Trabajo de campo.....	29
2.3.1 Fases tempranas.....	29
2.3.2 Demografía.....	31
2.4 Construcción y análisis de las matrices de proyección Poblacional.....	33
2.5 Análisis de perturbación prospectivos y retrospectivos.....	36
2.5.1 Análisis prospectivo: sensibilidad y elasticidad.....	36
2.5.2 Análisis retrospectivo: experimentos de respuesta de tabla de vida (ERTV).....	37
2.5.3 Simulaciones numéricas.....	37
2.6 Análisis experimental del metabolismo fotosintético.....	39
2.7 Análisis estadísticos.....	41

3. Resultados.....	43
3.1 Densidad y estructura poblacional.....	43
3.2 Fases tempranas.....	48
3.2.1 Germinación de semillas.....	48
3.2.2 Supervivencia de plántulas.....	50
3.3 Demografía matricial.....	57
3.3.1 Análisis de elasticidad (análisis de perturbación prospectivos.....	62
3.3.2 Experimentos de Respuesta de Tabla de Vida (análisis de perturbación retrospectivos).....	64
3.3.3 Efectos del manejo: simulaciones numéricas.....	67
3.4 Metabolismo fotosintético de las plántulas de <i>Agave</i> <i>angustifolia</i>	69
4. Discusión.....	73
4.1 Etapas tempranas.....	73
4.2 Estructura y dinámica poblacional.....	81
4.3 Implicaciones para la restauración.....	93
5. Conclusiones.....	97
6. Literatura citada.....	99
Apéndices.....	114

1. Introducción

Entre los ecosistemas bien representados en México, se encuentra el Bosque Tropical Caducifolio (BTC) (Rzedowski, 1978), el cual ocupa aproximadamente el 8.2% del territorio mexicano (Trejo, 1998). Los BTCs de México poseen una gran diversidad florística, con aproximadamente 76 familias y 368 géneros representados en ellos (Trejo, 1998). La familia Agavaceae forma parte de esta diversidad, ya que varias especies de agaváceas están asociadas a los BTCs. México es un país importante en cuanto a diversidad de agaváceas, pues posee alrededor de 225 especies de esta familia, de las cuales el 55% son endémicas del país (García-Mendoza y Galván, 1995; Franco, 1995).

La mayor parte del territorio del estado de Morelos está representado por BTC. Se calcula que este ecosistema tenía una cobertura original de 2,843 km² en este estado. Sin embargo, para 1973 quedaba sólo el 49% (1,384 km²) del total original, y en el período comprendido entre 1973 y 1989 desapareció cerca del 21% de la cobertura que existía en 1973 (Trejo, 1998). Algunas de las actividades que ocasionaron la reducción de cobertura vegetal fueron la creación de pastizales para la ganadería, la apertura de campos de cultivo y la extracción de leña (Dorado *et al.*, 2005). Se cree que si dichas actividades continúan creciendo al ritmo que lo han estado haciendo en la última década, la cobertura del BTC en el estado de Morelos podría disminuir dramáticamente y la diversidad de estos ecosistemas en la región podría verse intensamente mermada. Es importante, en este contexto, proponer y llevar a cabo proyectos de investigación sobre los

recursos renovables nativos que sustenten proyectos de restauración (Bonfil *et al.*, 2004).

En general, las perturbaciones crean parches con características microclimáticas contrastantes en comparación con la vegetación original. En los sitios con vegetación (ambientes “cerrados”) prevalece un microclima con una baja radiación solar al nivel del suelo, alta concentración de compuestos orgánicos, gran acumulación de hojarasca, alta tasa de infiltración de agua, una mayor humedad en el suelo y una gran actividad microbiana en el suelo en comparación con los sitios sin vegetación (ambientes “abiertos”; Rostagno *et al.*, 1991). La ausencia de vegetación hace de los sitios abiertos lugares extremos en cuanto a sus condiciones microclimáticas al nivel del suelo (Arriaga *et al.*, 1993; Mauchamp *et al.*, 1993; Montaña *et al.*, 1996; Rodríguez y Ezcurra, 2000). Dichas condiciones pueden tener efectos positivos o negativos en el establecimiento, la supervivencia y el crecimiento de los elementos nativos de la vegetación.

La restauración ecológica es una herramienta que mediante la intervención humana, busca iniciar y acelerar la sucesión vegetal en sitios donde no está ocurriendo en forma natural, con el objeto de restablecer las funciones y los procesos ecológicos que había antes que ocurriera una perturbación (Luken, 1990; Noss, 1990; Lamb, 1998; Lessica y Allendorf, 1999). Para lograr esto, se pueden introducir especies exóticas o nativas (Montalvo *et al.*, 1997; Lamb, 1998; Lessica y Allendorf, 1999; D’Antonio y Meyerson, 2002). Las especies exóticas pueden ser una solución en sitios muy degradados, ya que poseen altas tasas de crecimiento y se pueden establecer en lugares donde las especies nativas no lo harían, facilitando el establecimiento de plantas de la región y evitando la erosión

del suelo (Lamb, 1998; D'Antonio y Meyerson, 2002). Sin embargo, una vez que han cumplido su función, su remoción puede ser difícil (i.e. persisten en el banco de semillas) y a largo plazo pueden tener efectos negativos en el ecosistema, como el desplazamiento de especies nativas, contaminación del lote genético de las poblaciones naturales, cambios en la biogeoquímica del suelo y alteración de las funciones del ecosistema (D'Antonio y Meyerson, 2002). Por lo tanto, su utilización para llevar a cabo trabajos de restauración debe llevarse con cuidado.

Una mejor alternativa es la utilización de especies nativas, que poseen algunas ventajas, ya que usualmente no son agresivas, pueden atraer fauna local debido a que les proveen de alimento (Lamb, 1998) y están adaptadas a las condiciones climáticas del lugar (Montalvo *et al.*, 1997). Especies nativas como los agaves se han utilizado con el objeto de detener la cantidad de sedimento y disipar la velocidad de las aguas de escorrentías. (Monte, en prensa). Por ejemplo, en un bosque de encino en San Luis Potosí se utilizó *Agave salmiana* y *A. scabra*, que son especies nativas de dicha región, para aminorar la erosión del suelo, mostrando ser efectivos en la detención de sedimentos y disminución de la velocidad de aguas de escorrentías, además de que presentaron una supervivencia del 95% ocho meses después de ser introducidas (Sinisterra *et al.*, 2011). Otro aspecto positivo en este estudio fue que la inversión de capital para la restauración de esta microcuenca utilizando especies nativas resultó ser siete veces menor comparado con el costo de construcción de cercas hechas a base de piedras (Sinisterra *et al.*, 2011). Debido a que los agaves pueden ser utilizados para la restauración de un sitio perturbado, el presente trabajo busca evaluar el potencial de *Agave angustifolia* Haw., una especie nativa y de amplia distribución

en la BTC de Morelos y en México, para la restauración ecológica mediante la realización de estudios demográficos y fisiológicos.

1.1 Los estudios demográficos

Una población es un grupo de organismos de la misma especie que coexiste en un mismo espacio (Krebs, 1985). El estudio de la dinámica de una población consiste en conocer el número de individuos que conforman una población y comprender cómo cambia este número a través del tiempo (Caswell, 1989; Lemos *et al.*, 2005). La manera más sencilla de estudiar cómo ocurre este cambio es a través de analizar el número de muertes y de nacimientos en una población en un lapso de tiempo determinado (Krebs, 1985; Lemos *et al.*, 2005). De esta forma, se puede estimar el número de individuos que presentará la población en el futuro, utilizando el siguiente razonamiento:

$$N_{t+1} = N_t + B - D \quad (1)$$

donde N_t es el número inicial (en el tiempo t) de individuos de la población; N_{t+1} es el número de individuos en el futuro (en el tiempo $t+1$); B es el número de nacimientos; y D es el número de muertes. Aunque este modelo encierra lo fundamental de los procesos que determinan los cambios en el tamaño poblacional, es de muy poca utilidad cuando se quiere estudiar poblaciones naturales, en gran medida porque son entidades complejas que presentan organismos de diferentes categorías de edad o de tamaño, las cuales realizan distintas contribuciones demográficas al crecimiento de la población (Caswell, 1989; Caswell, 1996; Tuljapurkar y Caswell, 1997). Por esta razón, se han desarrollado métodos de análisis demográfico que permiten detallar la dinámica

poblacional a partir de una información más desglosada del comportamiento de la misma. Uno de estos métodos son las matrices de proyección poblacional (Begon *et al.*, 1996; Caswell, 1989; Tuljapurkar y Caswell, 1997; Caswell, 2001).

Una matriz de proyección poblacional se construye a partir de los datos de los destinos demográficos de una muestra de individuos de una población, los cuales están subdivididos en clases de edades, de tamaños, de estadios de desarrollo o de alguna otra variable de estado. El que este modelo tome en cuenta la división de una población en categorías es importante, ya que un mismo factor ambiental puede afectar de distinta manera a cada categoría y, en consecuencia, la dinámica poblacional. La matriz concentra la información sobre las principales tasas vitales de cada categoría (crecimiento, retrogresión, permanencia y fecundidad) en un determinado lapso de tiempo (Begon *et al.*, 1996; Caswell, 1989; Caswell, 1996; Tuljapurkar y Caswell, 1997; Caswell, 2001; Lemos *et al.*, 2005). Al multiplicar esta matriz A por el vector del número de individuos en cada categoría en un tiempo inicial $n_{(t)}$, se obtiene otro vector con el número de individuos al siguiente tiempo $N_{(t+1)}$:

$$N_{(t+1)} = An_{(t)} \quad (2)$$

La matriz de proyección poblacional posee propiedades matemáticas que corresponden a variables demográficas importantes de la población que representa. Una de ellas es la tasa finita de crecimiento poblacional λ , la cual es el valor propio (o eigen-valor) dominante de la matriz. El valor de λ indica si una población se encuentra en aumento ($\lambda > 1$), en disminución ($\lambda < 1$) o estable ($\lambda = 1$). Para obtener este parámetro, generalmente se utiliza el método de potencias, que consiste en multiplicar la matriz poblacional por un vector que contiene el

número de individuos en cada categoría en el tiempo t . Esto da como resultado un nuevo vector que proyecta el número de individuos en cada categoría en el tiempo $t+1$. Esta operación se repite con los vectores que van resultando, hasta llegar al momento en el que la proporcionalidad interna de los vectores resultantes ya no cambia. En este momento, la población proyectada estará creciendo a una tasa fija λ , valor al que convergería la población de mantenerse constante su comportamiento demográfico (Tuljapurkar y Caswell, 1997; Caswell, 2001; Lemos *et al.*, 2005).

Otra variable demográfica que se obtiene a partir de la matriz es la estructura estable de estadios (w ; que es equivalente al vector propio o eigen-vector derecho de la matriz) y el valor reproductivo (v ; que corresponde al vector propio o eigen-vector izquierdo de la matriz). La estructura estable de estadios indica la proporción de individuos en cada estadio que habría cuando λ alcanzara un valor estable. El valor reproductivo es una medida que relaciona la probabilidad de un organismo de llegar a una clase dada y su capacidad de reproducirse cuando alcanza esa clase. Ambos valores se obtienen iterando la matriz hasta que sus proporciones internas no cambien (Tuljapurkar y Caswell, 1997; Caswell, 2001; Lemos *et al.*, 2005).

Una vez obtenida la matriz de proyección poblacional, es de relevancia para la planeación de proyectos de conservación o restauración saber el efecto que tendría el modificar las tasas vitales sobre la λ (Tuljapurkar y Caswell, 1997; Caswell, 2000; Caswell, 2001; Lemos *et al.*, 2005). Un método utilizado para saber dicho efecto son los análisis prospectivos, los cuales se dividen en dos tipos. Uno de ellos es el análisis de sensibilidad, que mide el impacto que tendría en λ el

realizar cambios absolutos en las entradas de la matriz mediante la siguiente fórmula (de Kroon *et al.*, 1986; Tuljapurkar y Caswell, 1997; Caswell, 2000; Caswell, 2001; Lemos *et al.*, 2005):

$$s_{ij} = v_i w_j / \langle v w \rangle \quad (3)$$

donde s_{ij} es la sensibilidad, v es el eigen-vector izquierdo de la matriz y w es el eigen-vector derecho de la matriz.

Aunque la sensibilidad es de utilidad para saber la respuesta de λ cuando se modifican los valores de la matriz, presenta dos problemas (de Kroon *et al.*, 1986). Uno de ellos es que algunas entradas de la matriz están medidas en distintas escalas. Por ejemplo, la supervivencia adquiere valores que no exceden la unidad mientras que la fecundidad sí, por lo que cambios de unidades en la supervivencia serían mayores que cambios que se realicen usando la misma unidad en la fecundidad. Por lo tanto, una medida de la sensibilidad en una escala proporcional sería más adecuada (de Kroon *et al.*, 1986).

Otro problema surge cuando se analiza la matriz de sensibilidades (de Kroon *et al.*, 1986). Una alta sensibilidad de una entrada de la matriz significa que cambios pequeños en esa entrada tendrán cambios grandes en λ . Sin embargo, la sensibilidad no mide las contribuciones de esa entrada sobre λ , por lo que pueden existir valores de sensibilidad en entradas de la matriz que son cero o que describen transiciones biológicamente imposibles. Por lo tanto, se necesita una media que tome en cuenta las contribuciones de las tasas vitales sobre λ (de Kroon *et al.*, 1986).

Para resolver estos problemas se crearon los análisis de elasticidad que miden cambios proporcionales en λ como consecuencia de cambios

proporcionales una entrada de la matriz. Además, la elasticidad cuantifica la contribución en una entrada de la matriz sobre λ . Para llevar a cabo este análisis se utiliza la siguiente fórmula (de Kroon *et al.*, 1986; Tuljapurkar y Caswell, 1997; Caswell, 2000; Caswell, 2001; Lemos *et al.*, 2005):

$$e_{ij} = a_{ij} / \lambda (s_{ij}) \quad (4)$$

donde e_{ij} es la elasticidad, a_{ij} es la entrada de una matriz, λ es la tasa finita de crecimiento poblacional y s_{ij} es la sensibilidad. La matriz de elasticidades tiene la propiedad de que la suma de todas sus componentes siempre es igual a la unidad, por lo que cada entrada de esta matriz se puede interpretar como la contribución proporcional de cada a_{ij} al valor de λ .

Los análisis prospectivos nos ayudan a tener una idea del cambio que λ tendría si se modificaran las tasas vitales de la matriz, pero no brinda información de qué tasas vitales son las que contribuyeron a la variación real de λ (Caswell, 1989; Tuljapurkar y Caswell, 1997; Caswell, 2000, Caswell, 2001). Para ello se han diseñado los análisis retrospectivos que mediante los Experimentos de Respuesta de Tabla de Vida (ERTV) resuelven dicho problema. Al ser λ un escalar, todos los efectos de las tasas vitales se resumen en ella. Además, un factor tiene distintos efectos sobre las tasas vitales y las categorías de una matriz, por lo que cada tasa vital contribuye de manera diferente al valor de λ . El ERTV es un análisis que descompone λ cuantificando la contribución de cada una de las tasas vitales sobre la variabilidad observada de λ . Los ERTVs también permiten comparar las diferencias que hay en las tasas vitales de distintas matrices a las

cuales se les hayan aplicado distintos tratamientos (Caswell, 1989; Tuljapurkar y Caswell, 1997; Caswell, 2000; Caswell, 2001).

Desde su introducción a la ecología, las matrices han sido de gran utilidad en proyectos de conservación y restauración de poblaciones vegetales. Por ejemplo, se han realizado estudios demográficos para obtener la λ y saber en qué estado de conservación se encuentra una población (Rae y Ebert, 2002; Méndez *et al.*, 2004; Esparza-Olguín *et al.*, 2005; Jiménez-Valdes, 2010). De igual forma, las matrices se han utilizado para conocer las diferencias entre los procesos demográficos en sitios con distintos estados de conservación (Valverde *et al.*, 2004; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007; Jiménez-Valdés, 2010). Los análisis prospectivos han brindado una idea de cuáles tasas vitales son de especial importancia para evitar la disminución de poblaciones vegetales estudiadas (Rae y Ebert, 2002; Méndez *et al.*, 2004; Valverde *et al.*, 2004; Esparza-Olguín *et al.*, 2005; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007; Jiménez-Valdés, 2010), mientras que los análisis retrospectivos han mostrado las diferencias de las tasas vitales entre especies de cactáceas del mismo género pero con distinto grado de rareza (Esparza-Olguín *et al.*, 2005) y entre poblaciones de sitios perturbados y conservados (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007; Jiménez-Valdés, 2010). Es importante entonces que en un trabajo de restauración se realice un estudio demográfico para conocer la dinámica poblacional de las especies vegetales con las que se desea trabajar.

1.2 Demografía de agaváceas

La familia Agavaceae forma parte de la clase de las monocotiledóneas, pertenece al orden Asparagales y cuenta con ocho géneros (Dahlgren *et al.*, 1985) y aproximadamente 300 especies (Eguiarte *et al.*, 2000). Esta familia es originaria del continente Americano, distribuyéndose desde el sur de Estados Unidos hasta Colombia y Venezuela (Álvarez, 1989; García-Mendoza y Galván, 1995; García, 2007), incluyendo a todas las islas del Caribe, desde las Bahamas hasta Aruba, Curaçao y Trinidad y Tobago (García-Mendoza y Galván, 1995; García 2007). En México se distribuye el 75% de las especies que han sido descritas hasta la fecha, 55% de las cuales son endémicas del país (García-Mendoza y Galván, 1995; Franco, 1995), por lo que es considerado el centro de origen de la familia y la región más importante de diversificación (Eguiarte *et al.*, 2000). En cuanto al género *Agave*, se han identificado 155 especies, de las cuales 125 se distribuyen en México (García-Mendoza, 1995).

Las plantas del género *Agave* son plantas perennes y arborescentes que poseen hojas con tejidos especializados para el almacén del agua y una cutícula gruesa que impide la pérdida de ésta (Gentry, 1982; Nobel, 1988). Además, poseen un metabolismo CAM (Metabolismo Ácido de las Crasuláceas, por sus siglas en inglés), que les permite tener una mayor eficiencia en el uso del agua (como se revisa más adelante; Nobel, 1988). Posen un tallo corto y de su centro nacen hojas nuevas y se desdoblan, dando lugar al crecimiento arrosetado característico de los agaves (Gentry, 1982).

Después de varios años de crecimiento, los agaves producen una inflorescencia que se desarrolla a partir de su meristemo apical, la cual puede

medir entre dos y diez metros de altura dependiendo la especie (Gentry, 1982). Las flores proveen de recursos a polinizadores como murciélagos, abejas, avispa, moscas, escarabajos y colibríes (Howell, 1974; Howell, 1975; Howell y Hodgkin, 1979; Howell, 1979; Nobel, 1988; García, 2004). La cantidad de frutos y semillas viables que produce un agave varía de acuerdo a la especie; por ejemplo, *Agave cupreata* produce 36 frutos por umbela y cada fruto tiene 90 semillas viables (García, 2004). Por otro lado, *A. macroacantha* produce 24 frutos por planta y 117 semillas fértiles por fruto (Arizaga y Ezcurra, 2002), mientras que *A. victoria-reginae* produce 1271 frutos por planta y 67 semillas por fruto (Martínez-Palacios, 1998). Una vez que se desarrolla la inflorescencia, la roseta muere, por lo que se dice que los agaves son sempeláros (Gentry, 1982).

Aunque en general la proporción de semillas de agave que germinan es alta, en el campo es difícil que la mayoría de ellas germinen y sobrevivan. En condiciones de laboratorio, las semillas de *A. macroacantha* tienen una germinación del 76%, las de *A. victoria-reginae* entre el 92 y el 98% y las de *A. deserti* 92% (Jordan y Nobel, 1979; Martínez-Palacios, 1998; Arizaga y Ezcurra, 2002). Sin embargo, el 88% de las semillas introducidas al campo de *A. cupreata* fueron consumidas por depredadores, aunque el 95% de las semillas que no fueron depredadas germinaron (García, 2004). Una vez germinadas, la supervivencia de plántulas en campo es baja y con frecuencia se establecen bajo una planta nodriza debido a las condiciones microclimáticas favorables que encuentran en comparación con los sitios abiertos (Jordan y Nobel, 1979; Holmgren *et al.*, 1997; Arizaga y Ezcurra, 2002). Por ejemplo, ninguna plántula de *A. macroacantha* introducida al campo sobrevivió después de 30 meses en sitios expuestos,

mientras que el 2.4% de ellas sobrevivieron bajo una planta nodriza (Arizaga y Ezcurra, 2002). En el desierto Sonorense, en un sitio de 1,500 m² y con cerca de 1,500 plantas de *A. deserti*, se encontraron seis plántulas de este agave, todas creciendo bajo una planta nodriza (Jordan y Nobel, 1979). Aunque el establecimiento de plántulas es bajo en el campo, este medio es utilizado para colonizar nuevos sitios y ayuda a mantener la diversidad genética de una población (Gentry, 1972).

Los agaves también pueden propagarse de manera asexual mediante la producción de bulbilos y rizomas. Los bulbilos se generan en la inflorescencia a partir de las yemas de las flores no fecundadas (Gentry, 1982) y pueden tener tres destinos: a) ser depredados por insectos, b) caer al suelo y se establecerse, y c) permanecer en el escapo en donde se secan y mueren (Arizaga y Ezcurra, 2002). En España, en donde los agaves son considerados como una plaga, uno de los principales medios de reproducción de *Agave americana*, *A. fourcroydes* y *A. sisalana* es por medio de bulbilos (Badano y Pugnaire, 2004). Por otro lado, los rizomas (que son tallos subterráneos que se encuentran conectados a una planta madre y que con el tiempo producirán un individuo genéticamente idéntico a ella) son un medio de propagación eficaz en algunas especies de agaves, ya que tienen una alta supervivencia y tasas de crecimiento debido a que reciben fotosintatos y agua de la planta madre a la que pertenecen, y a la larga pueden presentar independencia fisiológica (Gentry, 1982; Raphael y Nobel, 1986; Nobel, 1988). La importancia de este tipo de reproducción se puede observar en *A. deserti*, en donde el 99% de los individuos provienen de rizomas (Nobel, 1992). A pesar de que la reproducción asexual puede disminuir la diversidad genética en

una población, es un medio por el cual un genotipo aumenta significativamente sus posibilidades de supervivencia en climas extremos e impredecibles (Gentry, 1972).

Las tasas de crecimiento de los agaves varían de acuerdo a la especie. *Agave fourcroydes* produce desde 17.2 hasta 26.2 hojas nuevas por planta por año (Nobel, 1985), mientras que *A. tequilana* produce entre 22 y 46 hojas nuevas por planta por año (Nobel, 1987). Además, la productividad de los agaves pueden alcanzar valores desde $0.27 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en *A. lechuguilla* (Nobel y Quero, 1986) hasta valores de $2.4 \text{ kg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en *A. tequilana* (Nobel, 1987). A pesar de ser plantas que presentan fotosíntesis CAM, poseen productividades comparables a las de plantas C_3 (i.e. arroz y frijol) y C_4 (i.e. caña de azúcar y maíz) cultivadas en condiciones óptimas (Nobel, 1988).

1.3 Respuesta demográfica de los agaves al disturbio humano

La perturbación humana puede afectar a las poblaciones de agaves. En su hábitat natural, *Agave marmorata* mostró valores de λ menores a uno en sitios perturbados debido a que los escapos son cortados y se extraen individuos adultos para la producción de bebidas alcohólicas, mientras que en sitios conservados la λ se mantuvo alrededor de la unidad (Jiménez-Valdés *et al.*, 2010). Por otro lado, en un estudio realizado en dos años se encontró que la λ de las poblaciones de *A. cupreata* en Chilapa, Guerrero, están disminuyendo entre el 1 y 2% sin importar si se encuentran en sitios cercados o excluidos del ganado (Ilsley *et al.*, 2007). Los análisis de elasticidad muestran que en general, la supervivencia es el proceso demográfico con mayor importancia en las poblaciones de agaves,

contribuyendo con más del 50% en *A. marmorata* y *A. cupreata* (Jiménez-Valdés *et al.*, 2010; Ilesley *et al.*, 2007) e inclusive hasta con un 98% en *A. marmorata* (Jiménez-Valdés *et al.*, 2010).

La ganadería y la extracción de individuos fértiles pueden afectar de forma negativa la fecundidad de las poblaciones de agaves. El ganado suele consumir las estructuras reproductivas, como en el caso de *Agave macroacantha* en el valle de Tehuacán, Puebla, en donde el 85% de los escapos florales fueron consumidos por el ganado (Arizaga y Ezcurra, 2002). De igual forma, la extracción de plantas y corte de escapos para la producción de bebidas alcohólicas disminuye la fecundidad. Por ejemplo, en el valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, todos los individuos silvestres de *A. marmorata* que presentaron escapos fueron cortados para la producción mezcal (Jiménez-Valdés *et al.*, 2010), mientras que entre el 54 y 87% de los individuos reproductivos de *A. potatorum* se extraen anualmente de su hábitat natural (Delgado, 2008). A largo plazo, estas actividades pueden tener un impacto negativo sobre λ . Simulaciones numéricas de la extracción de individuos adultos de *A. marmorata* muestran que puede disminuir hasta en un 10% la λ (Ilesley *et al.*, 2007), por lo que puede representar una amenaza para las poblaciones de agaves.

La reducción de la cubierta vegetal debido a las actividades humanas puede reducir el establecimiento y supervivencia de plántulas de agave. Los sitios sin vegetación, comparado con los sitios con vegetación, poseen condiciones microclimáticas extremas que pueden limitar el establecimiento y supervivencia de algunas plantas (Rostagno *et al.*, 1991; Mauchamp, 1993; Montaña *et al.*, 1996; Rodríguez y Ezcurra, 2000). Se ha observado que las plántulas de agaves se

establecen bajo una planta nodriza debido a las condiciones microclimáticas favorables que encuentran bajo ellas (Jordan y Nobel, 1979; Arizaga y Ezcurra, 2002). Al reducir la cubierta vegetal, la perturbación reduce el número de plantas nodrizas haciendo más difícil el establecimiento y supervivencia de plántulas (Del Castillo, 1987; Jiménez-Valdés *et al.*, 2010).

1.4 Ecofisiología de plantas con metabolismo CAM

La fotosíntesis es un proceso mediante el cual las plantas absorben CO_2 y utilizan la energía del sol junto con el agua absorbida por las raíces para producir carbohidratos y utilizarlos en sus funciones vitales (Taiz y Zeiger, 2006). Existen tres tipos de metabolismo fotosintético: el C_3 , el C_4 y el CAM. Las plantas con fotosíntesis C_3 y C_4 abren sus estomas durante el día; las plantas C_3 integran el CO_2 en compuestos orgánicos de tres carbonos, mientras que las plantas C_4 en compuestos de cuatro carbonos (Taiz y Zeiger, 2006). Por el contrario, las plantas CAM abren sus estomas durante la noche para absorber CO_2 en el momento en el que la temperatura es más baja, y durante el día los cierran; integran el CO_2 absorbido originalmente en compuestos ácidos de cuatro carbonos y posteriormente lo liberan para ingresar a una ruta C_3 clásica (Nobel, 1988). Esta separación temporal entre la absorción inicial de CO_2 y su integración final al metabolismo les permite a las plantas CAM tener tasas bajas de evapotranspiración y por lo tanto ser más tolerantes a las sequías extremas (Nobel, 1988; Andrade *et al.*, 2007).

La fotosíntesis CAM se puede ver afectada por factores ambientales, (Nobel, 1988; Lüttge, 2004), pues aunque se trata de un metabolismo que posee

una gran plasticidad metabólica, la apertura temporal de los estomas y el metabolismo fotosintético pueden verse modificados por condiciones ambientales externas, principalmente la temperatura, la salinidad, la concentración de diferentes nutrientes en el suelo, la disponibilidad de agua, la cantidad y calidad de la radiación lumínica (Nobel, 1988; Lüttge, 2004). Así, bajo ciertas condiciones ambientales una planta puede cambiar de metabolismo CAM a C_3 y viceversa (metabolismo CAM facultativo; Hartsock y Nobel, 1976; Geydan y Melgarejo, 2005). Estos cambios en el metabolismo le permiten aprovechar circunstancias ambientales favorables (metabolismo C_3) o resistir condiciones ambientales desfavorables (metabolismo CAM), lo que les confiere ventajas en ambientes con fluctuaciones en los factores ambientales (Geydan y Melgarejo, 2005).

Una manera de analizar que una planta posee metabolismo CAM es mediante el registro de la acidez de sus tejidos (Percy *et al.*, 1989; Nobel, 1988). Una planta CAM fija CO_2 durante la noche y lo almacena dentro de sus vacuolas en forma de ácido málico, incrementando el pH del tejido. Durante el día, el ácido málico es descarboxilado y el CO_2 desprendido durante esta reacción es utilizado para la síntesis de carbohidratos, haciendo que el pH disminuya (Nobel, 1988; Percy *et al.*, 1989; Taiz y Zeiger, 2006). La acidez del tejido de una planta CAM tiene una relación estrecha con la cantidad de CO_2 fijada, ya que por cada molécula de CO_2 se produce una molécula de malato y dos iones de hidrógeno (Nobel, 1988). Para conocer la acidez de un tejido se obtiene su pH y al saber la cantidad de una base que se utilizó para elevar su pH a 7, se puede obtener su acidez por unidad de área, en peso fresco o seco del tejido (Nobel, 1988; Percy *et al.*, 1989; Winter y Smith, 1996; Pimienta-Barrios *et al.*, 2006). Se ha observado

que la mayor y menor acidez en el tejido se presenta en el amanecer y en el anochecer, respectivamente, por lo que la diferencia en la acidez en este periodo es un indicador de la ocurrencia de CAM en una planta (Nobel, 1988; Winter y Smith, 1996; Pimienta Barrios *et al.*, 2006; Taiz y Zeiger, 2006). Desde su descubrimiento, esta técnica ha sido muy utilizada para saber si una planta es CAM (Szarek *et al.*, 1973; Koch y Kennedy, 1980; Medina *et al.*, 1996; Lüttge *et al.*, 1989; Borland y Griffiths, 1990; Andrade y Nobel, 1996; Ting *et al.*, 1996; Loza-Cornejo *et al.*, 2003; Ayala-Cordero *et al.*, 2006; Hernández-González y Briones, 2007).

La expresión de CAM puede verse influido por la etapa de desarrollo en la cual se encuentre una planta (Nobel, 1988). Por un lado, se ha visto que bajo condiciones de laboratorio CAM fue más evidente en plántulas con mayor edad (Ayala-Cordero *et al.*, 2006), lo cual se atribuyó a la mayor madurez de su sistema fotosintético comparado con plántulas más jóvenes (Loza-Cornejo *et al.*, 2003). Tal fue el caso de las plántulas de *Stenocereus beneckeii* expuestas a $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF), en donde sólo se expresó CAM hasta que las plántulas cumplieron nueve meses de edad (Ayala-Cordero *et al.*, 2006). Por otro lado, también se ha observado CAM desde el nacimiento de las distintas plántulas de varias especies de cactáceas columnares expuestas a condiciones lumínicas similares a las encontradas bajo la copa de árboles de matorral xerófilo en época de lluvias (Hernández-González y Briones, 2007) y a los 14 días de edad en *Stenocereus queretaroensis* expuestas a $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de DFFF, aunque las fluctuaciones en la acidez fueron mayores en plántulas de mayor edad (Loza-Cornejo *et al.*, 2003). Estos resultados sugieren que la

presencia de CAM depende de la etapa de desarrollo en la cual se encuentra la planta y varía entre especies.

Otro factor que tiene una influencia sobre la expresión del metabolismo CAM es el estrés hídrico. El estrés hídrico no es un factor decisivo en la expresión de CAM y éste factor tiene distintos efectos sobre el metabolismo fotosintético de las plantas, ya que en algunos casos puede acentuar el metabolismo CAM (Rayder y Ting, 1981; Groenhof *et al.*, 1986; Medina *et al.*, 1986; Groenhof *et al.*, 1990; Conti y Smirnoff, 1992), producir un cambio de un metabolismo CAM a C₃ (Hartsock y Nobel, 1976), o no producir ningún efecto en su metabolismo (Ayala-Cordero *et al.*, 2006). Por ejemplo, plántulas de seis y siete meses de edad de *Stenocereus beneckeii* expuestas a 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de DFFF y crecidas en distintos potenciales hídricos de suelo no mostraron diferencias en su metabolismo (Ayala-Cordero *et al.*, 2006). También el riego intensivo puede hacer que una planta cambie de CAM a C₃, como ocurre con plantas adultas de *Agave deserti* (Hartsock y Nobel, 1976). Por el contrario, se ha observado que la sequía puede aumentar las oscilaciones de la acidez en los tejidos vegetales (i.e. CAM se expresa con mayor magnitud). En dos cactus (*Pereskia grandifolia* y *P. aculeata*) y en *Bromelia humilis* en sus hábitats naturales, la acidez aumentó en la temporada de secas (Rayder y Ting, 1981; Medina *et al.*, 1986) y en condiciones de laboratorio se observa el mismo efecto en *Sedum telephium* (Groenhof *et al.*, 1986; Groenhof *et al.*, 1990; Conti y Smirnoff, 1992). El efecto contrario se observa en *Agave deserti*, *A. fourcroydes* y *A. lechuguilla*, ya que la toma de CO₂ se redujo entre mayor fue el tiempo de sequía a la cual fueron expuestas las plantas (Nobel, 1984; Nobel, 1985; Nobel y Quero, 1986) y entre menor era el potencial hídrico del

suelo en plántulas de seis meses de edad de *A. salmaniana* (Ruiz *et al.*, 2007). Estos estudios indican que el estrés hídrico tiene distintos efectos sobre la acidez de los tejidos y, por lo tanto, en la expresión de CAM. Sin embargo, en cualquiera de los tres casos se captura menos carbono y la eficiencia del uso de agua aumenta (Nobel, 1988).

Desde el punto de vista de la restauración, saber en qué momento se presenta CAM sería importante ya que la introducción de plántulas se realizaría cuando presenten este metabolismo con el fin de aumentar la supervivencia en el campo.

1.5 Objetivos

- **Objetivo General**

A través de un análisis de la demografía de *Agave angustifolia* en dos sitios del estado de Morelos (uno en una zona conservada y otro en una perturbada de BTC), se busca conocer su dinámica poblacional y evaluar su potencial para la restauración ecológica.

- **Objetivos particulares e hipótesis**

1.- Estudiar la demografía de dos poblaciones de *A. angustifolia*, una localizada en un sitio conservado (Xochicalco) y otra en un sitio perturbado (Barranca del río Tembembe) en el estado de Morelos.

2.- Realizar el seguimiento de la supervivencia y crecimiento de plántulas de *A. angustifolia* introducidas en los sitios de estudio.

3.- Estudiar la germinación de semillas de *A. angustifolia* en diferentes microambientes en los sitios de estudio.

4.- Observar el efecto de la edad y el riego controlado en el tipo de metabolismo fotosintético (CAM o C₃) en plántulas de *A. angustifolia*.

Se plantearon las siguientes hipótesis de trabajo con el estudio:

A) Se espera que la población de *A. angustifolia* de Xochicalco (zona conservada) se encuentre creciendo a una tasa mayor que la de la cuenca del río Tembembe (zona perturbada) debido a las diferencias en el grado de perturbación que presentan ambos sitios.

B) Se espera que la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas sean bajos en ambos sitios.

C) Se espera que la supervivencia de los juveniles y plántulas dependa de su tamaño, del microambiente en el que se establezca (bajo nodriza o en sitios expuestos) y de la calidad de la zona (perturbada y conservada). Se espera que la mayor supervivencia se presente en plántulas grandes, bajo nodriza, y en la zona conservada.

D) Se espera que la expresión CAM se incremente con la edad de las plántulas.

2. Métodos

2.1 Sitios de estudio

Este estudio se llevó a cabo en dos sitios contrastantes en cuanto a su estado de conservación, ambos en el estado de Morelos. El sitio con mayor grado de conservación fue Xochicalco (en terrenos dentro de la zona arqueológica, coordenadas N 18°48'03.6" W 99°17'45"), y el sitio perturbado fue una zona de la cuenca del río Tembembe (N 18°55'02.1" W 99°20'22.9"), al norte del poblado de Cuentepec, que está actualmente sujeta a restauración ecológica. Ambas zonas están ubicadas a unos 10 km de distancia entre ellas.

a) Cuenca del río Tembembe: El estudio se realizó en los terrenos de la Estación de Restauración Ecológica Barranca del Rio Tembembe (por simplicidad referida como BT en adelante), que se encuentra localizada en el municipio de Temixco, Morelos (Figura 1 y 3; INEGI, 1998). En 2007 comenzaron los trabajos para cercar la zona y excluirla del ganado; dicho trabajo preliminar concluyó en el 2008 (Bonfil *et al.*, 2009).

Las ca. 95 ha que forman la BT cubren un gradiente altitudinal que va de los 1,500 a los 1,700 m s.n.m., y presenta un clima [A(C)w₀(w)w''(i')g] semicálido subhúmedo, el más seco de los subhúmedos con régimen de lluvias de verano, con una temperatura media anual de 21.61°C y una precipitación anual de 961 mm (según los datos de la estación meteorológica de Cuentepec registrados durante 20 años– Camacho, 2004). La superficie de la BT presenta pendientes

que varían entre 5 y 50% (Bonfil *et al.*, 2004). Los suelos que predominan en la BT son poco profundos, de tipo Feozem háplico y de manera secundaria los Vertisoles pélicos de textura media (CETENAL, 1976a,b). La presencia de pendientes pronunciadas conforme baja el nivel del terreno hacia el río determinan que en la zona haya un grado de erosión moderado (de 30 a 40 ton/ha/año; Gómez, 2003).

En cuanto a los tipos de vegetación, la BT corresponde a una zona de transición entre un bosque templado en la zona alta y un bosque tropical caducifolio en la zona baja. Dentro de la BT se han identificado 42 familias, 98 géneros y 153 especies, siendo Leguminosae la más abundante con un 25.5% de las especies, seguida de Asteraceae (15%), Rubiaceae (5.8%) y Burseraceae (5.2%). Las especies con mayor distribución en el BT son *Lantana hispida* y *Acacia farnesiana* (García, 2008). Sin embargo, se conserva muy poco de la vegetación original, pues la constante presión de pastoreo que ha recibido esa zona desde siglos atrás, la ha convertido en un pastizal de baja productividad. Sólo en las laderas más inaccesibles de la cañadas se presenta todavía un bosque tropical caducifolio en buen estado de conservación. Originalmente, los bosques de las zonas más planas fueron arrasados por actividades agrícolas (siembra de caña de azúcar); y en últimos años el pastoreo por vacas y caballos ha sido la principal presión de disturbio (García, 2008).



Figura 1. Paisaje de la BT, Temixco, Morelos, en la zona de exclusión de ganado. En primer plano se encuentra *A. angustifolia*.

b) Xochicalco: La zona en la que se llevó a cabo el estudio se encuentra en los terrenos que forman parte de la zona arqueológica de Xochicalco (Figura 2 y 3). Estas tierras se decretaron como área protegida en el año de 1994 (Diario Oficial de la Federación, 1994). Con el fin de evitar la entrada del ganado y de proteger a la flora original del sitio, en 1994 se instaló una cerca rodeando toda la zona arqueológica (Arq. N. González Crespo, com. pers.), por lo que se puede suponer que el nivel de disturbio de los últimos quince años ha sido bajo.

La altitud de esta zona es de 1,199 m s.n.m. y posee un clima [Aw₀(w)(i')g] cálido subhúmedo, el más seco de los subhúmedos, con lluvias en verano, con una precipitación de 1,055 mm al año y una temperatura media anual de 22.87°C (según datos de la estación meteorológica de El Rodeo – (Camacho, 2004)). El suelo es de tipo Rendzinas de textura media y fase lítica rocosa, de entre 10 y 50 cm de profundidad (CETENAL, 1976a, b). Las pendientes del terreno van desde un 25 a un 48 % (Gómez, 2003). El tipo de vegetación que cubre el área es un bosque tropical caducifolio en buen estado de conservación. Las principales familias de plantas que se encuentran en el sitio son Leguminosae, Burseraceae, Compositae, Anacardiaceae, Sapindaceae y Convolvulaceae; y las especies que dominan más abundantes *Bursera copallifera*, *Lysiloma divaricatum* y *Serjania triqueta* (Piña, 2005).



Figura 2. Paisaje del sitio de estudio en Xochicalco, Morelos.



Figura 3. Ubicación de las dos zonas de estudio, en los municipios de Temixco y Miacatlán, el estado de Morelos (INEGI, 1998).

2.2 *Especie de estudio* – *A. angustifolia* Haw. es una planta de la familia Agavaceae (Figura 4). Los individuos presentan una forma de crecimiento arrosetada, acaule; las rosetas están formadas por el conjunto de las hojas, las cuales son lineares, lanceoladas, haciéndose más estrechas hacia la punta. La longitud de las hojas es de 60 a 120 cm y su ancho es de 3.5 a 10 cm. Son de color verde claro a gris glauco, generalmente cóncavas en el haz y convexas en el

envés. A lo largo del borde de las hojas se presentan espinas, espaciadas entre sí, comúnmente café rojizas o café oscuras, curvadas o dobladas, de 1.5 a 3.5 cm de largo; la espina terminal es de unos 3 cm de longitud. La inflorescencia es paniculada y puede medir de 3 a 5 m de altura, con flores amarillo-verdosas agrupadas en umbelas. Los frutos son cápsulas ovoides, de unos 5 cm de largo por 3 cm de ancho, de color café oscuro y de constitución leñosa. Las semillas son alargadas, negras, de unos 9 a 12 mm de largo por 7 a 8 mm de ancho. Esta especie es semélpara, ya que una vez que se reproduce, se muere en unos meses. La producción de hijuelos mediante rizomas es muy común y, por el contrario, la reproducción por medio de bulbilos, aunque se ha observado, no se presenta con frecuencia (Gentry, 1982).

El área de distribución de *A. angustifolia* cubre desde Costa Rica en el sur, hasta los estados mexicanos de Tamaulipas (en el noreste) y Sonora (en el noroeste) principalmente en matorral xerófilo y BTC (Gentry, 1982). Este agave presenta mucha variación fenotípica y en ocasiones las subespecies han sido catalogadas como especies. Para el caso de Morelos, la variedad que se encuentra es *A. angustifolia* var. *angustifolia* según Gentry (1982). El principal uso que se le da a *Agave angustifolia* es para la producción de mezcal (Gentry, 1982; Palma, 1999), aunque también se utiliza en menor medida para la obtención de fibras duras (Palma, 1999).



Figura 4. a) Planta adulta de *Agave angustifolia* en el sitio de la BT. b) Ejemplar de *A. angustifolia* con su estructura reproductiva en la BT.

2.3 Trabajo de campo

El trabajo de campo constó de dos secciones. La primera incluyó el análisis de las fases tempranas de desarrollo de *A. angustifolia*, con el objeto de conocer en mayor detalle los sucesos que se presentan en esta etapa del ciclo de vida; y la segunda, por su parte, se enfocó al estudio de la demografía, en la que se dio seguimiento a individuos juveniles y adultos en condiciones naturales, para determinar sus destinos demográficos en cada sitio de estudio. Los resultados de ambas secciones se conjuntaron para la construcción de las matrices de proyección poblacional.

En la última parte de este capítulo se presenta, además, una sección de trabajo de laboratorio que consistió análisis ecofisiológicos sobre el metabolismo fotosintético de *A. angustifolia*.

2.3.1 Fases tempranas. Para caracterizar el destino de las plántulas en el campo, inicialmente se obtuvieron plántulas de *A. angustifolia* de dos distintos tamaños (pequeñas y grandes; ver más adelante) y se introdujeron al campo bajo diferentes condiciones, para darles seguimiento. Las plántulas se obtuvieron a partir de la germinación de semillas en invernadero en los meses de febrero (plántulas grandes) y abril (plántulas pequeñas) de 2009. Para germinar las semillas, se utilizaron charolas de germinación con tierra negra y agrolita en proporción 3:1. A las charolas se les colocó un domo de plástico para asegurar que el sustrato se mantuviera húmedo y se colocaron en un invernadero. Al cabo de dos meses, se trasplantaron 200 de las plántulas resultantes a recipientes de plástico individuales para llevarlas a los sitios de estudio. Las plántulas grandes se obtuvieron de la

misma forma, pero tres meses antes, a partir del trabajo que estaba realizando la M. en C. Juana García Flores, como parte del proyecto de restauración de la BT.

En julio de 2009 se introdujeron las plántulas al campo, de la siguiente forma: en cada uno de los dos sitios de estudio se eligieron dos tipos de microambientes: bajo la sombra de árboles nativos y sitios expuestos. En los dos sitios de estudio se seleccionaron como plantas nodrizas árboles de la familia Fabaceae, principalmente del género *Acacia*. La altura de éstos árboles difirió entre los sitios de estudio, siendo más pequeños en Xochicalco (aproximadamente de cuatro metros) que en la BT (aproximadamente ocho metros). Se sembraron cinco réplicas de 10 plántulas chicas cada una, y cinco réplicas de cinco plántulas grandes cada una, en cada uno de los dos tipos de microambientes elegidos. La diferencia en el número de plántulas por réplica para los dos tamaños considerados se debió a que sólo se contó con un número limitado de plántulas grandes. Al momento de su introducción en el campo la longitud de la hoja más larga y el número de hojas de las plántulas chicas eran, en promedio, $6.86 \pm \text{d.e. } 0.19$ cm y $1.96 \pm \text{d.e. } 0.04$ hojas respectivamente; mientras que las grandes tenían, en promedio, $3.89 \pm \text{d.e. } 0.30$ cm y $1.93 \pm \text{d.e. } 0.11$ hojas, respectivamente. Tanto el número de hojas como la longitud de las hojas mostraron diferencias significativas entre las plántulas grandes y chicas ($U = 45,150$, g.l. = 150, $p < 0.001$ en la longitud de la hoja más larga; $U = 45,150$, g.l. = 150, $p < 0.001$ en el número de hojas). A ninguna de las plántulas se les excluyó de los herbívoros para conocer la supervivencia y crecimiento bajo condiciones naturales. A lo largo de un año, se realizaron visitas cada mes y a cada plántula sobreviviente se le evaluó la longitud de la hoja más larga y el número de hojas.

Además, se llevaron a cabo experimentos de germinación de semillas para evaluar su probabilidad de germinación en condiciones naturales. Para esto, en cada sitio de estudio se eligieron nuevamente dos tipos de microambientes: sitios expuestos y bajo una nodriza. En cada uno se sembraron sobre la superficie del suelo cinco réplicas de 50 semillas cada una, en dos microambientes (bajo la copa de un árbol y abiertos) en ambos sitios de estudio (Xochicalco y la BT). Para evitar que se redujera el número de semillas debido al arrastre de agua en la época de lluvias, cada réplica se rodeó con una malla fina que fue enterrada en el suelo. Al igual que las plántulas, las semillas no fueron excluidas de herbívoros. Estas semillas se sembraron el 21 de mayo de 2010, meses antes de la estación de lluvias para simular el “primming” natural en las semillas, y se visitaron desde que se observó la germinación tres veces en un mes (7 de julio, 21 de julio y 8 de agosto del 2010).

2.3.2 Demografía. Entre abril y junio de 2009, se localizaron y marcaron individuos de *A. angustifolia* en el área de protección de Xochicalco y en la BT, con el objeto de contar con una muestra poblacional a la cual se le dio seguimiento a través del tiempo para registrar el crecimiento, supervivencia y reproducción de los individuos. En Xochicalco, la ubicación de los individuos que formaron parte de esta muestra se llevó a cabo trazando tres transectos (de 16 × 30 m, de 10 × 42 m y de 14 × 17 m) de acuerdo con la densidad de individuos en cada uno. Se marcaron todos los individuos de *A. angustifolia* que se encontraron en los transectos, y se anotaron sus coordenadas x,y dentro del transecto. Además, se marcaron algunos individuos aislados que no se asociaron a ningún

transecto debido a que se encontraban muy separados entre sí. En total, la muestra de Xochicalco fue de 204 individuos en un área aproximada de 5,100 m². Por su parte, en la BT los individuos marcados se encontraban solitarios o en pequeños grupos relativamente aislados entre sí, por lo que se localizaron por medio de un GPS para facilitar su relocalización al siguiente año. El número total de individuos muestreados en la BT fue de 217 en un área aproximada de 10,700 m². Cabe resaltar que se seleccionaron poblaciones que no estuvieran tan distantes entre sí para evitar diferencias en la altitud, el clima y la vegetación entre las poblaciones.

A cada individuo muestreado se le marcó con una etiqueta de metal amarrada con hilo de nylon alrededor de la planta; en la etiqueta se anotó el número que se le asignó a la planta. Además, se anotó este número con un plumón indeleble en la parte inferior de dos hojas de cada planta. A todos los individuos se les midió el diámetro y se les contó el número de hojas (sin tomar en cuenta las que aún se encontraban en el cogollo). Se anotó si los individuos presentaban indicios de reproducción (presencia de escapo) y de propagación vegetativa (hijuelos).

En abril de 2010, un año después del registro inicial, se relocalizaron las plantas que habían sido marcadas y se registraron sus medidas nuevamente. Además, se observó si en el área de muestreo había nuevos individuos provenientes de reproducción sexual (plántulas) y asexual (rizomas).

A partir de estos muestreos, se calculó la tasa de crecimiento anual promedio en cada categoría de tamaño restando el diámetro final menos el inicial. Al dividir el rango de cada categoría de tamaño entre la tasa de crecimiento anual

promedio se estimó el tiempo que un individuo de cierta categoría necesitaría para avanzar a la siguiente categoría. El rango de la categoría más grande se obtuvo considerando el diámetro de la planta más grande.

2.4 Construcción y análisis de las matrices de proyección poblacional

Para construir las matrices, primero se definieron las categorías de tamaño, utilizando el diámetro de la roseta (Cuadro 1). Se definieron seis categorías, subdividiendo el ciclo de vida lo suficiente como para tener una idea detallada de los procesos que ocurren a lo largo del mismo, pero asegurándonos de contar con un tamaño de muestra suficientemente grande en cada categoría, para poder realizar inferencias realistas sobre los procesos demográficos que caracterizan a cada una.

Cuadro 1. Categorías de tamaño definidas por el diámetro (cm) de la roseta para las poblaciones estudiadas de *A. angustifolia* con el objeto de describir su demografía. Se utilizó la variable diámetro de la roseta para clasificar a los individuos. Se observó una correlación significativa entre el diámetro de la roseta y el número de hojas tanto en Xochicalco (R^2 Xochicalco = 0.499) como en la BT (R^2 = 0.589; ver Apéndices 1 y 2).

Categorías de tamaño	Diámetro de la roseta (cm)
1	1 - 5
2	5.1 - 20
3	20.1 - 50
4	50.1 - 100
5	100.1 - 150
6	Más de 150

Para cada categoría de tamaño se calcularon las probabilidades de supervivencia, permanencia en la misma categoría, transición a categorías mayores, producción de ramets y fecundidad, procesos que se integraron a las matrices de proyección poblacional. Las probabilidades de permanencia y de transición se calcularon a partir de la proporción de individuos de cada categoría que permaneció o que transitó a otras categorías de abril del 2009 a abril de 2010.

Para estimar la fecundidad, se amplió la muestra en sitios aledaños de la muestra original en ambas zonas de estudio a aproximadamente 820 m² en Xochicalco y 2,250 m² en la BT, pues en la muestra original (para seguir el crecimiento y la supervivencia) hubo muy pocos individuos reproductivos. Por lo tanto, se incluyeron 31 individuos más en Xochicalco, y 23 en BT, para llevar a cabo las estimaciones de fecundidad (la estimación de las probabilidades de permanencia y transición se llevó a cabo sólo con los individuos de la muestra inicial).

Entonces, el estimado de la fecundidad (el número promedio de plántulas que provendrían al verano siguiente, de la reproducción de cada individuo en esta temporada), tomó en cuenta varias variables. La primera fue la probabilidad de reproducción (R_x), que se obtuvo al contar el número de individuos reproductivos de la categoría de tamaños x y dividirlo entre el número total de individuos de esa categoría. Además, se estimó la producción de semillas de los individuos reproductivos (S_x). Para obtener S_x , a cada individuo se le contó el número de frutos que produjo, se obtuvo el número promedio de frutos producidos por los individuos de la categoría x , y se multiplicó por el número promedio de semillas por fruto (Xochicalco: 335 frutos por planta, \pm d.e. 5, $n = 3$ plantas; 151 semillas

por fruto, \pm d.e. 43, $n = 28$ frutos; BT: 293 frutos por planta, \pm d.e. 350, $n = 4$ plantas; 112 semillas por fruto, \pm d.e. 51, $n = 17$ frutos). Por último, se introdujo la probabilidad de germinación de semillas (G) y la de supervivencia de las plántulas en el campo (P) hasta el mes de abril, que fue cuando se visitaron las poblaciones. G se estimó a partir de los experimentos de germinación de semillas en el campo; y P se extrajo de los experimentos de introducción de plántulas (categoría de tamaño: chicas, promediando los resultados de los tratamientos con y sin nodriza) descritos en la sección anterior. Así, la ecuación para estimar las entradas de fecundidad de las matrices fue la siguiente:

$$F_x = R_x \times S_x \times G \times P \quad (5)$$

donde F_x es la fecundidad promedio de los individuos de la categoría x .

A partir de lo anterior, se construyeron dos matrices de Lefkovich, una para la población de Xochicalco, y otra para la de BT. Las matrices incluyen cinco procesos demográficos: permanencia, crecimiento, retrogresión, fecundidad y producción de ramets (Cuadro 2). Las probabilidades de supervivencia y transición de los individuos de la primera categoría se obtuvieron a partir de los experimentos de introducción de plántulas que se describieron en la sección 2.3.1, pues no se observaron individuos de esa categoría en el campo. Por último, se registró la producción de ramets por parte de cada individuo. Para incluir estas entradas en la matriz, se obtuvo el promedio del número de ramets producidos por individuo de cada categoría de tamaño, y se introdujeron en el renglón correspondiente de la matriz, según el tamaño de los ramets (que, en general, fueron de la categoría 2 y 3, y excepcionalmente de la 4).

De las matrices, se obtuvo el eigen-valor dominante y los eigen-vectores derecho e izquierdo a través del método de potencias, utilizando una hoja de cálculo de Excel.

Cuadro 2. Estructura general de la matriz de proyección poblacional mostrando los procesos demográficos que incluyen: permanencia en la misma categoría (rojo), crecimiento (azul), retrogresión y/o producción de ramets (verde) y fecundidad (amarillo).

		Tiempo t					
		1	2	3	4	5	6
Tiempo t+1	Categorías						
	1	Red				Yellow	Yellow
	2	Blue	Red	Green	Green	Green	Green
	3	Blue	Blue	Red	Green	Green	Green
	4	Blue	Blue	Blue	Red	Green	Green
	5	Blue	Blue	Blue	Blue	Red	Green
6	Blue	Blue	Blue	Blue	Blue	Red	

Para calcular el vector de los valores reproductivos específicos por categoría (v), se transpuso la matriz A de cada sitio de estudio y se llevó a cabo el mismo procedimiento de iterar la multiplicación de matriz por vector, hasta que las proporciones internas de los vectores resultantes se mantuvieron constantes.

2.5 Análisis de perturbación prospectivo y retrospectivo

2.5.1 Análisis prospectivo: sensibilidad y elasticidad. Se obtuvieron las matrices de sensibilidades y de elasticidades a partir de las dos matrices de proyección

poblacional. Cada entrada de la matriz de sensibilidades se obtuvo utilizando la fórmula 3, y las entradas de la matriz de elasticidades usando la fórmula 4 (ver detalles en la Introducción).

2.5.2 Análisis retrospectivo: experimentos de respuesta de tablas de vida (ERTV)

Para conocer la contribución de cada entrada de las matrices de proyección poblacional a la variación en λ , se utilizó un ERTV. Para esto, se calculó una matriz de contribuciones, en la que cada entrada, α_{ij} , representa cómo contribuye su respectiva a_{ij} al aumentar o disminuir (i.e., contribuciones positivas o negativas) el valor de λ , con respecto al de la matriz promedio. Las entradas de la matriz de contribuciones para cada sitio están dada por (Pulido *et al.*, 2007):

$$\alpha_{ij}^{(m)} = (a_{ij}^{(m\cdot)} - a_{ij}^{(\cdot\cdot)}) s_{ij}^{(m\cdot)} \quad (5)$$

donde $\alpha_{ij}^{(m)}$ es el valor de la contribución de la entrada a_{ij} de la matriz correspondiente al sitio m ; $a_{ij}^{(m\cdot)}$ es la entrada a_{ij} de una matriz obtenida al promediar la matriz de transición del sitio m con la matriz promedio de ambos sitios ($A^{(\cdot\cdot)}$); $a_{ij}^{(\cdot\cdot)}$ es la entrada a_{ij} de dicha matriz promedio; y $s_{ij}^{(m\cdot)}$ es la sensibilidad de la entrada $a_{ij}^{(m\cdot)}$.

2.5.3 Simulaciones numéricas

Agave angustifolia es una planta que se utiliza para la producción de mezcal. Esto lleva a que muchas de sus poblaciones naturales sean manejadas para este efecto, lo que se traduce en la corta de escapos y extracción de plantas reproductivas. Para explorar el efecto de este tipo de manejo sobre la población de

la BT (que es la que está sujeta a extracción de manera eventual), se realizaron simulaciones numéricas con la matriz de proyección poblacional. Las simulaciones consistieron en modificar las entradas de fecundidad de la matriz, reduciéndolas en un 20, 50, 80 y 100% con respecto a los valores originales y calculando la tasa finita de crecimiento poblacional (λ). Cabe aclarar que, a pesar de que el manejo incluye la extracción de la planta completa, no se modificaron las entradas de supervivencia, pues como se trata de una planta semélpara, el simple hecho de que haya reproducción implica la muerte de la planta. Ese efecto ya está incluido en la matriz original, en la mortalidad de los adultos reproductivos. Por lo tanto, la corta de escapos no modifica este proceso; sólo tiene el efecto adicional de reducir la producción de semillas (o plántulas, en este caso).

Se hizo una segunda serie de simulaciones numéricas, ahora para evaluar el efecto que tendría la introducción de plántulas al campo como producto de un esfuerzo potencial de restauración ecológica en la población de la BT (que es la que corresponde al sitio perturbado). En este caso, las modificaciones que se realizaron en la matriz correspondieron al ingreso de individuos en la Categoría 2. Se exploró el efecto que tendría la introducción de 10, 50, 100, 500 y 1,000 individuos, y para cada modificación se calculó la tasa finita de crecimiento poblacional.

En distintos estudios realizados con agaváceas, se ha observado que existen años en los que la mayor parte de la población se reproduce (“mast seeding” years), aumentando de esta manera la fecundidad (Nobel, 1992; Hernández, 2009; Albarrán, 2011). En el presente estudio, la cantidad de

individuos reproductivos que se encontraron fue muy baja, por lo que se simuló el efecto que tendría la reproducción del 25, 50, 75 y 100% de los individuos de la categoría de tamaños 6 sobre la λ en los dos sitios, ya que ésta categoría fue en la que se encontraron un mayor número de individuos reproductivos.

2.6 Análisis experimental del metabolismo fotosintético

Si se utilizara *A. angustifolia* para restaurar áreas perturbadas, sería importante conocer algunos aspectos de su metabolismo fotosintético, y de los factores que lo afectan, para que los ejercicios de restauración ecológica fueran lo más fructíferos posible. Una pregunta importante es si la activación del metabolismo CAM en *A. angustifolia* depende de la edad de las plántulas y/o de las condiciones de humedad del sustrato. Para abordar esta pregunta germinaron en invernadero semillas de *A. angustifolia* (utilizando el mismo sustrato que se ocupó para germinar las semillas en el experimento de introducción de plántulas) desde abril hasta julio de 2010, con el objeto de contar con plántulas de 4, 3, 2 y 1 mes de edad. Desde el momento de su germinación hasta que transcurrió el primer mes, las plántulas se mantuvieron con el sustrato húmedo y después se les aplicaron dos tratamientos de riego: cada semana (riego frecuente), y cada dos semanas (riego intermitente). Las plántulas de un mes de edad no recibieron ningún tratamiento de riego ya que no cumplieron la edad a la que se les comenzaba a aplicar dicho tratamiento.

El 24 de agosto a las 20 hrs. y el 25 de agosto a las 8 hrs. se tomaron cuatro muestras de aproximadamente un gramo de tejido fresco de las plántulas de cada tratamiento (excepto para las plántulas de 4 meses de edad, para las

cuales se tomaron sólo tres muestras, debido a la escasez de material). Las muestras se pesaron en fresco, se introdujeron en frascos con alcohol al 60% y se refrigeraron a 4°C para su análisis posterior.

El análisis de las muestras se llevó a cabo entre el 8 y el 10 de septiembre de 2010. Éste consistió en determinar el nivel de acidez de los tejidos, y analizar si la diferencia de acidez entre la mañana y la noche era significativa. Si la planta tiene un metabolismo CAM, entonces la diferencia de acidez entra ambos momentos del día será significativa (Nobel, 1988). Para determinar la acidez, las muestras se secaron al aire, se molieron los tejidos en un mortero y el homogenizado se hirvió en agua desionizada durante 5 min. Se midió el pH inicial de la muestra (potenciómetro OAKTON Acorn Meter) y se tituló a un pH = 7 utilizando NaOH 0.007N (Hernández-González y Briones, 2007). La acidez por gramo de peso fresco (A) se calculó utilizando la siguiente ecuación:

$$A = (G \times C) / P \quad (6)$$

donde G es el volumen de NaOH utilizado en la titulación, C es la normalidad de la solución de NaOH usada, y P es el peso del tejido fresco.

A partir de los valores de acidez de cada muestra, se calculó ΔA , que es la diferencia entre la acidez de la mañana y la acidez en la tarde. Debido a que las muestras de tejido fresco de la mañana y de la noche se obtuvieron de distintas plántulas, se seleccionaron al azar pares de plántulas para calcular la ΔA

2.7 Análisis estadísticos

a) *Estadios tempranos* - Los datos de supervivencia de plántulas se analizaron a través de un ANOVA factorial completo de tres vías, en el que los factores experimentales fueron el sitio (con dos niveles, Xochicalco y la BT), el microambiente (con dos niveles, con y sin nodriza), y el tamaño de las plántulas (con dos niveles, chicas y grandes), mientras que la variable de respuesta fue el porcentaje de supervivencia al cabo de un año (transformada a arcoseno, para cumplir con el supuesto de normalidad). Por otro lado, con el objeto de evaluar el crecimiento de las plántulas sobrevivientes al cabo de un año, se hicieron otros dos ANOVAS de tres vías, con el mismo diseño, pero en los que las variables de respuesta fueron el número de hojas y la longitud de la hoja más larga.

Para evaluar la germinación de semillas en el campo, se utilizó un ANOVA de dos vías, siendo los factores experimentales el sitio (con dos niveles) y el microambiente (con dos niveles). En este caso, la variable de respuesta fue el porcentaje final de germinación (transformado a arcoseno).

b) *Matrices de proyección poblacional* - Para evaluar si había diferencias en la estructura de tamaños de 2009 y de 2010 en cada sitio de estudio, se realizó una prueba de G. Este mismo análisis estadístico se utilizó para analizar las diferencias entre la estructura de tamaños observada en 2010 y la estructura estable de tamaños proyectada por la matriz.

Para analizar la diferencia entre los valores de λ obtenidos de las dos matrices, se calcularon sus intervalos de confianza al 95%. Para ello se utilizó la técnica de remuestreo bootstrap para calcular nuevas matrices de transiciones y

sus respectivas λ . Se obtuvieron 2,000 λ por sitio de estudio y se calcularon sus promedios y sus intervalos de confianza al 95%.

c) *Análisis del metabolismo fotosintético* – Se utilizaron pruebas pareadas de t de Student para analizar las diferencias entre la acidez de las plántulas en la mañana y de la noche (i.e., siete pruebas en total, una para las plántulas de cada combinación edad y tratamiento de riego). Además, se hicieron pruebas de t de Student para analizar las diferencias en ΔA entre plántulas de diferente tratamiento de riego, pero de la misma edad. Por último, para analizar la ΔA entre plántulas de diferentes edades y distintos tratamientos de riego, se utilizó un ANOVA de dos vías, en el que los factores fueron la edad de las plántulas (con tres niveles, 2, 3 y 4 meses – se excluyeron las de 1 mes ya que no recibieron ningún tratamiento de riego) y el tratamiento de riego (con dos niveles, riego frecuente e intermitente). Esto permitió calcular el efecto de la interacción entre ambos factores experimentales sobre la ΔA .

3. Resultados

3.1 Densidad y estructura poblacional

Se tomaron medidas de 207 agaves en Xochicalco y 219 en la BT. La densidad de individuos en Xochicalco ($5.90 \pm$ d.e. 3.60 individuos/100 m², $n = 7$ transectos) fue significativamente mayor que en la BT ($2.40 \pm$ d.e. 1.80 individuos/100 m²; $n = 3$ transectos; $t = 4.42$, g.l. = 9, $p < 0.001$).

El análisis demográfico que se presenta aquí se realizó con base en la variable “diámetro de la roseta”, pues se consideró que era adecuada para representar la estructura de la población (Cuadro 1); por otro lado, el diámetro de la roseta mostró una correlación positiva con el número de hojas por planta (R^2 BT = 0.589; R^2 Xochicalco = 0.499; Apéndices 1 y 2; la estructura de tamaños basada en el número de hojas se muestra en los Apéndices 3, 4 y 5). Se observó que la estructura poblacional en 2009 se caracterizó porque el número de individuos fue aumentando gradualmente hacia las categorías de mayor tamaño, y a partir de la categoría 5 en Xochicalco, y la 4 en BT, la frecuencia relativa de las siguientes categorías disminuyó. En ambos sitios, la categoría 1 fue en la que menos individuos se encontraron, tanto en 2009 como en 2010 (Fig. 5a y b); pero en 2010 el número de individuos en esta la categoría disminuyó marcadamente en relación con el año anterior. En Xochicalco, la categoría 5 fue la más abundante en 2009, y las categorías 3 y 4 tuvieron un número alto de individuos en 2010 (Fig. 5a). En BT, la categoría 4 fue la más abundante en los dos años (Fig. 5b). Las pruebas de ji-cuadrada no mostraron diferencias significativas en la estructura de tamaños

entre los dos años en Xochicalco ($\chi^2 = 9.60$, g.l. = 5, $p = 0.08$) y en la BT ($\chi^2 = 2.90$, g.l. = 5, $p = 0.71$).

Al comparar las estructuras de tamaños de Xochicalco y la BT por cada año estudiado, no se encontraron diferencias significativas entre las poblaciones de los dos sitios tanto en 2009 ($\chi^2 = 2.56$, g.l. = 5, $p = 0.76$) como en 2010 ($\chi^2 = 7.26$, g.l. = 5, $p = 0.20$; Fig. 6). Comparado con la BT, en 2009 en Xochicalco se encontró una mayor cantidad de individuos de las categorías 1 y 5, y una menor cantidad de individuos de las categorías 3 y 4 (Fig 6). En 2010 se encontraron diferencias principalmente en las categorías de tamaños más grandes; las categorías 3 y 6 fueron más abundantes en Xochicalco que en la BT, pero lo contrario ocurrió para las categorías 4 y 5 (Fig. 6).

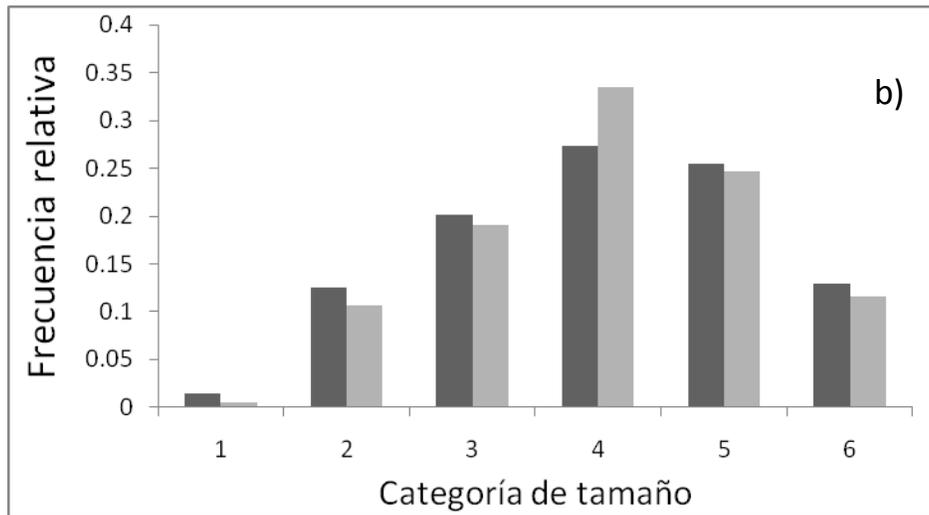
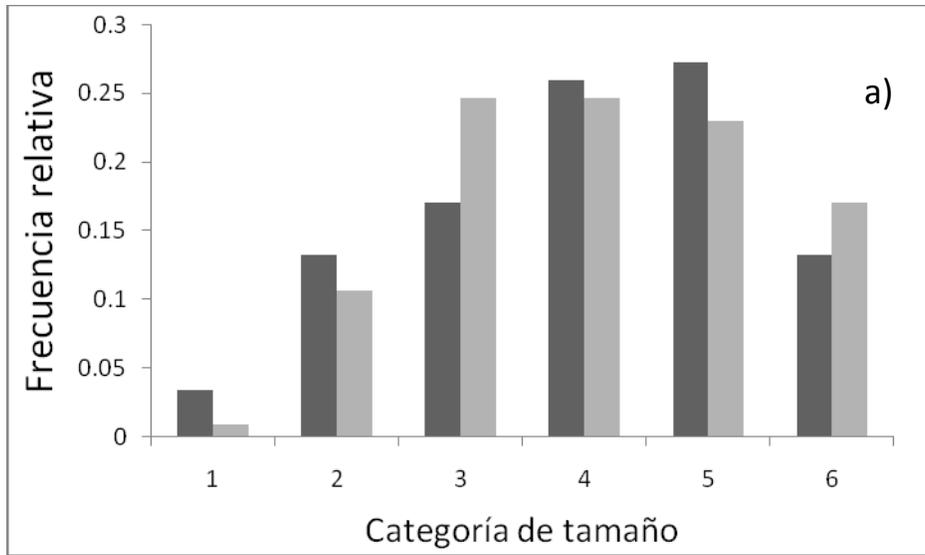
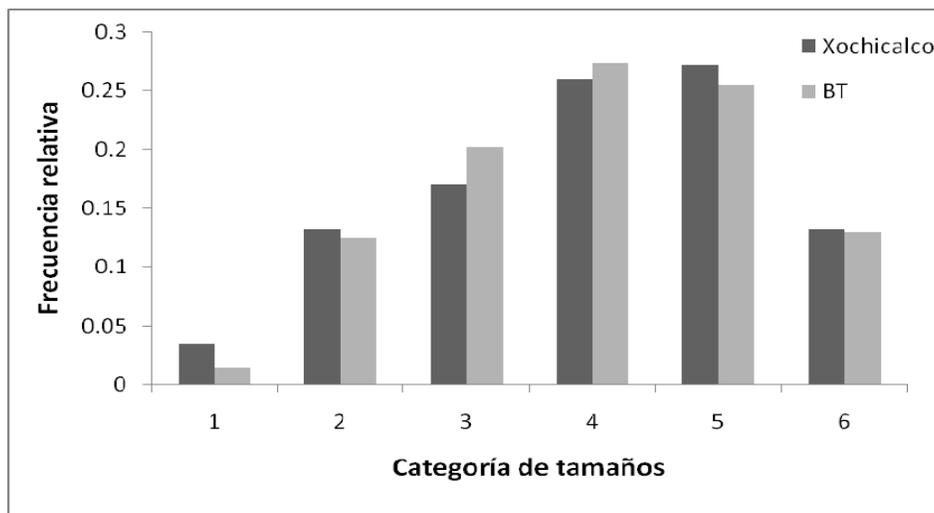
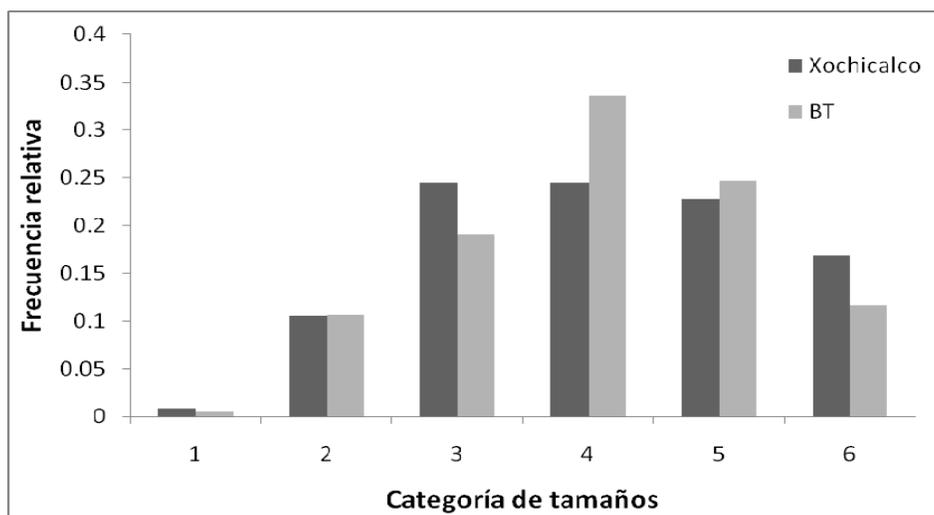


Figura 5. Estructura poblacional de *A. angustifolia* en a) Xochicalco y b) la BT en 2009 (barras negras) y 2010 (barras grises), con base en categorías de tamaño definidas por el diámetro de la roseta (ver Cuadro 1 para la definición de las categorías).



a)



b)

Figura 6. Estructura poblacional de *A. angustifolia* en Xochicalco y la BT en a) 2009 y b) 2010, con base en categorías de tamaño definidas por el diámetro de la roseta (ver Cuadro 1 para la definición de las categorías).

En ambos sitios se encontraron pocos individuos reproductivos durante la primavera de 2010. En la BT se observaron cuatro individuos reproductivos (uno en la categoría de tamaño 5; y tres en la 6) y en Xochicalco sólo tres (todos en la categoría 6). El promedio del número de frutos por planta reproductiva fue de 336.67 ± 2.89 en Xochicalco ($n= 3$) y de 292.25 ± 349.19 en la BT ($n=4$). En Xochicalco se colectaron 28 frutos de tres plantas, mientras que en BT se colectaron 17 frutos de dos plantas para cuantificar el número de semillas por fruto, que fue de 151 ± 43 en Xochicalco (promedio \pm desviación estándar) y de 112 ± 51 en la BT. El número de frutos por planta fue el mismo en ambos sitios ($t = -0.24$, g.l. = 5, $p = 0.8224$), pero el número de semillas viables por fruto fue mayor en la BT que en Xochicalco ($t = 2.59$, g.l. = 42, $p < 0.0143$).

Tanto en Xochicalco como en la BT, la tasa de crecimiento anual promedio aumentó entre la categoría 1 y 2 y fue disminuyendo hasta la última categoría, con excepción de la categoría 5 en Xochicalco, la cual aumentó con respecto a la categoría 4 (Cuadro 3). La tasa de crecimiento anual siempre fue mayor en Xochicalco. La duración promedio de un individuo en cada categoría de tamaño fue mayor en la BT excepto en la categoría más grande (Cuadro 3).

Cuadro 3. Tasa de crecimiento anual promedio por categoría de tamaño de *A. angustifolia* en Xochicalco y la BT.

BT

Categoría	N	Tasa de crecimiento anual promedio (cm)	Intervalo de tamaño de la categoría (cm)	Duración en la categoría (años)
1	48	3.13	5	1.60
2	24	15.71	15	0.95
3	44	14.75	30	2.03
4	62	12.24	50	4.08
5	51	10.42	50	4.80
6	20	8.25	155	18.79

Xochicalco

Categoría	N	Tasa de crecimiento (cm)	Intervalo de tamaño de la categoría (cm)	Duración de la categoría (años)
1	11	8.18	5	0.61
2	26	31.10	15	0.48
3	35	14.69	30	2.04
4	58	12.60	50	3.97
5	56	14.89	50	3.36
6	25	6.24	170	27.24

3.2 Fases tempranas

3.2.1 Germinación de semillas

El promedio global de germinación en el campo fue de 16.35%. El ANOVA que se realizó con los porcentajes finales de germinación (transformados a arcoseno) mostró que hubo un efecto significativo del factor sitio, encontrándose una mayor germinación en la BT que en Xochicalco ($F = 5.301$, g.l. = 1, 16, $p = 0.035$). Además, el factor tratamiento fue muy significativo, pues la germinación bajo nodriza fue siempre mayor que la germinación en ausencia de una nodriza ($F = 30.076$, g.l. = 1, 16, $p = 4.997 \times 10^{-5}$). Por último, la interacción sitio \times tratamiento

también tuvo un efecto significativo ($F = 18.674$, g.l. = 1, 16, $p = 5.266 \times 10^{-4}$): el efecto del sitio dependió, a su vez, del tratamiento, pues en Xochicalco, el porcentaje de germinación en los sitios con nodriza fue mucho mayor que en los sitios sin nodriza (52.4 y 7.2%, respectivamente), mientras que en la BT los porcentajes de germinación en sitios con y sin nodriza fueron relativamente similares (39.2 y 32.0%, respectivamente; Fig. 8).

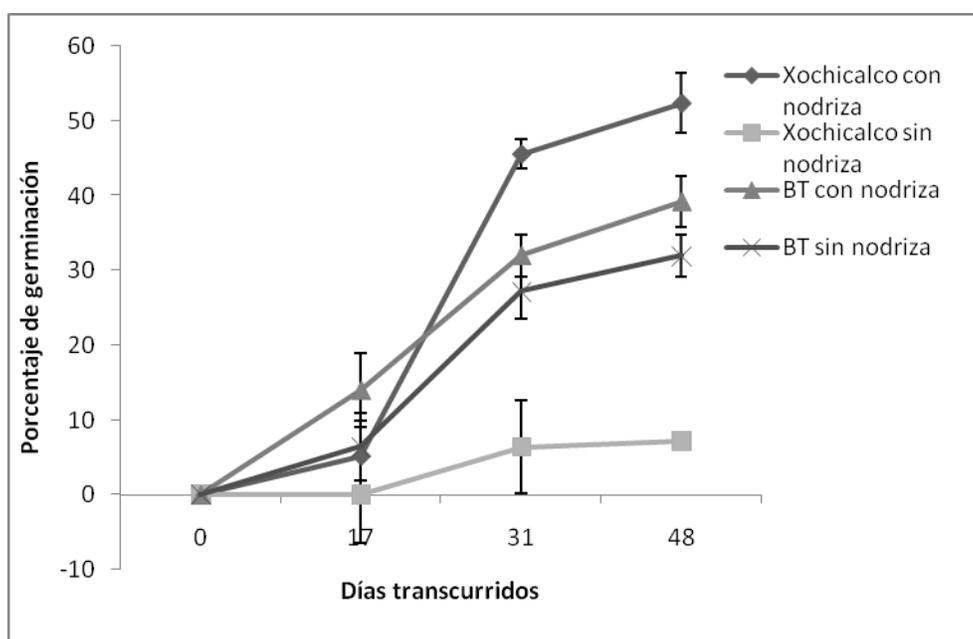


Figura 8. Porcentaje de germinación de semillas de *A. angustifolia* bajo dos tratamientos (con y sin nodriza) introducidas en Xochicalco y la BT en el verano de 2010. Se muestran los días transcurridos desde su introducción: 0 (21 de mayo), 17 (7 de julio), 31 (21 de julio) y 48 días (8 de agosto). $n = 250$ semillas por sitio y tratamiento. Las barras muestran el error estandar.

3.2.2 Supervivencia de plántulas

El ANOVA mostró que el factor sitio tuvo un efecto significativo sobre la mortalidad de plántulas ($F = 19.185$, g.l.= 1, 32, $p = 1.191 \times 10^{-4}$), siendo en la BT en donde se encontró una mayor mortalidad. Por otro lado, la interacción sitio \times tamaño también tuvo un efecto significativo ($F = 4.617$, g.l. = 1, 32, $p = 0.039$). Los factores nodriza ($F = 4.008$, g.l. = 1, 32, $p = 0.053$) y tamaño ($F = 3.067$, g.l. = 1, 32, $p = 0.089$) mostraron un efecto marginalmente significativo, con una tendencia hacia una mayor mortalidad en plántulas pequeñas y sin nodriza. Por el contrario, las interacciones sitio \times nodriza ($F = 2.574$, g.l. = 1, 32, $p = 0.118$), nodriza \times tamaño ($F = 0.662$, g.l. = 1, 32, $p = 0.421$), y sitio \times nodriza \times tamaño ($F = 0.11$, g.l. = 1, 32, $p = 0.118$) no fueron significativas.

Analizando los resultados en cada sitio, puede notarse que en Xochicalco, durante el primer mes posterior a la siembra, las plántulas pequeñas y sin nodriza mostraron la mayor tasa de mortalidad; de hecho, para el segundo mes todas las plántulas de esta categoría/tratamiento ya habían muerto (Fig. 6a). Las plántulas grandes y sin nodriza presentaron una gran mortalidad durante el primer mes (80%), pero desde el mes de septiembre hasta marzo no se registró mortalidad; entre abril y mayo algunas de estas plántulas murieron, pero posteriormente ya no hubo más mortalidad (hasta el final de las observaciones, en julio de 2010). Las plántulas con nodriza fueron muriendo poco a poco, aunque las grandes con menor intensidad que las pequeñas. Para el mes de mayo ya habían muerto todas las plántulas grandes con nodriza, mientras que las plántulas pequeñas con nodriza mostraron una supervivencia final de 8% (Fig. 6a).

En ambos sitios de estudio se observó que las principales causas de la muerte de las plántulas fueron la herbivoría y el estrés hídrico. Además, debido a la mayor pendiente en la BT, algunas plántulas fueron desenterradas por las lluvias.

En la BT las plántulas pequeñas con y sin nodriza fueron muriendo mes con mes, aunque las que murieron con mayor rapidez fueron las que no tenían planta nodriza (Fig 6b). Las plántulas grandes y sin nodriza tuvieron una alta mortalidad durante el primer mes, pero posteriormente su supervivencia se mantuvo más o menos constante, hasta que en mayo se observó una alta mortalidad, terminando con una supervivencia de 36%. Las plántulas grandes con nodriza fueron las que tuvieron una mayor supervivencia final (60%) (Fig. 6b).

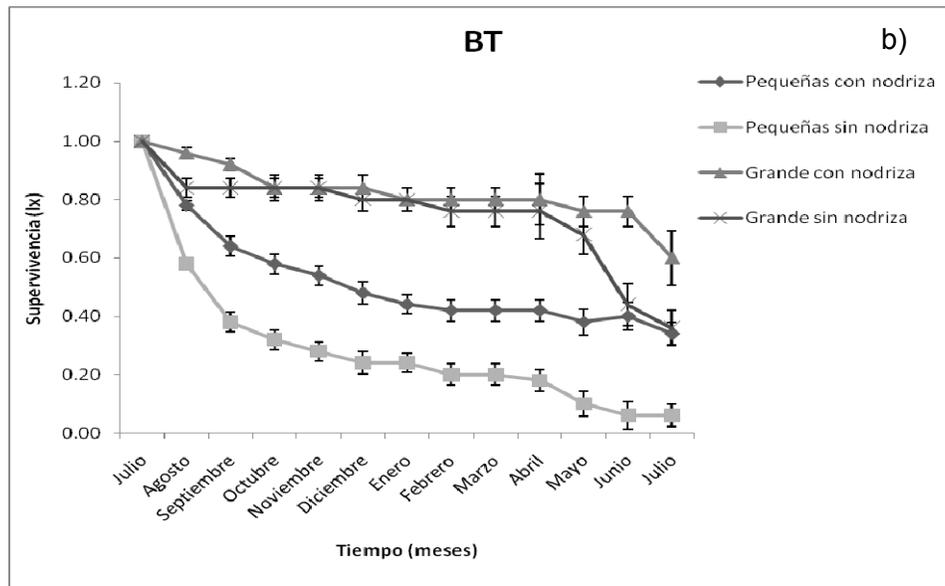
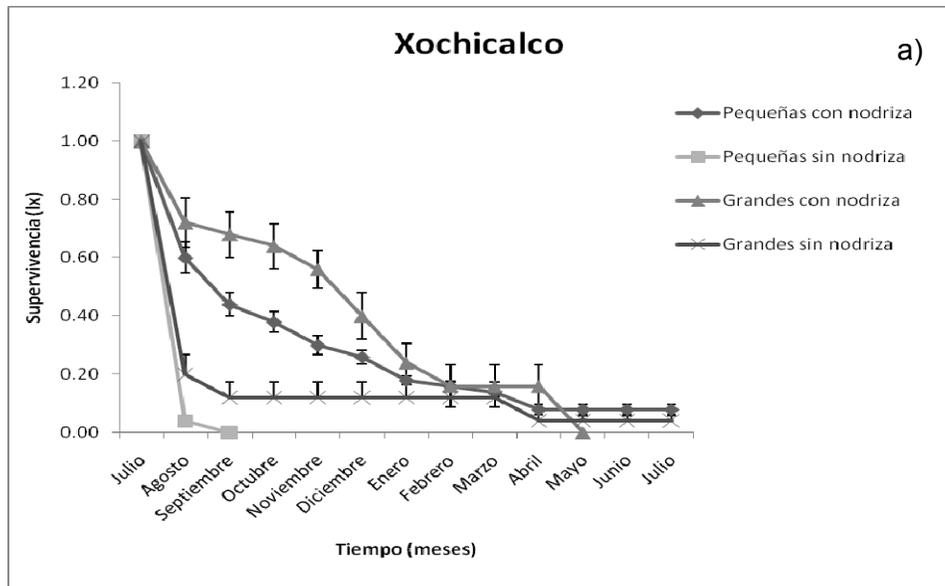


Figura 6. Supervivencia de plántulas de *A. angustifolia* de dos tamaños iniciales distintos (grandes y pequeñas) y bajo dos tratamientos (con y sin nodriza) introducidas al campo en la zona de a) Xochicalco y b) la BT, en julio de 2009. n = 50 plántulas grandes y n = 100 plántulas chicas por sitio y tratamiento. Las barras muestran el error estandar.

Con respecto a la longitud de la hoja más larga, se encontraron diferencias significativas en el factor tamaño ($F = 4.548$, g.l. = 1, 32, $p = 0.040$) y sitio ($F = 21.092$, g.l. = 1, 32, $p = 6.466 \times 10^{-5}$). En Xochicalco las plántulas chicas sin nodriza redujeron su longitud hasta acercarse a cero después del primer mes y en el segundo mes todas murieron (Fig. 7a). Las plántulas grandes con y sin nodriza mostraron oscilaciones en su longitud hasta noviembre y a partir de este mes, su longitud fue disminuyendo hasta llegar a cero en abril para las plántulas sin nodriza y en mayo para las plántulas con nodriza. Las plántulas pequeñas con nodriza disminuyeron drásticamente su longitud en los primeros dos meses y luego de manera paulatina hasta llegar a ceros en junio; sin embargo, su longitud aumentó en el último mes (Fig. 7a). En la BT, las plántulas grandes con y sin nodriza mostraron oscilaciones en la longitud de su hoja hasta mayo, mientras que las plántulas chicas de ambos tratamientos la disminuyeron hasta casi llegar a cero en mayo (Fig. 7b). A partir de este mes, todas las plántulas de todos los tratamientos aumentaron la longitud de su hoja en los últimos dos meses, excepto las plántulas grandes sin nodriza que la aumentaron al siguiente mes y luego la disminuyeron (Fig. 7b).

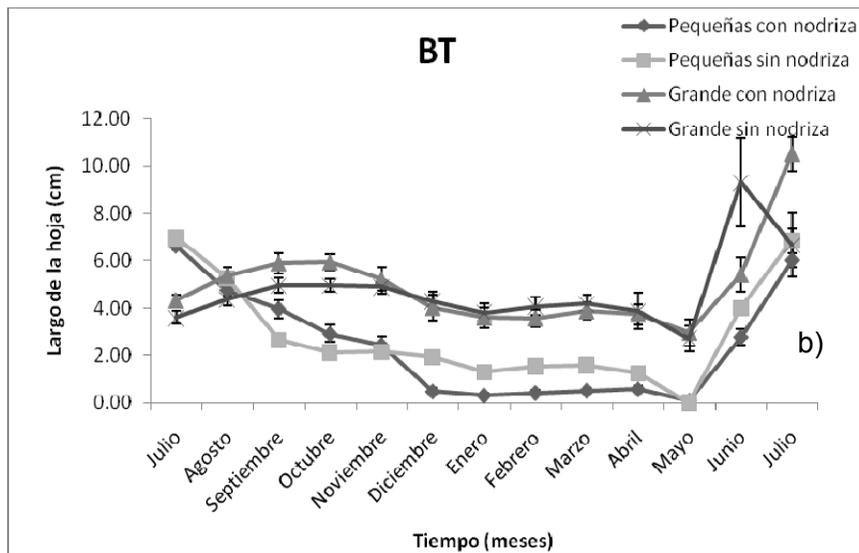
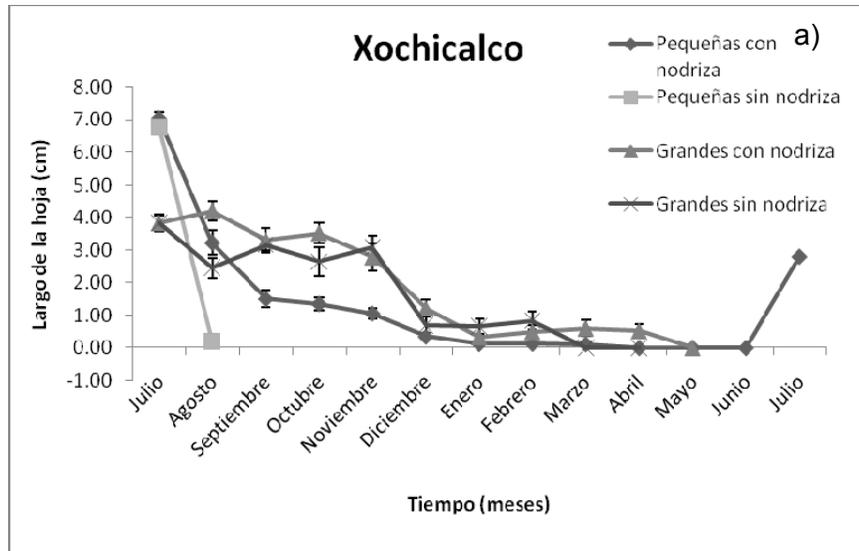


Figura 7. Longitud de la hoja más larga de las plántulas de *A. angustifolia* de dos tamaños distintos (grandes y pequeñas) y bajo dos tratamientos (con y sin nodriza) introducidas al campo en la zona de a) Xochicalco y la b) BT. n = 50 plántulas grandes y n = 100 plántulas chicas por sitio y tratamiento. Las barras muestran el error estandar.

Para el caso del número de hojas, el ANOVA mostró diferencias significativas en el factor sitio ($F = 20.209$, g.l. = 1, 32, $p = 8.552 \times 10^{-5}$) y la interacción sitio \times tamaño ($F = 6.067$, g.l. = 1, 32, $p = 0.019$). En Xochicaclo, el número de hojas de las plántulas pequeñas sin nodriza disminuyó a la mitad para el primer mes y en el segundo mes todas murieron (Fig. 8a). En general, las plántulas pequeñas con nodriza y las plántulas grandes de ambos tratamientos disminuyeron el número de hojas hasta septiembre, luego la aumentaron en octubre y posteriormente la disminuyeron hasta no tener hojas entre abril y junio. Al final del muestreo solamente las plántulas pequeñas con nodriza tuvieron hojas (Fig. 8a). En la BT, el número de hojas de las plántulas grandes con y sin nodriza osciló hasta abril, mientras que las plántulas chicas de ambos tratamientos la disminuyeron poco a poco hasta este mismo mes (Fig. 8b). En mayo, todas las plántulas de todos los tratamientos disminuyeron su número de hojas, pero en los dos últimos meses la aumentaron (Fig. 8b).

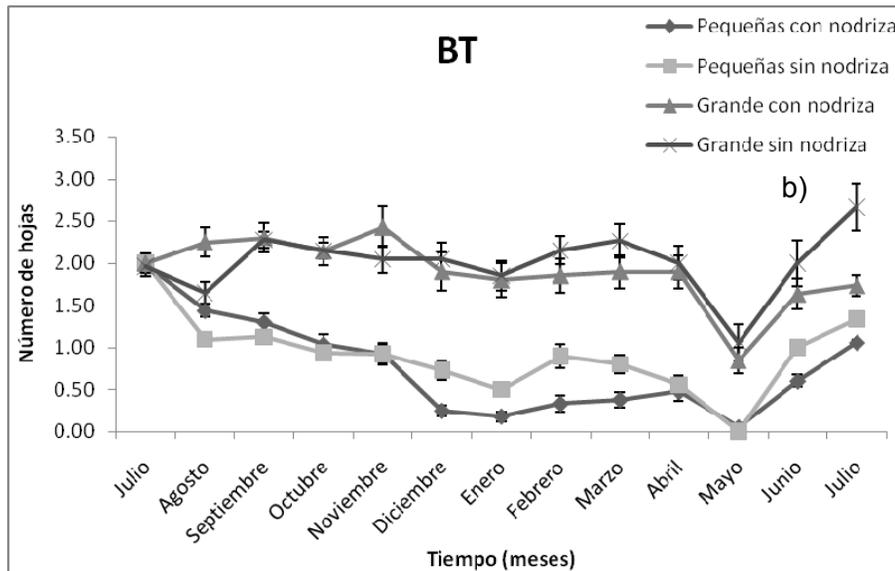
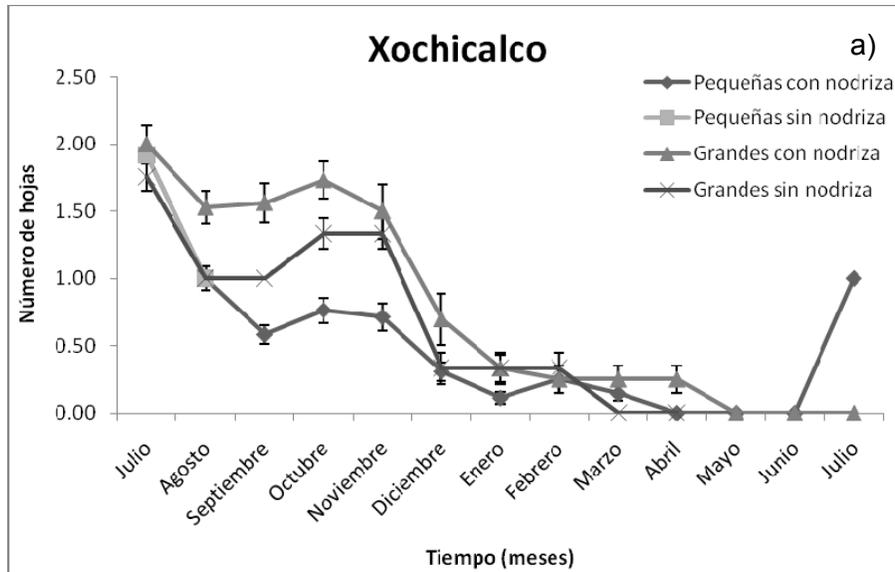


Figura 8. Número de hojas de las plántulas de *A. angustifolia* de dos tamaños distintos (grandes y pequeños) y bajo dos tratamientos (con y sin nodriza) introducidas al campo en la zona de Xochicalco y la BT. n = 50 plántulas grandes y n = 100 plántulas chicas por sitio y tratamiento. Las barras muestran el error estándar.

3.3 Demografía matricial

Las matrices de proyección poblacional muestran que la mortalidad de individuos de la primera categoría de tamaños fue alta en ambas poblaciones, pero fue mayor en Xochicalco (Cuadros 4 y 5). En contraste, para las demás categorías de tamaños, la mortalidad fue casi siempre mayor en la BT, excepto en la categoría 4. Para el caso de la fecundidad, se encontraron grandes diferencias entre ambas poblaciones, pues en la BT fue hasta 14 veces más alta que en Xochicalco. Esta diferencia se debió principalmente al mayor porcentaje de germinación y supervivencia en la BT que en Xochicalco (ver en la sección anterior). En las dos poblaciones se observó propagación clonal, pero en Xochicalco fueron tres las categorías de tamaño en las que se observó este fenómeno, mientras que en la BT sólo se registró para dos. Además, en Xochicalco se llegaron a producir por esta vía individuos hasta de la categoría 4, mientras que en la BT solamente hasta la categoría 3. Ambas poblaciones presentaron una λ mayor que la unidad, aunque sólo el valor de Xochicalco ($\lambda_X=1.208$) fue significativamente diferente de la unidad, a pesar de que fue menor que el de la BT ($\lambda_T=1.268$), pues los intervalos de confianza de λ fueron mucho menores en Xochicalco que en la BT, resultado de la gran diferencia en la fecundidad entre ambos sitios (Cuadros 4 y 5).

Tanto en la BT como en Xochicalco, la estructura estable de tamaños proyectada describe a una población dominada por individuos de la primera categoría, con una disminución paulatina hacia categorías mayores (Cuadro 6). Las pruebas de ji-cuadrada que se realizaron no mostraron diferencias

significativas en la estructura estable de tamaños de las dos poblaciones, tanto en 2009 ($\chi^2 = 2.56$, g.l. = 5, $p = 0.76$) como en 2010 ($\chi^2 = 7.26$, g.l. = 5, $p = 0.20$). De igual manera, se encontraron diferencias significativas entre las estructuras estables de tamaños y las estructuras observadas en ambos sitios ($\chi^2 = 323.84$, g.l. = 5, $p < 0.05$ en Xochicalco; $\chi^2 = 389.961$, g.l.= 5, $p < 0.05$ en la BT; Cuadro 6).

Cuadro 4. Matriz de proyección poblacional de la población de *A. angustifolia* de **Xochicalco**. La sección A muestra las transiciones, fecundidades y mortalidades (q_x) en cada categoría de tamaño, así como el tamaño de muestra, N (ver Cuadro 1 para la definición de las categorías). La sección B se refiere a las contribuciones de la propagación clonal. La sección C es la suma de las dos matrices parciales (A y B) y muestra el valor proyectado de λ con su intervalo de incertidumbre según su I.C._{.95%}.

A) Transiciones, fecundidades y mortalidad por categoría

	1	2	3	4	5	6
1	0.032	0	0	0	0	44.434
2	0.025	0.111	0.135	0	0	0
3	0.013	0.593	0.405	0.061	0	0
4	0	0.185	0.351	0.714	0.034	0
5	0	0.074	0.027	0.204	0.586	0.214
6	0	0	0.027	0	0.345	0.679
q_x	0.930	0.037	0.054	0.020	0.034	0.052
N	158	27	37	49	58	28

B) Clonalidad

	1	2	3	4	5	6
1	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0.041	0.034	0.080
3	0	0	0	0.041	0.086	0.160
4	0	0	0	0	0.034	0.040
5	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0

C) Matriz de proyección poblacional (**Xochicalco**)

$\lambda_x = 1.208$ (incertidumbre de 1.061 a 1.340, según el I.C._{.95%})

	1	2	3	4	5	6
1	0.032	0	0	0	0	44.434
2	0.025	0.111	0.135	0.041	0.034	0.071
3	0.013	0.593	0.405	0.102	0.086	0.143
4	0	0.185	0.351	0.714	0.069	0.036
5	0	0.074	0.027	0.204	0.586	0.214
6	0	0	0.027	0	0.345	0.679

Cuadro 5. Matriz de proyección poblacional de la población de *A. angustifolia* de la **BT**. La sección A muestra las transiciones, fecundidades y mortalidades (q_x) en cada categoría de tamaño, así como el tamaño de muestra, N (ver Cuadro 1 para la definición de las categorías). La sección B se refiere a las contribuciones de la propagación clonal. La sección C es la suma de las dos matrices parciales (A y B) y muestra el valor proyectado de λ con su intervalo de incertidumbre según su I.C._{.95%}.

A) Transiciones, fecundidades y mortalidad por categoría

	1	2	3	4	5	6
1	0.288	0	0	0	13.806	727.434
2	0.007	0.370	0.021	0.016	0	0
3	0.007	0.407	0.532	0.016	0	0
4	0	0.037	0.383	0.766	0.096	0
5	0	0	0	0.203	0.692	0.077
6	0	0	0	0	0.135	0.731
q_x	0.699	0.185	0.064	0	0.058	0.192
N	153	27	47	64	52	26

B) Clonalidad

	1	2	3	4	5	6
1	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0.064	0.113	0	0
3	0	0	0	0.032	0	0
4	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0

C) Matriz de proyección poblacional (BT)

$\lambda_T = 1.268$ (incertidumbre de 0.952 a 1.452, según el I.C._{.95%})

	1	2	3	4	5	6
1	0.288	0	0	0	13.806	727.434
2	0.007	0.370	0.021	0.016	0	0
3	0.007	0.407	0.532	0.016	0	0
4	0	0.037	0.383	0.766	0.115	0
5	0	0	0	0.203	0.692	0.077
6	0	0	0	0	0.135	0.731

Cuadro 6. Estructura estable de tamaños proyectada para la población de *A. angustifolia* en Xochicalco y en la BT. Se encontraron diferencias significativas en la estructura estable de tamaños de las dos poblaciones en el 2009 ($\chi^2 = 2.56$, g.l. = 5, $p = 0.76$) y en el 2010 ($\chi^2 = 7.26$, g.l. = 5, $p = 0.20$), así como entre las estructuras estables de tamaños y las estructuras observadas en ambos sitios ($\chi^2 = 323.84$, g.l. = 5, $p < 0.05$ en Xochicalco; $\chi^2 = 389.961$, g.l. = 5, $p < 0.05$ en la BT).

a) Xochicalco

Categoría de tamaño	Observada	Proyectada
1	0.008	0.830
2	0.105	0.029
3	0.245	0.048
4	0.245	0.051
5	0.228	0.030
6	0.169	0.022

b) BT

Categoría de tamaño	Observada	Proyectada
1	0.005	0.956
2	0.107	0.010
3	0.191	0.015
4	0.335	0.013
5	0.247	0.005
6	0.116	0.001

Los valores reproductivos específicos por categoría fueron bajos para las categorías no reproductivas (de la 1 a la 3) y aumentaron en las categorías reproductivas, presentando el mayor valor en la última (Cuadro 7), que tuvo un valor reproductivo más alto en ambos sitios, y fue comparativamente más grande en la BT que en Xochicalco, mientras que la categoría 1 tuvo un valor más alto en Xochicalco que en la BT (Cuadro 7).

Cuadro 7. Valores reproductivos específicos por categoría de tamaño en las poblaciones de *A. angustifolia* estudiadas en Xochicalco y en la BT. Las matrices de cuyo análisis provienen estos valores reproductivos están en los Cuadros 3 y 4, y la definición de las categorías de tamaño en el Cuadro 1.

Categoría de tamaños	Xochicalco	BT
1	0.003	0.0005
2	0.093	0.024
3	0.098	0.046
4	0.133	0.084
5	0.261	0.182
6	0.410	0.662

3.3.1 Análisis de elasticidad (análisis de perturbación prospectivos)

Las matrices de elasticidades mostraron que, en ambos sitios, la permanencia de los individuos en las categorías 4, 5 y 6 fueron las tasas vitales que mostraron los valores más altos de elasticidad (Cuadro 8). Sin embargo, las matrices de los dos sitios difieren en cierta medida, pues en la de Xochicalco el valor más elevado se encontró en la permanencia de la categoría 6, mientras que en la BT fue en la permanencia de la categoría 4 (Cuadro 8).

Cuadro 8. Matrices de elasticidad de las poblaciones de *A. angustifolia* estudiadas en a) Xochicalco y b) BT. Los tres valores más altos de cada matriz se encuentran resaltados con negritas.

a) Xochicalco ($\lambda = 1.208$)

	1	2	3	4	5	6
1	0.002	0	0	0	0	0.073
2	0.048	0.007	0.015	0.005	0.002	0.004
3	0.025	0.042	0.047	0.012	0.006	0.008
4	0	0.018	0.057	0.122	0.007	0.003
5	0	0.014	0.008	0.067	0.112	0.030
6	0	0	0.013	0	0.104	0.150

b) BT ($\lambda = 1.268$)

	1	2	3	4	5	6
1	0.024	0	0	0	0.006	0.078
2	0.029	0.017	0.006	0.008	0	0
3	0.055	0.036	0.070	0.005	0	0
4	0	0.006	0.091	0.160	0.009	0
5	0	0	0	0.092	0.115	0.003
6	0	0	0	0	0.081	0.110

Por otro lado, en ambas matrices los valores de elasticidad de la fecundidad fueron muy bajos, contribuyendo con menos del 8 % del valor de λ ; y la elasticidad de la propagación clonal fue todavía menor que la de la reproducción sexual. El establecimiento de plántulas, por su parte, contribuyó con alrededor del 3-5% del valor de λ .

Al sumar los valores de los diferentes procesos demográficos, se observó un patrón similar en ambos sitios de estudio (Figura 9), siendo la permanencia y el

crecimiento los procesos demográficos que más contribuyeron al valor de λ , a la vez que la retrogresión y la propagación clonal tuvieron la menor contribución. La fecundidad tuvo una importancia ligeramente mayor en la BT que en Xochicalco y sucedió lo contrario con la clonalidad (Figura 9).

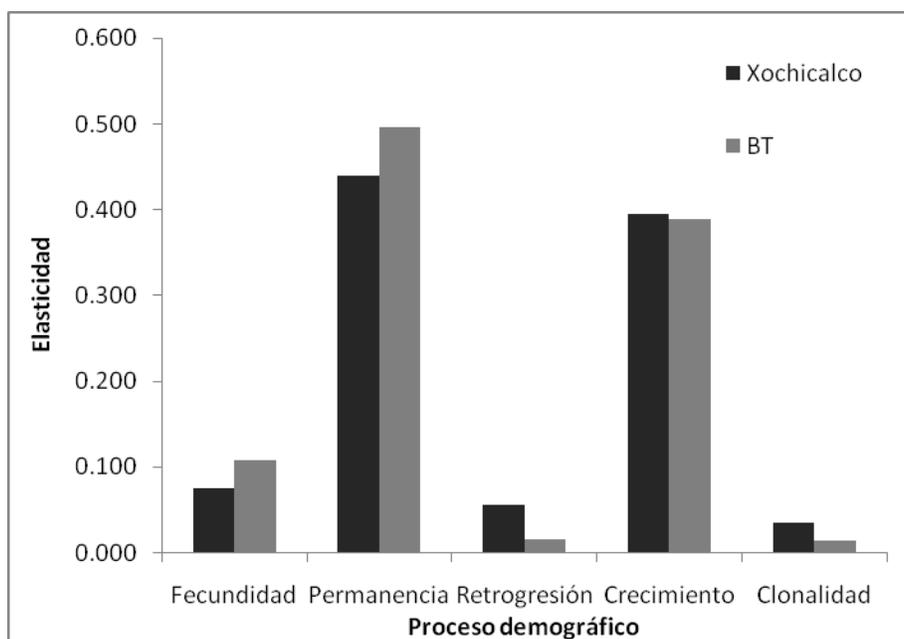


Figura 9. Suma de las elasticidades por procesos demográfico para las poblaciones estudiadas de *A. angustifolia*.

3.3.2 Experimentos de Respuesta de Tabla de Vida (análisis de perturbación retrospectivos)

Los experimentos de respuesta de tabla de vida (ERTV) consistieron en comparar las matrices de cada sitio con una matriz promedio, que curiosamente tuvo un valor de λ mayor que el de las dos matrices originales ($\lambda_P = 1.363$; mientras que $\lambda_X = 1.208$ y $\lambda_T = 1.270$ – ver Discusión, más adelante). Así, los resultados del

ERTV cuantifican cómo contribuyó cada entrada de la matriz de un sitio a explicar la diferencia entre la λ de esa matriz y la λ de la matriz promedio.

Según los resultados del ERTV, el valor de λ de la matriz de Xochicalco fue menor que el de la matriz promedio, principalmente porque la menor fecundidad de la matriz de Xochicalco (entrada $a_{1,6}$) contribuyó a una disminución del valor de λ de dicha matriz (i.e., contribución negativa - Fig. 10a). Por otro lado, la estasis de la matriz de Xochicalco también contribuyó a la disminución en λ , comparada con la matriz promedio, mientras que la estasis de la matriz de la BT contribuyó a un aumento en λ (Fig. 10b). La contribución del crecimiento fue positiva en Xochicalco, excepto para la entrada $a_{4,3}$, y lo contrario ocurrió en la BT. Las mayores contribuciones positivas del crecimiento las realizaron las transiciones $a_{2,1}$ y $a_{6,5}$ en Xochicalco. Estas mismas entradas hicieron contribuciones negativas en la BT (Fig. 10c). En el caso de la reproducción vegetativa, la gran mayoría de las contribuciones en Xochicalco fueron positivas, mientras que en la BT fueron negativas con la excepción de $a_{4,5}$ (Fig 10 d).

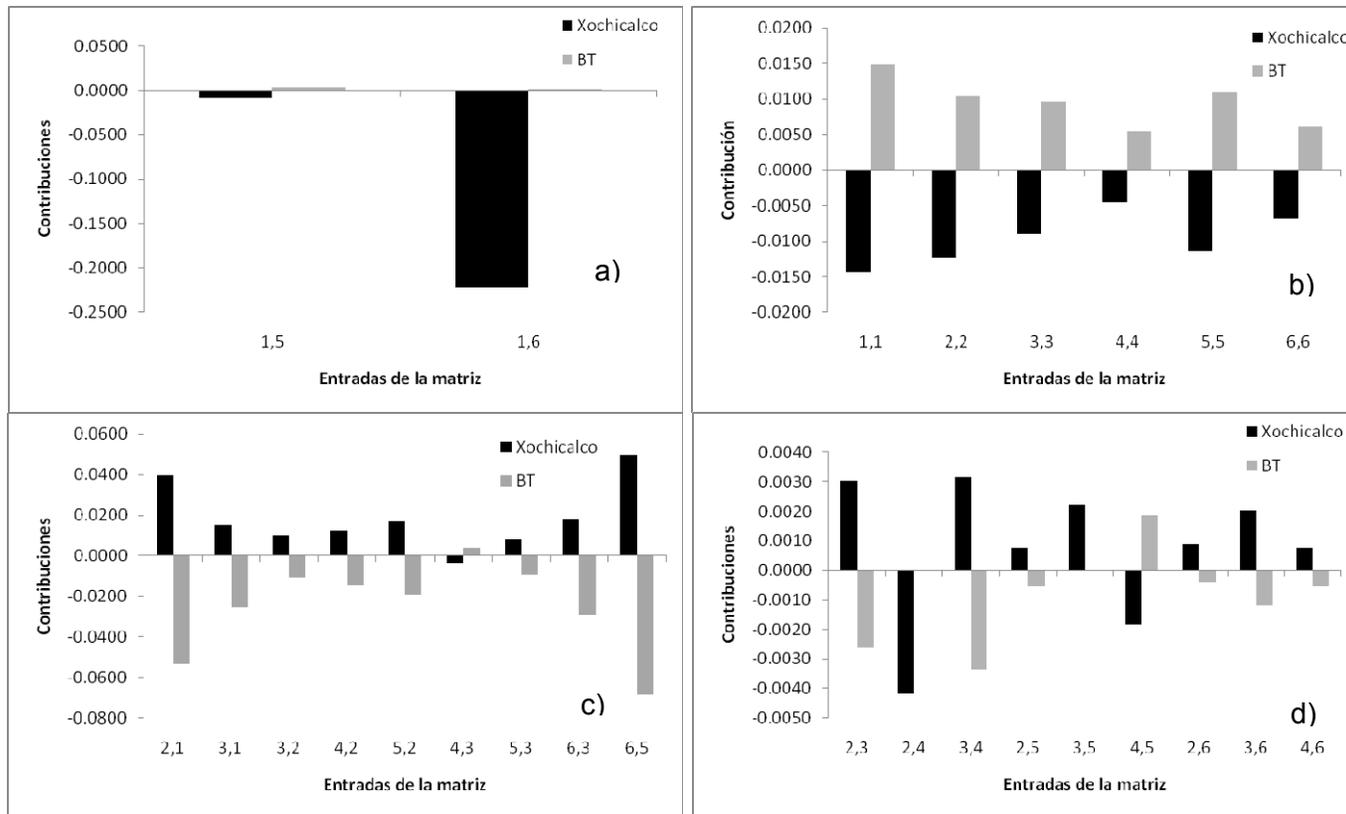


Figura 10. Resultados de los ERTV, representando la contribución que hizo cada una de las entradas de las matrices de Xochicalco y la BT, para que la λ de su respectiva matriz aumentara (contribución positiva) o disminuyera (contribución negativa) con respecto al valor de λ de la matriz promedio. Las diferentes gráficas se refieren a cada uno de los cuatro procesos demográficos básicos: a) Fecundidad, b) Estasis, c) Crecimiento, y d) Reproducción vegetativa. Las entradas de la matriz están representadas sólo por sus subíndices i,j , y representan la transición o contribución de la categoría j a la i , entre el tiempo t y el tiempo $t+1$. Para la gráfica de las contribuciones por medio de reproducción vegetativa, los asteriscos marcan entradas

3.3.3 Efectos del manejo: simulaciones numéricas

Las simulaciones numéricas que se llevaron a cabo tuvieron la intención de evaluar, de manera teórica, el efecto que tendrían diferentes formas de manejo sobre la población de la BT, que es la zona más perturbada y que está sujeta a restauración ecológica. Los resultados sugieren que la reducción de la fecundidad (debida, por ejemplo, a la remoción de escapos para la fabricación de bebidas alcohólicas) llevaría a una disminución de la tasa finita de crecimiento poblacional (Fig. 11). Sin embargo, el valor de λ sería menor que la unidad ($\lambda = 0.989$, Fig 11) sólo si se eliminara el 100% de los escapos, es decir, si no hubiera reproducción sexual (reducción de la fecundidad hasta en un 100%).

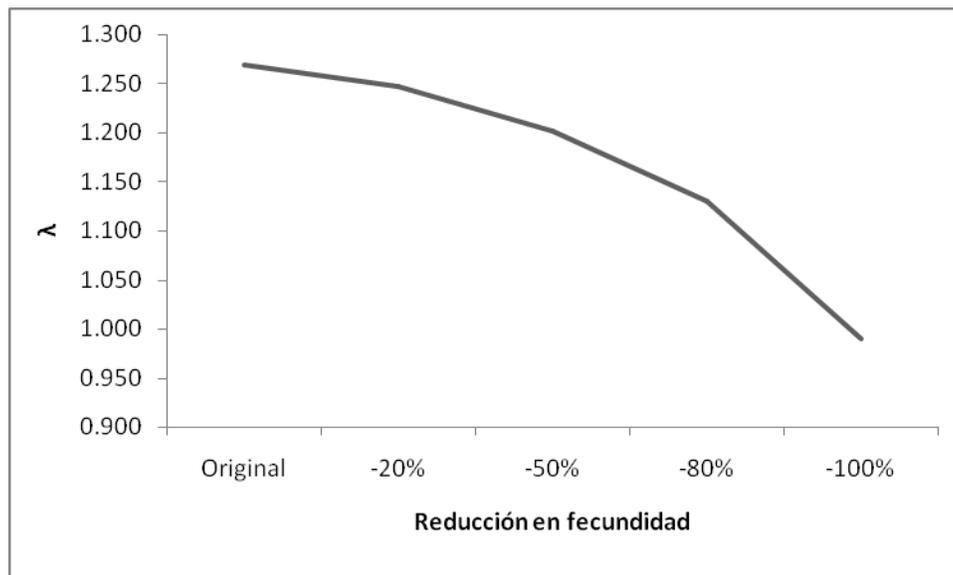


Figura 11. Proyección del valor de λ al reducir, de manera simulada, la fecundidad en la matriz de la BT.

Adicionalmente, al simular la introducción de plántulas de la categoría de tamaño 2 a la población de la BT, se observó que la λ aumentó de manera notable al incrementar el número de plántulas (Fig. 12). Esto simula la forma en la que la población respondería si se hicieran labores anuales de restauración ecológica, introduciendo una cierta cantidad de plántulas en el área de estudio, la λ se incrementará sustancialmente.

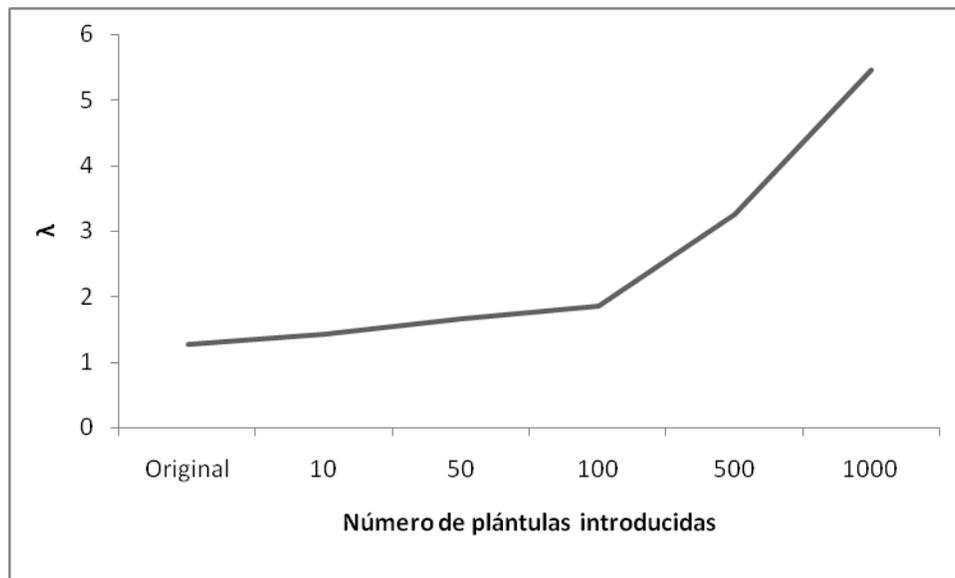


Figura 12. Proyección del valor de λ bajo diferentes intensidades de restauración (dadas por el incremento en la fecundidad de la matriz, simulando que cada año se introduce un cierto número de plántulas en el área de estudio – ca. 11 hectáreas) en la BT.

Al aumentar la fecundidad, se observó que la λ en ambos sitios de estudio fue aumentando conforme se aumentaba el número de individuos que se reproducían, aunque λ siempre fue mayor en la BT (Fig 13).

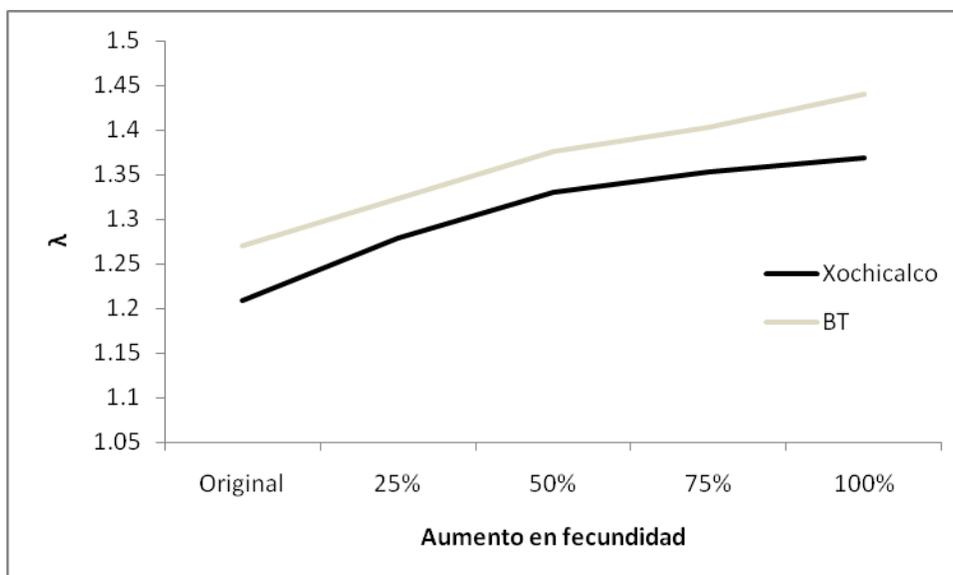


Figura 13. Proyección del valor de λ al aumentar la fecundidad de la categoría de tamaños 6 (i.e. proporción de individuos que se reproducen) en Xochicalco y la BT.

3.4 Metabolismo fotosintético de las plántulas de *Agave angustifolia*

Al analizar el nivel de acidez de las plántulas de *A. angustifolia* de diferentes edades y sometidas a distintos tratamientos de riego, se observó que los tejidos colectados por la mañana presentaron consistentemente una mayor acidez que los colectados por la tarde (Cuadro 9). Sin embargo, solamente se encontraron diferencias significativas entre la acidez de la mañana y de la noche en las plántulas de 2 meses de edad con riego frecuente; a su vez, las plántulas de 3 meses con riego frecuente y las de 2 meses con riego esporádico mostraron diferencias marginalmente significativas (Cuadro 9). En términos generales, la acidez de las plántulas fue aumentando con su edad, de tal manera que las que mostraron la mayor acidez fueron las de 4 y 3 meses de edad con riego frecuente,

y las de 4 meses de edad con riego esporádico (de la cosecha de la mañana). Estos resultados sugieren que el metabolismo CAM se incrementa con la edad de las plántulas, aunque la gran variabilidad de los resultados no permitió una conclusión clara al respecto. Esta variabilidad en la acidez en los tejidos se deba probablemente a la varianza metabólica, como se ha observado en otros estudios (Loza-Cornejo *et al.*, 2003; Ayala-Cordero *et al.*, 2006; Hernández-González y Briones, 2007).

Cuadro 9. Acidez promedio de los tejidos de las plántulas de *A. angustifolia* de cuatro edades y dos tratamientos de riego. Los tres valores más altos están resaltados en negritas. La columna de la derecha se refiere al nivel de significancia de las pruebas de t que se realizaron para determinar si había diferencias significativas entre la acidez de la mañana y la de la noche; se señalan con asteriscos sólo las comparaciones que resultaron significativas o marginalmente significativas ($\cdot = p$ entre 0.10 y 0.05; $* = p < 0.05$).

Edad (meses)	Tratamiento de riego	Hora de muestra (24 horas)	Acidez promedio (moles H ⁺ /gramos de tejido fresco)	Nivel de significancia
1	No se aplicó tratamiento	8:00	1.11 X 10 ⁻⁵	
		20:00	0.92 X 10 ⁻⁵	
2	Frecuente	8:00	1.71 X 10 ⁻⁵	*
		20:00	0.65 X 10 ⁻⁵	
2	Esporádico	8:00	1.75 X 10 ⁻⁵	·
		20:00	1.03 X 10 ⁻⁵	
3	Frecuente	8:00	2.07 X 10⁻⁵	·
		20:00	0.99 X 10 ⁻⁵	
3	Esporádico	8:00	1.66 X 10 ⁻⁵	
		20:00	0.90 X 10 ⁻⁵	
4	Frecuente	8:00	2.32 X 10⁻⁵	
		20:00	1.72 X 10 ⁻⁵	
4	Esporádico	8:00	2.04 X 10⁻⁵	
		20:00	1.06 X 10 ⁻⁵	

El ANOVA realizado con los valores de ΔA (delta acidez, que representa el cambio entre la acidez de la mañana y la de la tarde), mostró que no hubo un efecto significativo de ninguno de los factores experimentales, ni de las

interacciones entre ellos, sobre la magnitud de la diferencia de acidez entre mañana y tarde (efecto del tratamiento de riego: $F = 0.25$, g.l. = 1, 16, $p = 0.61$; efecto de la edad de las plántulas: $F = 0.10$, g.l. = 2, 16, $p = 0.89$; efecto de la interacción riego \times edad: $F = 0.10$, g.l. = 2, 16, $p = 0.89$). Sin embargo, en todas las plántulas, sin importar el tratamiento de riego ni la edad, ΔA fue mayor que cero (Fig. 14). Por otro lado, la ΔA se mantuvo aproximadamente constante al aumentar la edad de las plántulas cuando estuvieron sometidas a riego frecuente, mientras que cuando estuvieron con riego esporádico se observó una ligera tendencia hacia una mayor ΔA en las plántulas de mayor edad (Fig. 14). Esto sugiere que la proporción de CO_2 capturado entre la noche (metabolismo CAM) y día (metabolismo C_3) no cambió con la edad cuando las plantas fueron regadas frecuentemente, pero cambió a mayor captura de CO_2 nocturno cuando el riego fue menos frecuente.

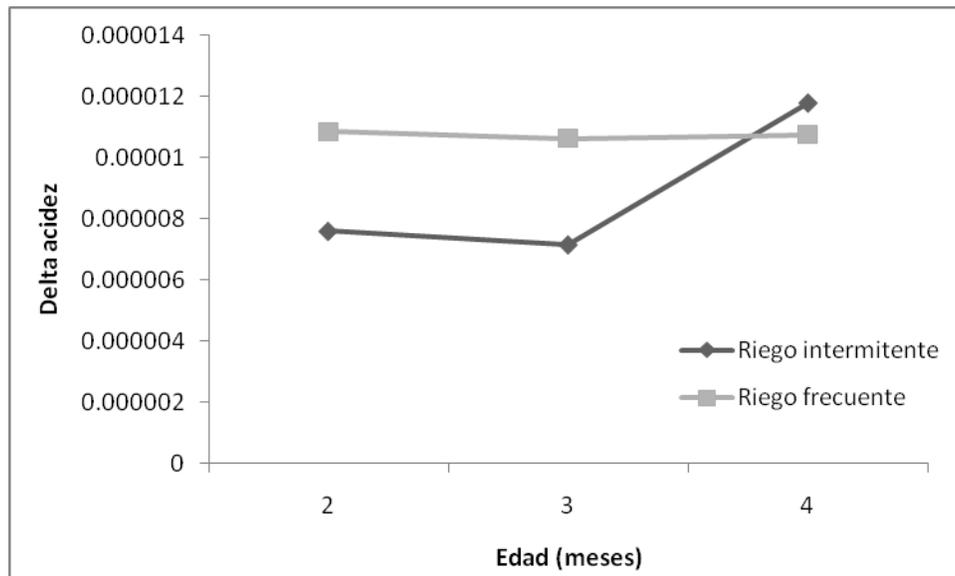


Figura 14. Promedios de ΔA en los tejidos de las plántulas de *A. angustifolia* de tres edades y dos tratamientos de riego. ΔA representa la diferencia en acidez entre la mañana y la tarde.

Debido a que en la mayoría de los casos no se encontraron diferencias claras entre la acidez de la mañana y la de la noche, los resultados de esta sección no nos permiten concluir sobre el tipo de metabolismo fotosintético que presentan las plántulas de *A. angustifolia* (ver Discusión más adelante). Por otro lado, la ΔA de las plántulas de distintas edades y diferentes tratamientos tampoco mostró una variación con tendencias inequívocas, sugiriendo que estos factores no tuvieron un efecto sobre la expresión del metabolismo fotosintético de las plántulas de *A. angustifolia*.

4. Discusión

4.1 Etapas tempranas

Un primer aspecto que vale la pena resaltar de los resultados sobre las fases tempranas de crecimiento, es que en ambos sitios de estudio, la supervivencia de plántulas de *A. angustifolia* fue mayor bajo las plantas nodriza que al descubierto. Esta es una observación interesante, pues existen pocos trabajos que confirmen la existencia de un fenómeno claro de nodricismo en agaves, a diferencia de lo que ocurre con diversas especies de la familia Cactaceae, en las que se ha reportado al nodricismo con mucha frecuencia (e.g., Nobel 1982; Valiente-Banuet y Ezcurra 1991; Flores y Jurado, 2003; Esparza-Olguín *et al.*, 2005). Entre los estudios que han abordado el tema del nodricismo en agaves, destaca el de Arizaga y Ezcurra (2002) para *A. macroacantha*, en Tehuacán. Estos autores observaron que, al cabo de siete años, solamente sobrevivieron las plántulas que habían sido introducidas bajo una planta nodriza. Diversas observaciones de campo en otras especies parecen reflejar este mismo fenómeno; por ejemplo, las plántulas de *A. deserti* y *A. macroacantha* que se establecen de forma natural, generalmente lo hacen bajo una planta nodriza (Jordan y Nobel, 1979; Raphael y Nobel, 1986; Franco y Nobel, 1988; Arizaga y Escurra, 2002). La sombra de las plantas nodriza brinda condiciones microclimáticas específicas, entre las que se cuentan una mayor acumulación de materia orgánica, un amortiguamiento de los cambios de temperatura, mayor humedad del suelo, menor tasa de evapotranspiración, menores tasas de depredación de plántulas y semillas y menor mortalidad debido al pisoteo en lugares utilizados para la ganadería (del Castillo, 1987; Rostagno *et*

al., 1991; Montaña *et al.*, 1996; Franco y Nobel, 1988; Rodríguez y Ezcurra, 2000). Este tipo de condiciones favorecen el establecimiento y supervivencia de plántulas en dichos microambientes, en contraste con lo que ocurre en espacios abiertos. En el caso de nuestros resultados con *A. angustifolia*, el hecho de que el efecto del nodricismo haya sido más notorio en Xochicalco (donde las temperaturas son mayores y la precipitación es menor que en la BT) sugiere que el factor determinante en este caso fue la disponibilidad de agua para las plántulas y semillas, que en general es mayor bajo la sombra de las plantas nodriza que al descubierto, debido a la reducción en la incidencia de radiación lumínica, y el consecuente amortiguamiento de la temperatura y de la evapotranspiración (Franco y Nobel, 1988; Franco y Nobel, 1989; Nobel, 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991).

El efecto del tamaño inicial de las plántulas fue también una variable determinante. Las plántulas grandes presentaron una mayor supervivencia las plántulas pequeñas en ambos sitios de estudio. La influencia de la edad de las plántulas sobre sus probabilidades de establecimiento ha sido estudiada en otros agaves, dando lugar a resultados parecidos a los nuestros. Por ejemplo, en plántulas de *A. deserti* introducidas al campo cuando tenían un año de edad se encontró una supervivencia del 69% al cabo de cuatro meses, mientras que en las plántulas de 36 días de edad la mortalidad fue del 100% después del mismo periodo (Jordan y Nobel, 1979). La supervivencia de plántulas de una semana de edad de *A. macroacantha* en el valle de Tehuacán, Puebla, fue también muy baja (2.4 % después de 30 meses de ser introducidas; Arizaga y Ezcurra, 2002). Entonces, es común que entre mayor sea la edad o el tamaño de una plántula,

mayor será su probabilidad de sobrevivir, puesto que tendrá una mayor capacidad de obtener agua al contar con un sistema radicular más robusto, y de almacenarla en sus tejidos (Nobel, 1976). Además, la eficiencia en el uso del agua (i.e. cantidad de CO₂ absorbido en relación con la cantidad de agua perdida durante la absorción de este gas) suele ser mayor conforme aumenta la edad o el tamaño de la plántula, dando como resultado una menor pérdida de agua debida a la apertura de estomas en plántulas mas grandes (Nobel, 1988). Otro factor que hay que tomar en cuenta es la succulencia, la cual permite tener agua disponible para hacer fotosíntesis durante la época seca, alargando la estación de captura de CO₂ y crecimiento (Nobel,1988). Estos factores podrían ser los responsables del aumento en la supervivencia de las plántulas grandes en este estudio, pues su mayor tamaño les pudo haber conferido una mayor capacidad de resistir períodos largos de sequía comparado con las plántulas de menor tamaño/edad. Por otro lado, la dependencia de una planta nodriza puede ser más fuerte en plántulas más jóvenes o pequeñas y disminuir con la edad (Bonfil *et al.*, 2003).

Los resultados de supervivencia de plántulas en el campo pueden interpretarse también a la luz de lo obtenido en los experimentos de laboratorio sobre metabolismo CAM. En estos últimos, se observó que la acidez de los tejidos en la mañana siempre fue menor que en la tarde (aunque sólo en pocas ocasiones se encontraron diferencias significativas entre mañana y tarde). Además, se observó una clara una tendencia hacia un aumento en la acidez de la mañana conforme aumentó la edad de la plántula. Este mismo patrón se observó en plántulas de los cactus *Stenocereus beneckeii* y *S. queretaroensis* expuesta a bajos niveles de luz, pues las plántulas de mayor edad presentaron una mayor

acidez en la mañana que las plántulas más jóvenes (Loza-Cornejo *et al.*, 2003; Ayala-Cordero *et al.*, 2006). De la misma manera, se ha visto que la absorción de CO₂ durante la noche en plántulas de *A. deserti* aumenta conforme aumenta su edad, lo que se traduce en un aumento en la acidez en la mañana (Nobel, 1988).

Se considera que el metabolismo fotosintético de tipo C₃ existía previamente, en el tiempo evolutivo, antes de que evolucionara el metabolismo CAM. Y en vista de que “la ontogenia recapitula la filogenia” (Loza-Cornejo *et al.*, 2003), es hasta cierto punto natural que las plántulas de los cactus y agaves comiencen sus primeras etapas de desarrollo expresando un metabolismo de tipo C₃, pues se trata de una reminiscencia de este tipo de fotosíntesis (Nobel, 1988; Altesor y Ezcurra, 1992). Sin embargo, conforme aumenta la edad el aparato fotosintético va madurando, desarrolla la succulencia en los tejidos y la planta comienza a expresar una fotosíntesis de tipo CAM (Loza-Cornejo *et al.*, 2003). Por ejemplo, las plántulas de *Stenocereus beneckei* con niveles de luz bajos presentaron una oscilación de acidez típica de una planta CAM sólo a partir de los nueve meses de edad (Ayala-Cordero *et al.*, 2006). En este estudio, las plántulas de *A. angustifolia* de mayor edad fueron las de cuatro meses; y aunque sus tejidos mostraron una acidez ligeramente mayor en la mañana que en la noche, no fue claro que su metabolismo fotosintético fuera inequívocamente CAM. Se necesitaría realizar pruebas de acidez en tejidos de plántulas con mayor edad, ya sea en laboratorio o en campo, para ver a qué edad se presenta claramente un metabolismo de tipo CAM. Estos resultados explican en alguna medida por qué las plántulas de *A. angustifolia* presentaron una supervivencia tan baja en los microambientes expuestos, ya que Xochicalco es más cálido (y la BT más

templado), por lo que suponemos que el estrés hídrico es mayor en Xochicalco (por sus mayores temperaturas).

Un factor que pudo haber influenciado la interpretación de nuestros resultados de la ΔA en las plántulas de *A. angustifolia* es la hora en la que se tomó la muestra del tejido. Generalmente, la mayor acidez se encuentra en la mañana (i.e. entre las 6:00 y 8:00 horas) y la menor en el anochecer (entre 19:00 y 21:00; Nobel, 1988), aunque en varios experimentos se ha visto que éstas pueden registrarse en distintas horas del día (Koch y Kennedy, 1980; Loza-Cornejo *et al.*, 2003; Ayala-Cordero *et al.*, 2006; Hernández-González y Briones, 2007). Por ejemplo, plántulas de *Stenocereus beneckei* de 6, 7 y 9 meses de edad mostraron un pico en su acidez a las 18:00, 12:00 y 24:00 horas, respectivamente, mientras que la menor acidez fue más variable, registrándose a las 9:00, 21:00 o 24:00 horas (Ayala-Cordero *et al.*, 2006). De igual forma, la hora en la que se registra la mayor y menor acidez en cactáceas en condiciones de campo y laboratorio ha sido variable (Koch y Kennedy, 1980; Loza-Cornejo *et al.*, 2003; Hernández-González y Briones, 2007). Así, nosotros obtuvimos una muestra de tejido a las 8:00 y 20:00 horas, suponiendo que en esta hora se registraría la mayor y menor acidez (lo cual puede ser falso), haciendo que los valores de ΔA que calculamos no sean los verdaderos. Para tener una mejor idea de la variación en la acidez durante el día, tendríamos que analizar muestras de acidez en intervalos más cortos de tiempo.

Con respecto al efecto de las condiciones de crecimiento de las plántulas sobre la posible expresión del metabolismo CAM, se observó que cuando las

plántulas fueron regadas con mayor frecuencia, ΔA tendió a ser mayor, aunque no se encontraron diferencias significativas. En plantas adultas de *A. fourcroydes*, *A. salmiana*, *A. lechuguilla*, *A. tequilana* y en plántulas de un mes de edad del cactus *Epiphyllum phyllanthus*, se ha visto que ΔA aumenta con la humedad del sustrato (Nobel, 1985; Nobel y Meyer, 1985; Nobel y Quero, 1986; Nobel, 1987; Andrade y Nobel, 1996), al contrario de lo que se esperaría en plantas con metabolismo CAM, las cuales tienden a cerrar sus estomas durante el día, cuando se presenta una menor humedad, de tal manera que se evita la pérdida de agua a través de los estomas (Nobel, 1988). Esto se ha confirmado en plantas maduras de *A. deserti*, en las que se ha encontrado una menor conductancia estomática en relación con el incremento en la sequía del sustrato (Nobel y Hartsock, 1979). Cuando los estomas se abren por la noche (en el metabolismo CAM), la planta asimila CO_2 por la noche y lo acumula en sus tejidos en forma de ácido málico, lo cual lleva a que la acidez de sus tejidos sea alta hacia el final de la noche (i.e. temprano en la mañana; Nobel, 1988). Si el sustrato se encuentra húmedo, el agave tiende a abrir los estomas durante la noche pero por períodos de tiempo más largos, asimilando mayores cantidades de CO_2 y aumentando la acidez en la mañana (Nobel, 1976). La ΔA de las plántulas de *A. angustifolia* fue la misma en ambos tratamientos de riego, por lo que éste no tiene efecto sobre la expresión de CAM.

Por otro lado, se ha sugerido que la expresión del metabolismo CAM es independiente de la humedad del sustrato y que es más bien la ontogenia la que determina el cambio de metabolismo fotosintético (Ayala-Cordero *et al.*, 2006;

Loza-Cornejo *et al.*, 2006). Esto se ha confirmado en plántulas de *Stenocereus beneckeii* sometidas a distintos potenciales hídricos del suelo, en las que se observó que el metabolismo CAM se expresó sólo a partir de los nueve meses de edad, independientemente de las condiciones en las que habían crecido (Ayala-Cordero *et al.*, 2006). Este mismo comportamiento se observó en plántulas de *S. queretaroensis*, las cuales empezaron a mostrar un patrón de acidez típico de una planta CAM solamente hasta las 56 semanas de edad (Loza-Cornejo *et al.*, 2006). Se cree que estos resultados se deben a que las plántulas requieren de un cierto tiempo para alcanzar la madurez de su sistema fotosintético, por lo que el metabolismo CAM se puede expresar sólo cuando la planta alcanza determinada edad, independientemente de las condiciones externas (Ayala-Cordero *et al.*, 2006). Los resultados del presente estudio parecen apoyar esta idea, aunque aún son parciales; es posible que las plántulas de *A. angustifolia* necesiten alcanzar una mayor edad antes de desarrollar por completo un metabolismo CAM, y que su expresión no dependa de la disponibilidad de humedad.

En general, los porcentajes de germinación en campo que nosotros obtuvimos fueron mucho más altos que los que se han encontrado en otras especies de *Agave*. En nuestro estudio se observó que en condiciones de invernadero, entre el 80 y 90 % de las semillas germinaron, y en campo el valor más alto fue del 52.4%. En contraste, en Tehuacán, Puebla, la germinación de semillas de *A. marmorata* en el campo fue muy baja (0.75%; Jiménez-Valdés *et al.*, 2010), mientras que en Guerrero, *A. cupreata* presentó una germinación del 10 al 24% (el valor más alto correspondiendo a un tratamiento que contempló la exclusión de depredadores; García, 2004). Por otro lado, en bosques templados

del suroeste del Distrito Federal, *Furcraea parmentieri*, una especie arborescente de la familia Agavaceae con un tronco monopoidal, alcanzó porcentajes de germinación que variaron entre un 21 y 51 % (Hernández, 2009). Estas diferencias en la germinación en campo podrían deberse a que los estudios citados se realizaron en distintos tipos de vegetación, los cuales presentan distintas características climáticas (i.e. menor precipitación anual). Esto sugiere que, al menos en la zona de estudio, *A. angustifolia* no tiene problemas de germinación en condiciones naturales al menos en nuestra zona de estudio.

Como se mencionó antes, el efecto de las plantas nodriza fue evidente en el proceso de germinación de semillas. Tanto en Xochicalco como en la BT, la germinación de las semillas de *A. angustifolia* fue mayor bajo una planta nodriza (52.4%) que al descubierto (39.2%). Una de las condiciones necesarias para que una semilla germine es que haya suficiente humedad en el suelo y durante un periodo suficientemente largo para permitir que la semilla se hidrate (Taiz y Zeiger, 2006). La retención de humedad en el suelo durante periodos más prolongados bajo las plantas nodriza podría ser el factor que haya determinado la una mayor tasa de germinación de semillas en estos micrositios (Rostagno *et al.*, 1991; Mauchamp, 1993; Montaña *et al.*, 1996; Franco y Nobel, 1988; Rodríguez y Ezcurra, 2000). Por otro lado, la mayor germinación en BT en comparación con Xochicalco probablemente se debió a que la BT tiene un clima más templado y menos árido, como se mencionó anteriormente; quizá la mayor precipitación permitió una mayor acumulación de agua en el suelo, lo que puede dar lugar a porcentajes más altos de germinación.

La mayor germinación en sitios con nodriza en ambos sitios también podría deberse a las diferencias en temperaturas entre ambos microambientes. Franco y Nobel (1988) observaron que en un sitio expuesto puede presentar diferencias entre la temperatura máxima y mínima de 45°C, mientras que bajo una nodriza es menor este rango (20°C). En estudios de germinación con *Agave americana* var *marginata*, *A. angustifolia* ssp. *Tequihana*, *A. aspérrima*, *A. cupreata*, *A. duranguensis*, *A. lechuguilla*, *A. parryi* var *parryi*, *A. salmiana* y *A. striata* bajo condiciones de temperatura controlada se ha observado que la mayor germinación ocurre entre los 25 y 30°C y que cesa arriba de los 40°C (Freeman, 1973; Freeman, 1975; Ramírez, 2010). Por lo tanto, la menor temperatura bajo una nodriza podría haber favorecido una mayor germinación.

4.2 Estructura y dinámica poblacional

La estructura de las poblaciones de *A. angustifolia* en ambos sitios de estudio se caracterizó por una baja frecuencia de individuos de la categoría de tamaños más pequeña, lo cual es común en otras poblaciones de agaves. Por ejemplo, en el desierto Sonorense se ha visto que en las poblaciones de *Agave deserti* y en *A. marmorata* en el Valle de Tehuacán es difícil encontrar plántulas (Jordan y Nobel, 1979; Franco y Nobel, 1988; Nobel, 1992; Jiménez-Valdés *et al.*, 2010). El mismo fenómeno ocurre con otras suculentas, como los cactus *Coryphantha werdermanii* (Portilla, 2007), *Mammillaria magnimamma* (Valverde *et al.*, 2004), *Mammillaria crucígera* (Contreras y Valverde, 2002), *Neobuxbaumia macrocephala*, *N. mezcalensis*, *N. tetetzo* (Esparza-Olguín *et al.*, 2005) y *Pterocereus gaumeri*

(Mendez *et al.*, 2004). Esto podría ser el resultado de un bajo establecimiento y una limitada supervivencia de plántulas en condiciones naturales.

En Xochicalco se encontró hasta tres veces más individuos de la categoría de tamaños más pequeña que en la BT. Es difícil identificar si esto se debe a una mayor tasa de reclutamiento de plántulas en este sitio o a una menor tasa de crecimiento. Como se discutió en la sección anterior, tanto la germinación de semillas como el establecimiento de plántulas fueron mayores durante 2010 en la BT que en Xochicalco. Pero es posible que este patrón haya sido distinto en años previos. Otra explicación podría ser que la zona de Xochicalco ha sido excluida de la ganadería durante un período más largo que la BT, permitiendo que se establezcan una mayor cantidad de plántulas.

El hecho de que la abundancia relativa de individuos de la categoría de tamaños más grande haya sido mayor en Xochicalco que en la BT podría estar asociado al hecho de que en la BT es más común la extracción de individuos adultos para la fabricación de bebidas alcohólicas, pues la zona de Xochicalco se encuentra más protegida y por lo tanto es menos intensa la presión de las actividades humanas. La corta de escapos es común en muchas poblaciones de agaves. Por ejemplo, en el desierto de Tehuacán, Puebla, se extrajeron todos los escapos de *A. marmorata* que se encontraron en uno de los sitios que estudiaron Jiménez-Valdés *et al.* (2010), y se estima que entre 54 y 87% de los individuos reproductivos de *A. potatorum* se extraen anualmente de su hábitat natural para satisfacer la demanda de bebidas alcohólicas (Delgado, 2008).

La densidad poblacional en Xochicalco (5.90 individuos/100 m²) fue mayor que en la BT (2.40 individuos/100 m²). Sin embargo, ambos valores de densidad

son bajos comparados con los de otras poblaciones de agaves. Por ejemplo, *Agave deserti* presenta densidades de 99 individuos/100 m² (Nobel, 1977) *A. marmorata* desde 9 a 11 individuos/100 m² (Godínez-Álvarez *et al.*, 2008), *A. salmiana* var. *crassispina* de 6.52 a 31.23 individuos/100 m² (Martínez-Salvador *et al.*, 2004), *A. garcia-mendozae* de 260 individuos/100 m² (González, 2005), *A. lechuguilla* de 204 individuos/100 m² (Silvia-Montellano y Eguiarte, 2003) y *A. victoria-reginae* de 47 individuos/100 m² (Martínez-Palacios, 1998). Para el caso de *A. americana* en España, en donde esta planta se considera una plaga, se encontraron densidades que van de 45 a 116 individuos/100 m² (Badano y Pugnaire, 2004). Para la agavácea *Furcraea parmentieri*, la cual crece en bosques templados del Distrito Federal, se encontraron densidades entre 4.96 y 14.43/100 m² (Hernández, 2009). La densidad relativamente menor de *A. angustifolia* en la BT en comparación con Xochicalco podría ser resultado de la perturbación a la que ha estado sometido este sitio por tanto tiempo, en donde la presión del ganado lo ha convertido básicamente en un pastizal, con pocos elementos de la vegetación original. Por lo que es de esperarse que esta densidad aumente con el tiempo de exclusión del ganado de manera natural.

De acuerdo con nuestros cálculos sobre la tasa de crecimiento, el tiempo estimado para que una plántula de *A. angustifolia* se reproduzca sería entre 32 y 38 años, lo cual es relativamente rápido tratándose de una especie con metabolismo CAM. Por ejemplo, en el desierto Sonorense, la tasa de crecimiento del cactus *Ferocactus acanthodes* fue de 2 mm/año, mientras que para *Carnegiea gigantea* fue de 2 mm/año en plántulas de un año de edad y de 44 mm/año cuando tenían 13 años (Jordan y Nobel, 1982). Por otro lado, en los bosque

templados del Distrito Federal, la agavácea *Furcraea parmentieri* llega a vivir entre 49 y 56 años (Hernández, 2009). El rápido crecimiento de *A. angustifolia* se confirma con los análisis demográficos que se realizaron en nuestro estudio.

La tasa finita de crecimiento poblacional (λ) estimada a partir del análisis matricial fue mayor que la unidad en ambos sitios, pero alcanzó un mayor valor en el sitio perturbado (BT, $\lambda_T = 1.270$) que en el conservado (Xochicalco, $\lambda_X = 1.208$). Cabe anotar, sin embargo, que sólo λ_X fue significativamente mayor que la unidad, a pesar de haber tenido un valor absoluto menor que el de λ_T . En otras poblaciones de agaves los valores de λ también han oscilado alrededor de la unidad. Tal es el caso de *Agave cupreata* y *A. marmorata* (Illsley *et al.*, 2007; Jiménez-Valdés *et al.*, 2010), así como de otras plantas suculentas de zonas áridas, como los cactus *Echinocactus platyacanthus*, *Neobuxbaumia macrocephala*, *N. tetetzo* y *N. mezcalensis* (Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007). También se ha observado que la perturbación puede tener diferentes efectos sobre λ , pero que en general éstos pueden ser negativos o nulos. Por ejemplo, en el desierto de Tehuacán, Puebla, *A. marmorata* presentó una λ menor en un sitio perturbado ($\lambda = 0.780 - 0.814$) que en uno conservado ($\lambda = 1.156 - 0.90$; Jiménez-Valdés *et al.*, 2010), mientras que en las poblaciones de *A. cupreata* la λ osciló alrededor de la unidad tanto en sitios conservados como perturbados (Illsley *et al.*, 2007; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007). Para el cactus *Coryphantha werdermannii* se observó el mismo patrón, ya que los sitios con mayor disturbio tuvieron una λ menor a la unidad que la de el sitio conservado ($\lambda = 0.997$ y $\lambda = 1.068$, respectivamente; Portilla, 2007). El patrón que se observa en *A.*

angustifolia, en el que la población de la zona perturbada tuvo una mayor λ que la de la zona conservada, es realmente un dilema, pues es difícil sugerir una razón por la que estas plantas se verían favorecidas por la perturbación. Nótese, sin embargo, que no sólo el nivel de perturbación difiere entre los dos sitios de estudio; las condiciones climáticas también son diferentes entre ellos. Probablemente la mayor humedad de la zona de la BT podría haber jugado un papel determinante en incrementar la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas en relación a las que se registraron en Xochicalco, lo cual explicaría buena parte de la diferencia en el comportamiento demográfico de las dos poblaciones.

Por otro lado, en este estudio se reportan sólo los resultados de un año. Sería necesario ampliar los registros demográficos a un periodo más prolongado para saber si realmente los valores de λ calculados en este estudio representan un patrón común en estas poblaciones, o si reflejan en mayor medida las condiciones particulares de este periodo. En este sentido, es común que las poblaciones naturales presenten variación en su tasa de crecimiento poblacional, de acuerdo con cambios en las condiciones ambientales a través del tiempo. Por ejemplo, las poblaciones de *Pedicularis furbishiae* en las orillas del Río St. John, en Estados Unidos, presentaron valores de λ de 1.27, 0.77 y 1.02, según si trató de años favorables o no (Menges, 1990). De igual forma, las poblaciones de *Centaurea corymbosa* en Francia presentaron oscilaciones en λ de 0.613 a 1.424 (Fréville *et al.*, 2004) y las poblaciones de los cactus *Mammillaria magnimamma* y *Pterocereus gaumeri* presentaron valores de λ mayores o menores a la unidad,

dependiendo del año muestreado (Méndez *et al.*, 2004; Valverde *et al.*, 2004). Los amplios intervalos de confianza obtenidos en el presente estudio (que son el resultado de que sólo unos cuantos individuos se reprodujeron) también muestran la gran incertidumbre asociada a la determinación de los valores de λ .

Las estructuras estables de tamaños de las poblaciones de *A. angustifolia* estudiadas difirió marcadamente de las estructuras observadas. Este mismo resultado se ha obtenido diferentes agaváceas y cactáceas (Contreras y Valverde, 2002; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Méndez *et al.*, 2004; Valverde *et al.*, 2004; Valverde y Zavala-Hurtado, 2006; Illsley *et al.*, 2007; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007; Hernández, 2009; Jiménez-Valdés *et al.*, 2010). La estructura estable de tamaños se alcanzaría si no cambiaran los parámetros demográficos a través del tiempo (Lemos *et al.*, 2005), y es difícil que se observe esta condición en las poblaciones naturales, ya que el ambiente suele ser heterogéneo espacio-temporalmente y las poblaciones presentan variaciones interanuales en su comportamiento demográfico (Contreras y Valverde, 2002; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Valverde *et al.*, 2004; Illsley *et al.*, 2007; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007; Hernández, 2009; Jiménez-Valdés *et al.*, 2010). El hecho de que las poblaciones estudiadas de *A. angustifolia* estén lejos de la estructura estable proyectada sugiere que su demografía varía sustancialmente a través del tiempo.

Fue notable que en ambas poblaciones el número individuos reproductivos fue muy reducido. Aparentemente, los agaves presentan años semilleros (“*mast seeding*” years), en los que una alta proporción de los individuos se reproduce. Cuando se presenta este tipo de comportamiento reproductivo, suele suceder que en los años no semilleros se reproduce una cantidad mucho menor de individuos,

como en el caso de *Agave deserti* y *Furcraea parmentieri* (una agavácea arborescente; Nobel, 1992; Hernández, 2009; Albarrán, 2011). Aparentemente, 2010 no fue un año semillero para las poblaciones estudiadas de *A. angustifolia*; sin embargo, en años anteriores (2009) sí se había observado una frecuencia mucho mayor de agaves en flor (T. Valverde, C. Bonfil, com. pers.). Nuestras simulaciones numéricas con respecto al aumento de la fecundidad muestran que la λ aumento entre más individuos se reproduzcan. Queda por establecer, por lo tanto, qué tan esporádico o continuo ocurren estos eventos reproductivos masivos.

Con respecto al análisis de las elasticidades, pudo notarse que la permanencia y el crecimiento fueron los dos procesos demográficos que tuvieron una mayor importancia para la dinámica poblacional de *A. angustifolia* en los sitios de estudio. Basándose en los valores de las elasticidades por proceso demográfico, Silvertown *et al.* (1993) ubicaron varias especies vegetales dentro de un triángulo demográfico, con el objeto de identificar patrones en los valores de elasticidad. De acuerdo con esta clasificación, *A. angustifolia* se ubica entre la región del triángulo en donde se encuentran hierbas iteróparas y arbustos de bosques, pues la elasticidad del crecimiento fue muy importante (Fig. 15). Esto contrasta con lo que se ha observado en otras plantas longevas de zonas áridas, por ejemplo, en muchas cactáceas y otros agaves, en las que ha sido la permanencia el proceso demográfico que ha dominado en la dinámica poblacional (Contreras y Valverde, 2002; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Méndez *et al.*, 2004; Valverde *et al.*, 2004; Valverde y Zavala-Hurtado, 2006; Illsley *et al.*, 2007; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007; Hernández, 2009; Jiménez-Valdés *et al.*, 2010). El hecho de que se hayan obtenido valores altos de λ y una gran

importancia del crecimiento en las poblaciones de *A. angustifolia*, aún en un año que no fue semillero, nos hace pensar que el comportamiento demográfico de esta especie es sustancialmente diferente que el de otras especies de zonas áridas. Ya que la mayoría de los estudios demográficos con cactáceas y agaves se han realizado en zonas áridas, el distinto comportamiento demográfico entre el presente estudio y los demás podría explicarse por las diferentes condiciones climáticas. Por ejemplo, la precipitación anual en Xochicalco y la BT (entre 900 y 1,000 mm) es dos veces mayor que en las zonas áridas (entre 400 y 500 mm), lo que podría favorecer el crecimiento de *A. angustifolia*. Sin embargo, claramente nuestro tiempo de observación fue muy limitado, y se necesitaría más años de registros demográficos para corroborar estas observaciones.

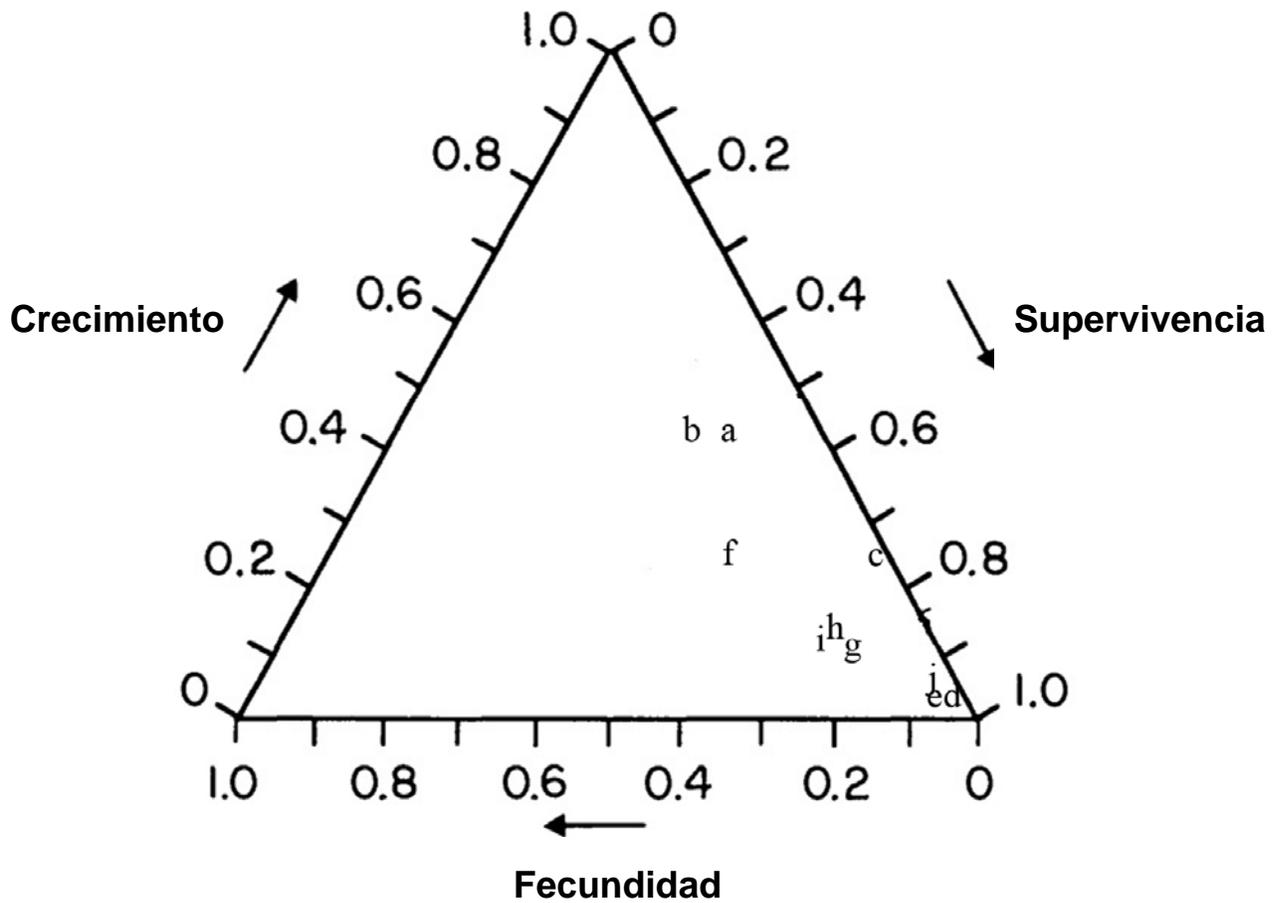


Figura 15. Triángulo demográfico mostrando en cada eje los valores de elasticidades de cada proceso demográfico de las siguientes especies de agaves y cactus: a) *Agave angustifolia* en Xochicalco, b) *A. angustifolia* en la BT, c) *A. marmorata* en un sitio conservado, d) *A. marmorata* en un sitio perturbado, e) *Mammillaria crucígera*, f) *M. magnimamma*, g) *M. pectinifera*, h) *Neobuxbaumia macrocephala*, i) *N. mezcalensis*, y j) *N. tetetzo* (Contreras y Valverde, 2002; Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Valverde *et al.*, 2004; Valverde y Zavala-Hurtado, 2006; Jiménez-Valdés *et al.*, 2010).

Como se mencionó con anterioridad, los valores de la tasa finita de crecimiento poblacional calculados a partir de las matrices de proyección poblacional fueron de $\lambda_X=1.208$ y $\lambda_T= 1.270$. Sin embargo, al promediar ambas

matrices para realizar los ERTV, se obtuvo una $\lambda_P=1.363$. Generalmente, cuando se construye una matriz promedio y se calcula su valor de λ , éste toma valores intermedios entre las λ s de las matrices promediadas (Esparza-Olguín *et al.*, 2002; Jiménez-Sierra *et al.*, 2007; Portilla, 2007; Jiménez-Valdés *et al.*, 2010). Sin embargo, en este estudio la matriz promedio presentó una λ mucho mayor que las de las dos matrices que se promediaron. Al analizar la matriz promedio, efectivamente se explica que su valor de λ sea alto, pues tiene valores altos en las entradas de fecundidad (*i.e.* mayores que los de la matriz de Xochicalco) y en las transiciones que reflejan crecimiento (mayores que los de la matriz de la BT). Con respecto a las entradas de estasis de las categorías de tamaño tres en adelante, siempre fueron mayores en la BT que en Xochicalco, pero esta diferencia nunca fue mayor a un 24%, por lo que, en la matriz promedio, estas entradas no difirieron mucho con respecto a las de las dos matrices originales. Sin embargo, los valores de las entradas de crecimiento y de fecundidades variaron mucho entre las dos matrices, siendo más alto el crecimiento y más baja la fecundidad en Xochicalco que en la BT. De esta forma, la matriz promedio presentó valores más altos de crecimiento que los de la BT, y más altos de fecundidad que los de Xochicalco, lo que pudo haber contribuido a aumentar su valor de λ con respecto a los de las matrices iniciales.

En los ERTV, la fecundidad de los individuos de la categoría de tamaños más grande fue la que más contribuyó a la disminución en la λ de la matriz de Xochicalco. Las variaciones entre años en la fecundidad suelen tener un gran impacto en la λ de las poblaciones naturales, como se ha observado en *Agave*

marmorata, en los cactus *Neobuxbaumia macrocephala*, *N. tetetzo*, *N. mezcalensis* y *Coryphantha weldermannii* (Esparza-Olguín *et al.*, 2005; Portilla, 2007; Jiménez-Valdés *et al.*, 2010). Unos de los elementos que se tomaron en cuenta para estimar la fecundidad fue la probabilidad de germinación de semillas y de supervivencia de plántulas, las cuales se obtuvieron a partir de los experimentos realizados en el campo. En Xochicalco, la germinación (29.80%) y la supervivencia anual de plántulas (3.33%) fueron menores que las obtenidas en la BT (35.60% y 29.33%, respectivamente), lo que produjo una menor fecundidad en Xochicalco. Por otro lado, el crecimiento registrado en Xochicalco siempre contribuyó de manera positiva al valor de λ , especialmente las entradas $a_{2,1}$ y $a_{6,5}$. Para el caso de la BT, el patrón fue inverso y el crecimiento contribuyó de forma negativa, mientras que la estasis y la fecundidad lo hicieron de manera positiva. En ERTV's con agaves y cactáceas se ha visto que el crecimiento y fecundidad pueden contribuir tanto de forma positiva como negativa. Por ejemplo, la estasis de los individuos de la categoría de tamaños más grande contribuyó positivamente al valor de λ en *A. marmorata* y otras suculentas como *Echinocactus plathyacanthus* y *Coryphantha weldermannii* (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007; Portilla, 2007; Jiménez-Valdés *et al.*, 2010). Por el contrario, el bajo crecimiento fue responsable de la disminución de λ en las poblaciones de *Agave marmorata* y el cactus *Neobuxbaumia macrocephala* (Esparza-Olguín *et al.*, 2005; Jiménez-Valdés *et al.*, 2010). De esta forma, nuestros resultados del ERTV resumen globalmente la diferencia en la dinámica poblacional entre ambos sitios: en Xochicalco hubo mayor crecimiento y menor fecundidad, mientras que en la BT hubo una mayor estasis (menor crecimiento) y una mayor fecundidad

Al realizar simulaciones numéricas para evaluar el efecto potencial del corte de escapos en la población de la BT, se observó una disminución en la λ por debajo de la unidad solamente cuando la reducción en la fecundidad fue de 100%. Un comportamiento similar se observó en Tehuacán, Puebla, con *Agave marmorata*, en donde debido al corte de todos los escapos, la población del sitio perturbado presentó una λ menor a la unidad (Jiménez-Valdés *et al.*, 2010). De igual manera, se ha visto que la población de *A. potatorum* en Tehuacán, Puebla, ha disminuido debido a la extracción de individuos para la producción de bebidas alcohólicas (Delgado, 2008). Para este efecto, los campesinos cortan el escapo antes de que se desarrolle la inflorescencia y posteriormente extraen la planta para procesarla (Delgado, 2008). Esta actividad tiene como consecuencia la disminución de la fecundidad por la ausencia de semillas, lo que puede afectar negativamente el reclutamiento de individuos y por lo tanto la λ de una población (Jiménez-Valdés *et al.*, 2010). Los resultados de este estudio sugieren que las poblaciones de *A. angustifolia* se verían afectada por el corte de escapos, pero la población empezaría a descender sólo cuando se cortaran más de 80% de los escapos (en años no semilleros, como el año de estudio). En esas condiciones, la población se puede mantener gracias al reclutamiento por la vía de la propagación vegetativa. Sin embargo, la población podría recuperarse a partir de establecimientos masivos dados por la reproducción en años semilleros, como lo muestran las simulaciones del aumento de la fecundidad.

4.3 Implicaciones para la restauración

De acuerdo con los resultados de este trabajo, particularmente a partir del conocimiento del comportamiento demográfico de *A. angustifolia* en la BT, se puede decir que esta especie podría ser utilizada de manera muy provechosa con fines de restauración ecológica. Esta conclusión es corroborada por el alto porcentaje de germinación, supervivencia de plántulas y la λ calculada para la BT (1.270), lo que sugiere que la población no se ha visto muy afectada por el nivel de perturbación presente en la zona, aunque obviamente los resultados de este trabajo son limitados en el sentido de que solamente se cuenta con los datos de un año. Sin embargo, se trató de un año con un bajo nivel de reproducción, en el que el potencial de crecimiento de la población no fue el máximo, y es de esperarse que en años semilleros la población tenga un mayor potencial de crecimiento. En poblaciones de rosetas semélparas, como las de *A. angustifolia*, una alta frecuencia de reproducción conllevará forzosamente una alta mortalidad de adultos. Pero en este caso los genets no son semélparas, pues pueden mantenerse a través de propagación vegetativa, lo cual implica que la reproducción no necesariamente conlleva la muerte del genet. Así, a pesar de que no se cuenta con datos más que para un periodo limitado, los fenómenos que observamos nos permiten suponer que el potencial de crecimiento de la población es, efectivamente, considerablemente alto.

Debe anotarse, sin embargo, que los individuos de *A. angustifolia* incluidos en la muestra de la BT se encuentran dentro de un área protegida, de la que se ha excluido al ganado durante los últimos tres años. Esto ha permitido la recuperación de la cubierta vegetal y el crecimiento de muchas especies

arbustivas y arbóreas que están prácticamente ausentes en las zonas no cercadas debido a que el ganado las consume e impide que se establezcan. El ganado consume también las hojas de los agaves, por lo que en condiciones desprotegidas, la restauración ecológica con *A. angustifolia* se ha visto limitada por la acción del ganado (C. Bonfil, com. pers.).

Según los resultados de nuestros experimentos, es de esperarse que la introducción de plántulas de *A. angustifolia* sea exitosa en la BT. Durante el año de estudio, la supervivencia fue mayor en las plántulas grandes, sembradas bajo la protección de una nodriza, por lo que se sugiere que se utilicen estas condiciones para su introducción en el campo. Aunado a esto, las simulaciones numéricas con la matriz de proyección poblacional de la BT sugieren que la introducción periódica de individuos de la categoría 2 (i.e., juveniles) podría aumentar la λ de la población de manera sustancial. Para llevar a cabo una restauración ecológica es importante iniciar y acelerar los procesos ecológicos que permiten que las poblaciones naturales se recuperen y alcancen características similares a las que tenían antes de la perturbación (Luken, 1990; Noss, 1990; Lamb, 1998; Lessica y Allendorf, 1999).

En algunos casos, se buscan objetivos particulares como parte de la restauración ecológica, tales como la disminución de la erosión. En una microcuenca de San Luis Potosí se han introducido especies de agaves y cactus nativos para alcanzar dicho objetivo y se ha visto que es una opción viable y relativamente económica (Sinisterra *et al.*, 2011). En la BT, la introducción de individuos de *A. angustifolia* podría ser una estrategia útil en términos prácticos, y que llevaría a aumentar la densidad de la población ayudando a aminorar la

erosión, aumentando la cobertura vegetal, y ofreciendo la posibilidad de beneficio económico a largo plazo para los pobladores de la zona, pues se trata de una especie que puede ser aprovechada para la producción de bebidas alcohólicas. Además, de acuerdo con nuestras estimaciones sobre la tasa de crecimiento de *A. angustifolia*, un individuo introducido del tamaño de la categoría 2 podría vivir hasta 28 años y con ello evitar la erosión del suelo durante ese tiempo. Es necesario realizar estudios más precisos para determinar en qué medida la presencia de *A. angustifolia* efectivamente reduce la pérdida de suelo en los terrenos con diferentes pendientes y comparar su desempeño con el de otras especies útiles para este fin.

Los experimentos de laboratorio realizados con tejido de *A. angustifolia* sugieren que la adquisición de un metabolismo CAM no es súbita, sino gradual, pues aparentemente las plántulas lo van adquiriendo poco a poco, de tal manera que a los cuatro meses de edad todavía no se encuentra en su máxima expresión. Por lo tanto, al introducir plántulas de *A. angustifolia* al campo, se sugiere que su edad sea mayor de cuatro meses, para dar tiempo a que el metabolismo CAM se desarrolle y aumente la probabilidad de soporten mejor los periodos de sequía.

En la BT se observó que a la mayoría de los individuos reproductivos de *A. angustifolia* les cortaron los escapos antes de que terminara su despliegue y esto tiene como consecuencia la muerte de la planta (la cual moriría de todas maneras como consecuencia de la reproducción) y la cancelación total de su contribución reproductiva de manera sexual a la siguiente generación (Delgado, 2008). La simulación numérica que realizamos sobre la corta de escapos proyecta que la λ de la población de *A. angustifolia* podría disminuir su valor por debajo de la

unidad, por lo que sugiere que esta actividad se realice evitando la sobreexplotación, ya que esta tiene un efecto negativo en diversas poblaciones naturales de agaves (Martínez-Palacios, 1998; Delgado, 2008; Jiménez-Valdés *et al.*, 2010).

Los altos valores de las elasticidades de la estasis, así como las altas contribuciones positivas (en el ERTV) de la permanencia de individuos de las categorías de tamaños más grandes en la BT, sugiere que la supervivencia es un proceso que tiene un efecto importante sobre λ . En algunas poblaciones la extracción de individuos adultos para su venta como plantas de ornato puede afectarlas negativamente, como ocurre con las poblaciones de *A. victoria-reginae* (Martínez-Palacios, 1998). El principal uso que se da a *A. angustifolia* es para la producción de bebidas alcohólicas, para lo cual se extrae al individuo completo (Gentry, 1982, Delgado, 2008), y la demanda ha llevado a que se establezcan plantaciones de *A. angustifolia* en diferentes regiones de Morelos (Bahena y Tornero, 2009), lo cual puede disminuir la presión de cosecha en las poblaciones naturales. La alta capacidad de propagación clonal que tiene esta especie, junto con los demás atributos biológicos y demográficos que hemos comentado aquí, la confirma como una especie con un gran potencial de uso, y cuyos beneficios se podrían expresar también en el contexto de la restauración ecológica.

5. Conclusiones

1. Las poblaciones naturales de *Agave angustifolia* en ambas zonas de estudio parecen estar creciendo, aunque en el sitio perturbado (la BT) se notó una tendencia hacia una mayor tasa de crecimiento poblacional.
2. La supervivencia de plántulas fue mayor en la BT que en Xochicalco, y se vio favorecida por la presencia de plantas nodriza, al igual que la germinación de las semillas.
3. Los resultados del análisis del metabolismo CAM en plántulas de *A. angustifolia* no fueron concluyentes. No fue claro si presentan o no metabolismo CAM en los primeros cuatro meses de edad, aunque los resultados parecen sugerir que a mayor edad, hay mayores diferencias en la acidez de los tejidos entre la mañana y la tarde. Sí se puede concluir, sin embargo, que la expresión del metabolismo fotosintético no estuvo relacionada con la humedad del sustrato.
4. La permanencia y el crecimiento de individuos fueron los procesos demográficos que más contribuyeron a λ en ambos sitios.
5. Los experimentos de respuesta de tabla de vida mostraron que la estasis en la BT y el crecimiento en Xochicalco contribuyeron positivamente a la variabilidad de la λ observada, mientras que la menor fecundidad en Xochicalco contribuyó a una disminución en λ .
6. La introducción simulada de plántulas aumentó de manera considerable la λ en la BT.

7. Las simulaciones numéricas del corte de escapos sugieren que λ alcanzaría valores menores que la unidad sólo si se corta simultáneamente el 100% de los escapos de la población.

10. En vista de que la población de *Agave angustifolia* puede crecer en condiciones de disturbio, y de que sus estadios tempranos presentan un buen desempeño bajo estas condiciones, se sugiere que esta planta podría utilizarse de manera muy efectiva para la restauración ecológica de otras zonas.

6. Literatura Citada

- Albarrán. M. 2011. Biología reproductiva de *Furcraea parmentieri* (Agavaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF. 104 pp.
- Álvarez, A. 1989. Distribución geográfica y posible origen de las Agaváceas. *Revista del Jardín Botánico Nacional de la Habana* **10(1)**: 25-36.
- Andrade. J.L., P.S. Nobel. 1996. Habitat, CO₂ uptake and growth for the CAM epiphytic cactus *Epiphyllum phyllanthus* in a Panamanian tropical forest. *Journal of Tropical Ecology* **12**: 291-306.
- Andrade. J.L., E. de la Barrera, C. Reyes García, M.F. Ricalde, G. Vargas-Soto, J.C. Cervera. 2007. El metabolismo ácido de las crasuláceas: diversidad, fisiología ambiental y productividad. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **81**: 37-50.
- Arizaga, J.S. 1998. Biología reproductiva de *Agave macroacantha* Zucc. en Tehuacán, Puebla. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 154 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.
- Arriaga, L., Y. Maya, S. Díaz, J. Cancino. 1993. Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneous tropical dry forest in northwestern Mexico. *Journal of Vegetation Science* **4**: 349-356.

- Ayala-Cordero, G., T. Terrazas, L. López-Mata, C. Trejo. 2006. Morpho-anatomical changes and photosynthetic metabolism of *Stenocereus beneckeii* seedlings under soil water deficit. *Journal of Experimental Botany* **57(12)**: 3165-3174.
- Badano, E.I., F.I. Pugnaire. 2004. Invasion of *Agave* species (Agavaceae) in south-east Spain: invader demographic parameters and impacts on native species. *Diversity and Distributions*. **10**: 493-500.
- Bahena, G., M.A. Tornero. 2009. Diagnóstico de las unidades de producción familiar en pequeña irrigación en la subcuenca del río Yautepec, Morelos. *Economía, Sociedad y Territorio* **29**: 165-184.
- Begon, M., M. Mortimer, D.J. Thompson. 1999. Population ecology: a unified study of animals and plants. Blackwell Science, G.B. 247 pp.
- Bonfil C., H. Rodríguez, V. Peña. 2003. Evaluación del efecto de las plantas nodriza en el establecimiento de una plantación de *Quercus* en un matorral xerófilo. *Ciencia Forestal en México* **25 (88)**: 59-74.
- Bonfil, S.C., I Trejo, R. García-Barrios. 2004. The experimental station “Barranca del Río Tembembe” for ecological restoration in NW Morelos, México. Memorias del 16^{avo} Congreso Society for Ecological Restoration Victoria BC, Canada. Restoration of the Edge Society of Ecological Restoration. British Columbia, Canada. 23-27 de agosto.
- Bonfil, S.C., W. Tobón, J. Ulloa, J. García, R. García. 2009. La restauración ecológica de bosques tropicales secos: el caso de la Barranca del río Tembembe, Morelos (México). *Boletín de la Red Iberoamericana y del Caribe de Restauración Ecológica* **3(2)**: 2-6.

- Borland, A.M., H. Griffiths. 1990. The regulation of CAM and respiratory recycling by water supply and light regime in the C₃-CAM intermediate *Sedum telephium*. *Functional Ecology* **4**: 33-39.
- Callen, E.O. 1965. Food habitats of some pre-columbian Mexican indians. en: Gentry, H.S. 1982. Agaves of Continental North America. The University of Arizona Press. Tucson, Arizona. E.U.A. 3-24 pp
- Camacho, F. 2004. Estructura y composición de la vegetación del fondo de la barranca del Río Tembembe, Morelos, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 88 pp.
- Caswell, H. 1989. Analysis of life table response experiments I. Decomposition of effects on population growth rate. *Ecological Modelling* **46**: 221-237.
- Caswell, H. 1996. Analysis of life table response experiments II. Alternative parameterizations for size- and stage – structured models. *Ecological Modelling* **88**: 73-82.
- Caswell, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analysis: their roles in conservation biology. *Ecology* **81 (3)**: 619-627.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis and interpretation. Segunda edición. Sinauer Associates. Sunderland, Mass, E.U.A. 722 pp.
- CETENAL (Comisión de Estudios del Territorio Nacional). 1976a. *Carta Edafológica 1:50,000*. Cuernavaca, México, D.F.
- CETENAL. 1976b. *Carta Edafológica 1:50,000*. Tenancingo, México, D.F.

- Conti. S., N. Smirnoff. 1992. Time course of CAM induction and response to different levels of water deficit in *Sedum telephium*. *Annali della Facoltà di Scienze Agrarie della Università degli Studi di Napoli, Portici* **26**: 27-39.
- Contreras. C., T. Valverde. 2002. Evaluation of the conservation status of a rare cactus (*Mammillaria crucigera*) through the analysis of its population dynamics. *Journal of Arid Environments* **51**: 89-102.
- Crist, R.E. 1939. The pulque industry. *Economic Geography* **15(2)**: 189-194.
- D'Antonio. C., L.A. Meyerson. 2002. Exotic plant species as problems and solutions in ecological restoration: A synthesis. *Restoration Ecology* **10 (4)**: 703-713.
- Dahlgren, R.M.T., H.T. Clifford, P.F. Yeo. 1985. The families of Monocotyledons. Structure, evolution and taxonomy. Springer-Verlag. Nueva York. E.U.A. 520 pp.
- Del Castillo, R.F. 1987. Efectos del disturbio y la orientación de la ladera en *Ferocactus histrix*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **32**: 8-16.
- Delgado, A.M. 2008. Aprovechamiento y disponibilidad espacial de *Agave potatorum* en San Luis Atolotitlán, Puebla, México. Tesis de de Maestría. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D F. 102 pp.
- De Kroon. H., A. Plaisier, J. van Groenendael, H. Caswell. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* **67(5)**: 1427-1431.
- Del Castillo, R.F. 1987. Efectos del disturbio y la orientación de la ladera en *Ferocactus histrix*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **32**: 8-16.

- Diario Oficial de la Federación. 1994. Decreto por el que se declara zona de monumentos arqueológicos el área conocida como Xochicalco, ubicada en los municipios de Temixco y Miacatlán. Tomo CDLXXXV No. 14. México, DF
- Dorado, O., B. Maldonado, D.M. Arias, V. Sorani, R. Ramírez, E. Leyva, D. Valenzuela. 2005. Programa de conservación y manejo de la reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, México. CONANP. D.F., México. 210 pp.
- Eguiarte, L., V. Souza, A. Silva-Montellano. 2000. Evolución de la familia Agavaceae: Filogenia, biología reproductiva y genética de poblaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **66**: 131-150.
- Esparza-Olguín. L., T. Valverde, M.C. Mandujano. 2005. Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degree of rarity **47**: 229-245.
- Flores, J., E. Jurado. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments?. *Journal of Vegetation Science* **14**: 911-916.
- Franco, C., P. Nobel. 1988. Interactions between seedlings of *Agave deserti* and the nurse plant *Hilaria rigida*. *Ecology* **69(6)**: 1731-1740.
- Franco, I. 1995. Conservación *in-situ* y *ex-situ* de las agaváceas y nolináceas mexicanas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **57**: 27-37.
- Freeman, C. E. 1973. Some germination responses of lechuguilla (*Agave lecheguilla* torr.) *The Southwestern Naturalist* **18 (2)**: 125-134.
- Freeman, C. E. 1975. Germination responses of a New Mexico population of parry agave (*Agave parryi* Engelm. var. *parryi*) to constant temperature, water stress, and pH. *The Southwestern Naturalist* **20 (1)**: 69-74.

- Fréville. H., B. Colas, M. Riba, H. Caswell, A. Mignot, E. Imbert, I. Olivieri. 2004. Spatial and temporal demographic variability in the endemic plant species *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Ecology* **85(3)**: 694-703.
- García. A.J. 2007. Los agaves de México. *Revista Ciencias* **87**: 14-23.
- García-Mendoza, A., R. Galván. 1995. Riqueza de las familias Agavaceae y Nolinaceae en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **56**: 7-24.
- García, J. 2008. Diagnóstico ambiental de las unidades naturales de la estación de restauración ecológica "Barrancas del Rio Tembembe", con fines de restauración. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 131 pp.
- García, P.M. 2004. Reproducción y germinación de *Agave cupreata* Trel.&Berger (Agavaceae) en la localidad de Ayahualco, Guerrero. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 78 pp.
- Gentry, H.S. 1972. The agave family in Sonora. Handbook no. 399. USDA. Washington, E.U.A. 195 pp
- Gentry, H.S. 1982. Agaves of continental North America. The University of Arizona Press. Tucson, Arizona. E.U.A. 670 pp.
- Geydan. T.D., L.M. Melgarejo. 2005. Metabolismo ácido de las crasuláceas. *Acta Biológica Colombiana* **10(2)**: 3-15.
- Godínez-Álvarez, H., M. Jiménez, M. Mendoza, F. Pérez, P. Roldán, L. Ríos-Casanova, R. Lira. 2008. Densidad, estructura poblacional, reproducción y

- supervivencia de cuatro especies de plantas útiles en el Valle de Tehuacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **79**: 393-403.
- Gómez, A. 2003. Caracterización del medio físico de la cuenca del río Tembembe empleando sistemas de información geográfica (SIG Cuencas). Publicado en: <http://selper.uabc.mx/Publicacio/Cong11/extenso42.doc>.
- Groenhof, A.C., J.A. Bryant, J.R. Etherington. 1986. Photosynthetic changes in the inducible CAM plant *Sedum telephium* following the imposition of water stress. I. General characteristics. *Annals of Botany* **57**: 689-695.
- Groenhof, A.C., N. Smirnoff, J.A. Bryant. 1990. The appearance of a new molecular species of phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPC) an the rapid induction of CAM in *Sedum telephium* L. *Plant, Cell & Environment* **13**: 437-445.
- Hartsock, D.G., P.S. Nobel. 1976. Watering converts a CAM plant to daytime CO₂ uptake. *Nature* **262**: 574-576.
- Hernández-González, O., O. Briones. 2007. Crassulacean acid metabolism photosynthesis in columnar cactus seedlings during ontogeny: the effect of light on nocturnal acidity accumulation and chlorophyll fluorescence. *American Journal of Botany* **94 (8)**: 1344-1351.
- Hernández, R. 2009. Estudio poblacional de *Furcraea parmentieri* (Agavaceae) en bosques templados del suroeste del Distrito Federal, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF. 83 pp.
- Holmgren, M., M. Scheffer, M.A. Huston. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* **78(7)**: 1966-1975.

- Howell, D.J. 1974. Bats and pollen: physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. *Comparative Biochemistry and Physiology* **48**: 263-276.
- Howell, D.J. 1975. Bat loving plants, plant-loving bats. *Natural History* **85**: 52-57.
- Howell, D.J., N. Hodgkin. 1976. Feeding adaptations in the hairs and tongues of nectar-feeding bats. *Journal of Morphology* **148**:329-336.
- Howell, D.J. 1979. Flock foraging in nectar-feeding bats. *The American Naturalist* **114**: 23-49.
- Illsley, C., E. Vega, I. Pisanty, A. Tlacotempa, P. García, P. Morales, F. 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. En: Colugna-García. P., A. Larqué, L. Eguiarte, D. Ziznunbo-Villareal (Eds.). En lo ancestral hay futuro: del tequila, los mezcaleros y otros agaves. 319-338 pp. Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán, Mérida, México. CICY. CONACYT. CONABIO. INE.
- INEGI. 1998. Carta Topográfica. 1:50,000, E14A58. Tenancingo, Estado de México, Morelos y Guerrero. 2da Ed. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México D.F.
- Jiménez-Sierra, C., C. Jiménez-González. 2003. Heterogeneidad ambiental y distribución de cactáceas en una zona semiárida. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **48**: 4-17.
- Jiménez-Sierra. C., M.C. Mandujano, L.E. Eguiarte. 2007. Are populations of the candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the desert of Tehuacán, Mexico at risk? Population projection matrix and life table response analysis. *Biological Conservation* **135**: 278-292.

- Jímenez-Valdés, M., H. Godínez-Álvarez, J. Caballero, R. Lira. 2010. Population dynamics of *Agave marmorata* Roehl. under two contrasting management systems in central Mexico. *Economic Botany* **64(2)**: 149-160.
- Jordan, P.W., P.S. Nobel. 1979. Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti* (Agavaceae) in the Northwestern Sonora Desert. *American Journal of Botany* **66**: 1079-1084.
- Krebs, C. 1985. Ecology. Harper Internacional Edition. Nueva York. E.U.A. 800 pp.
- Koch, K.E., R.A. Kennedy. 1980. Effects of seasonal change in the Midwest on Crassulacean Acid Metabolism (CAM) in *Opuntia humifusa* Raf. *Oecologia* **45**: 390-395.
- Lamb, D. 1998. Large-scale ecological restoration of degraded tropical forest lands: The potential role of timber plantations. *Restoration Ecology* **6(3)**: 271-279.
- Lemos, J.A., R.I. Rojas, J.J. Zúñiga. 2005. Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre. CONABIO. México D.F. 157 pp.
- Lesica, P., F.W. Allendorf. 1999. Ecological genetics and restoration of plant communities: mix or match? *Restoration Ecology* **7(1)**: 42-50.
- Loza-Cornejo, S., T. Terrazas, L. López-Mata. 2003. Características morfo-anatómicas y metabolismo fotosintético en plántulas de *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae): su significado adaptativo. *Interciencia* **28(2)**: 83-89.
- Luken, J.O. 1990. Directing ecological sucesion. Chapman and Hall. Cambridge, G.B. 251 pp.

- Lüttge. U. 2004. Ecophysiology of Crassulacean Acid Metabolism (CAM). *Annals of Botany* **93**: 629-652.
- Lüttge. U., E. Medina, W.J. Cram, H.S.J. Lee, M. Popp, J.A.C. Smith. 1989. Ecophysiology of xerophytic and halophytic vegetation of a coastal alluvial plain in northern Venezuela. *New Phytologist* **111**: 245-251.
- Martínez-Gándara, A. 2008. Tequila, mezcal y cerveza: de México para el mundo. *Agricultura, Sociedad y Desarrollo* **45(2)**: 143-150.
- Martínez-Palacios A. 1998. Evaluación genética y demográfica de *Agave victoriae-reginae* T. Moore y aplicación del cultivo de tejidos para su conservación. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. D.F., México. 132 pp.
- Martorell, C., E.M. Peters. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* **124**: 199-207.
- Mauchamp, A., C. Montaña, J. Lepart, S. Rambal. 1993. Ecotone dependent recruitment of a desert shrub, *Flourenzia cernua*, in vegetation stripes. *Oikos* **68**: 107-117.
- Medina. E., E. Olivares, M. Díaz. 1986. Water stress and light intensity effects on growth and nocturnal acid accumulation in a terrestrial CAM bromeliad (*Bromelia humilis* Jacq.) under natural conditions. *Oecologia* **70**: 441-446.
- Mendez. M., R. Durán, I. Olmsted. 2004. Population dynamics of *Pterocereus gaumeri*, a rare and endemic columnar cactus of Mexico. *Biotropica* **36(4)**: 492-504.

- Menges. E.S. 1990. Population viability analysis for an endangered plant. *Conservation Biology* **4(1)**: 52-62.
- Montalvo. A.M., S.L. Williams, K.J. Rice, S.L. Buchmann, C. Cory, S.N. Handel, G.P. Nabhan, R. Primack, R.H. Robichaux. 1997. Restoration biology: A population biology perspective. *Restoration Ecology* **5(4)**: 277-290.
- Montaña, C., J. Lopez, A. Mauchamp. 1996. The response of two woody species to the conditions created by shifting ecotone in an arid ecosystem. *Journal of Ecology* **78**: 789-798.
- Nobel, P.S. 1976. Water relations and photosynthesis of a desert CAM plant, *Agave deserti*. *Plant Physiology* **58**: 576-582.
- Nobel, P.S. 1977. Water relations of flowering of *Agave deserti*. *Botanical Gazette* **138(1)**: 1-6.
- Nobel, P.S. 1984. Productivity of *Agave deserti*: measurement by dry weight and monthly prediction using physiological responses to environmental parameters. *Oecologia* **64**: 1-7.
- Nobel. P.S. 1985. PAR, water and temperature limitations on the productivity of cultivated *Agave fourcroydes* (henequen). *Journal of Applied Ecology* **22**: 157-173.
- Nobel, P.S., E. Quero. 1986. Environmental productivity indices for a Chihuahuan desert CAM plant, *Agave lechugilla*. *Ecology*. **67(1)**: 1-11.
- Nobel, P.S. 1988. Environmental biology of agaves and cacti. Cambridge University Press, Cambridge. G.B. 284 pp.

- Nobel, P.S. 1992. Annual variations in flowering percentage, seedling establishment, and ramet production for a desert perennial. *International Journal of Plant Sciences* **153(1)**: 102-107.
- Noss, R. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology* **4**: 355-364.
- Ortiz, P.M. 1977. Estudio geomorfológico del glacis de Buenavista, Estado de Morelos. Boletín del Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México **8**: 25-40.
- Palma, F.J. 1999. Fibras duras de *Agave* (ixtle): especies productoras y formas de utilización en el estado de Oaxaca. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 88 pp.
- Pearcy, R.W., J. Ehleringer, H.A. Mooney, P.W. Rundel. 1989. Plant physiological ecology. Field methods and instrumentation. Chapman & Hall. London. G.B. 457 pp.
- Pimienta-Barrios, E., J. Zañudo-Hernández, J. García, P.S. Nobel. 2006. Ecofisiología del agave azul (*Agave tequilana*) Weber. Universidad de Guadalajara. México. 123 pp.
- Piña, E. 2005. Análisis de la estructura y la composición de la selva baja caducifolia con diferentes grados de conservación en la zona de Xochicalco, Morelos, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 67pp.
- Portilla. R.M. 2007. Estudio demográfico de tres poblaciones de *Coryphantha werdermanii* (Cactaceae) en condiciones contrastantes de disturbio. Tesis

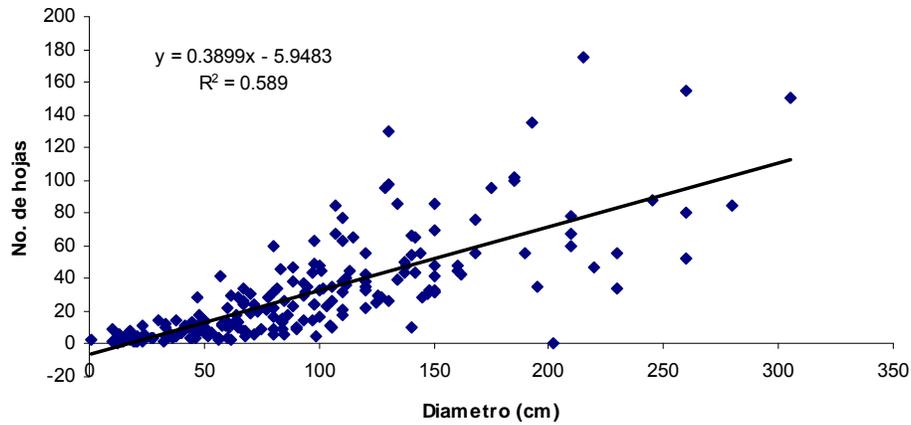
- de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF. 60 pp.
- Pulido, M.T., T. Valverde, J. Caballero. 2007. Variation in the populations dynamics of the palm *Sabal yapa* in a landscape shaped by shifting cultivation in the Yucatan peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **23**: 139-149.
- Rae, J. G.,T.A. Ebert. 2002. Demography of the endangered fragrant prickly Apple cactus, *Harrisia fragans*. *International Journal of Plant Sciences* **163(4)**: 631-640.
- Ramírez, H.M. 2010. Características bioquímico-fisiológicas de la germinación y desarrollo de plantas jóvenes de maguey (*Agave*) y su relación con la especie, temperatura y potencial de agua del sustrato. Tesis de Doctorado. Colegio de Postgraduados. Texcoco, Estado de México. 110 pp.
- Raphael, D.O., P.S. Nobel. 1986. Growth and survivorship of ramets and seedlings of *Agave deserti*: influences of parent-ramet connections. *Botanical Gazette* **147**: 78-83.
- Rayder, L., I.P. Ting. 1981. Carbon metabolism in two species of *Pereskia* (Cactaceae). *Plant Physiology* **68**: 139-142.
- Rodríguez, C.E., E. Ezcurra. 2000. Distribución espacial en el hábitat de *Mammillaria pectinifera* y *M. carnea* en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. **45**: 4-14.
- Rostagno, C.M., H.A. del Valle, L. Videla. 1991. The influence of shrubs on some chemical properties of an aridic soil in north Eastern Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments* **26**: 179-188.

- Ruiz, G., C. Peña-Valdivia, L. Trejo, A. Sánchez. 2007. Reacción fisiológica del maguey (*Agave salmiana* Otto ex Salm-Dyck) a la sequía intermitente. *Revista de la Facultad Agronomía. Universidad de Zulia* **24(1)**: 318-325.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México D.F., México. 432 pp.
- Sinisterra, J.A., Z. Calle, E. Murgueitio, M. Sánchez, G. Rodríguez. 2011. Avances en la rehabilitación ecológica de la cárcava Monte Caldera, San Luis Potosí. *La restauración ecológica en la práctica: Memorias del I Congreso Colombiano para la restauración ecológica*. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 634 pp.
- Szarek, S.R., H.B. Johnson, I.P. Ting. 1973. Drought adaptation in *Opuntia basilaris*. Significance of recycling carbon through crassulacean acid metabolism. *Plant Physiology* **52**: 539-541.
- Taiz. L., E. Zeiger. 2006. Plant Physiology. Sinauer Associates, Inc., Publisher. Sunderland. E.U.A. 764 pp.
- Ting. I.P., A. Patel, S. Kaur, J. Hann, L. Walling. 1996. Ontogenetic development of crassulacean acid metabolism as modified by water stress in *Peperomia*. *Ecological Studies* **114**: 204-215.
- Trejo, R. I. 1998. Distribución y diversidad de selvas bajas de México: relaciones con el clima y el suelo. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF. 210 pp.
- Tuljapurkar. S., H. Caswell. 1997. Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems. Chapman & Hall. Nueva York. E.U.A. 645 pp.

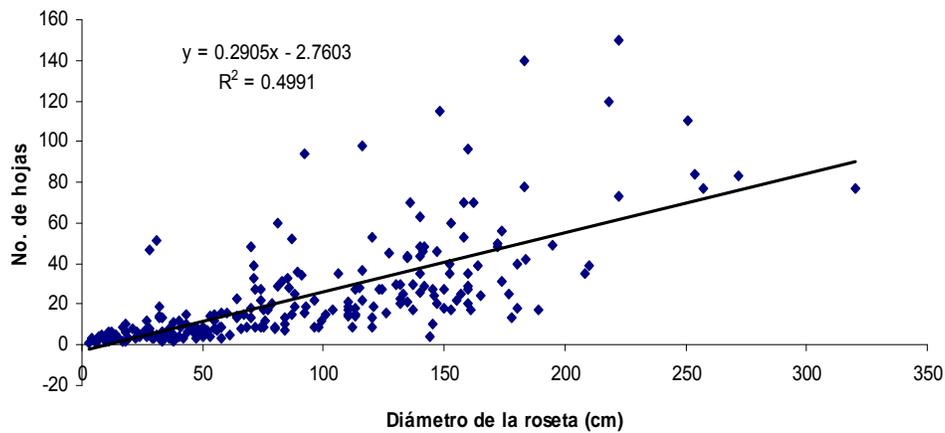
- Valverde. T., S. Quijas, M. López-Villavicencio, S. Castillo. 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology* **170**: 167-184.
- Valverde. P.L., J.A. Zavala-Hurtado. 2006. Assessing the ecological status of *Mammillaria pectinifera* Weber (Cactaceae), a rare and threatened species endemic of the Tehuacán-Cuicatlán Region in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* **64**: 193-208.
- Winter, K., J.A.C. Smith. 1996. An introduction to crassulacean acid metabolism. Biochemical Principles and Ecological Diversity. . En: Winter. K., J.A.C. Smith. Crassulacean acid metabolism: biochemistry, ecophysiology and evolution. 1-13 pp. Springer. Berlin. Alemania.

Apéndices

Apéndice 1. Correlación entre el número de hojas y el diámetro de la roseta en las plantas de *A. angustifolia* de la BT (n = 215). Los valores estadísticos del análisis fueron los siguientes: $R^2 = 0.589$, $R = 0.767$, $P < 0.00001$.



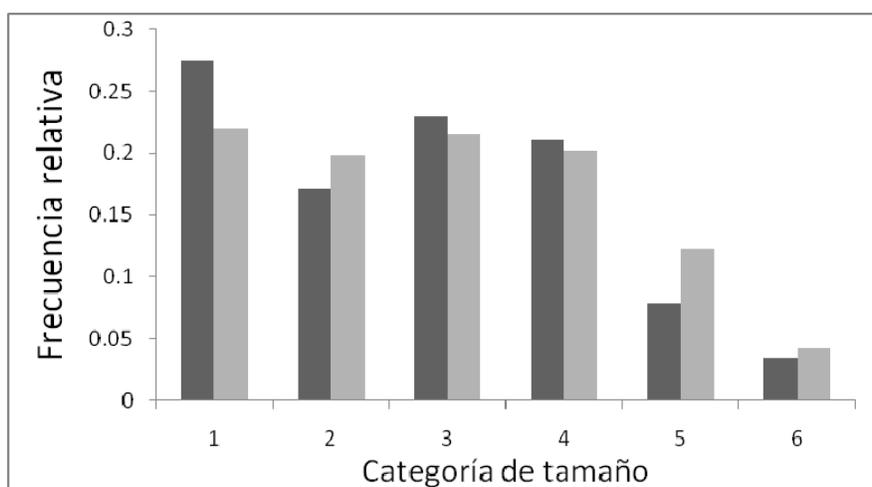
Apéndice 2. Correlación entre el número de hojas y el diámetro de la roseta en las plantas de *A. angustifolia* de Xochicalco (n = 237). Los valores estadísticos del análisis fueron los siguientes: $R^2 = 0.499$, $R = 0.706$, $P < 0.00001$.



Apéndice 3. Categorías de tamaño definidas con base en el número de hojas para las poblaciones estudiadas de *A. angustifolia* con el objeto de describir su demografía.

Categorías de tamaño	Número de hojas (cm)
1	1 - 5
2	6 - 10
3	11 - 20
4	21 - 40
5	41 - 80
6	Más de 80

Apéndice 4. Estructura poblacional de *A. angustifolia* en Xochicalco en 2009 (barras negras) y 2010 (barras grises), con base en categorías de tamaño definidas por el número de hojas (ver Apéndice 3 para la definición de las categorías). No se encontraron diferencias significativas entre ambos años ($G = -53.49$, g.l. = 0.05, $p < 0.05$).



Apéndice 5. Estructura poblacional de *A. angustifolia* en la BT en 2009 (barras negras) y 2010 (barras grises), con base en categorías de tamaño definidas por el número de hojas (ver Apéndice 3 para la definición de las categorías). Se encontraron diferencias significativas entre ambos años muestreados ($G = -43.10$, g.l. = 0.05, $p < 0.05$).

