



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Demografía de *Kalanchoe delagoensis*, una planta
invasora en México.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

Biólogo

P R E S E N T A:

Jonathan Vidal Solórzano Villegas



**DIRECTOR DE TESIS:
Dr. Jordan Kyril Golubov Figueroa
2012**



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.

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno

Solórzano

Villegas

Jonathan Vidal

55957911

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

304587023

2. Datos del Tutor

Dr

Jordan Kyril

Golubov Figueroa

3. Datos del sinodal 1

M en C

Irene

Pisanty

Baruch

4. Datos del sinodal 2

Dr

José Alfredo

Arévalo

Ramírez

5. Datos del sinodal 3

Dra

Cecilia Leonor

Jiménez

Sierra

6. Datos del sinodal 4

M en C

Iván Israel

Castellanos Vargas

7. Datos del trabajo escrito

Demografía de *Kalanchoe delagoensis*, una planta invasora en México

64p

2012

Indice

Agradecimientos.....	6
Resumen	7
1. Introducción.....	8
1.1 Especies invasoras.....	8
1.1.1 Qué son y cómo podemos definir las.....	8
1.1.2 Efectos de las especies invasoras.....	10
1.2 ¿Qué especies pueden convertirse en invasoras?.....	11
1.2.1 La " <i>tens rule</i> " de Williamson.....	11
1.2.2 Características de la la comunidad hospedera y la especie invasora.....	12
1.2.3 Sistemas de identificación de invasoras.....	14
1.3 Modelos de predicción de la expansión de una invasora.....	15
1.4 Características demográficas de poblaciones invasoras.....	15
1.5 Cuantificación del crecimiento poblacional de una invasora.....	17
1.5.1 Tablas de vida.....	18
1.5.2 Modelos matriciales.....	18
1.6 Estrategias de combate	19
1.6.1 Estrategias generales.....	19
1.6.2 Regulaciones en México.....	20
1.7 Modelo de estudio: <i>K. delagoensis</i>	20
1.7.1 Características biológicas.....	21
1.7.2 Sustancias químicas.....	22
1.7.3 Hábitat y su presencia en México.....	22
2. Objetivos generales.....	23
2.1 Objetivos particulares.....	23
3. Hipótesis.....	23
4. Método.....	23
4.1 Tasa de crecimiento individual en condiciones controladas.....	24
4.2 Estudios en condiciones naturales.....	24
4.2.1 Sitio de estudio.....	24

4.2.2 Tasa de crecimiento individual y supervivencia de plántulas en condiciones semicontroladas	25
4.2.3 Dinámica poblacional.....	26
5. Análisis de datos.....	27
5.1 Experimento en invernadero.....	27
5.2 Experimento en campo.....	28
5.3. Demografía en campo.....	28
5.3.1 Comparación de la estructura poblacional entre 2009 y 2010.....	28
5.3.2 Tabla de vida y simulaciones.....	29
5.3.3 Matriz de Leslie.....	30
5.3.4 Establecimiento fuera de las parcelas.....	31
5.3.5 Ciclo de vida.....	31
6. Resultados.....	32
6.1 Experimento en invernadero	32
6.1.1 Variable Altura	32
6.1.2 Variable Peso seco.....	35
6.2 Experimento en campo.....	38
6.3 Demografía en campo.....	39
6.3.1 Comparación de la estructura poblacional entre 2009 y 2010.....	39
6.3.2 Tabla de vida.....	39
6.3.2.1 Simulaciones en la tabla de vida alterando supervivencia de pseudobulbilos.....	40
6.3.2.2 Simulaciones en la tabla de vida alterando la edad inicial.....	40
6.3.3 Matriz de Leslie.....	42
6.3.4 Establecimiento fuera de las parcelas.....	43
6.3.5 Ciclo de vida.....	44
7. Discusión y conclusión.....	45
7.1 Mecanismos de propagación.....	45
7.2 Fase de invasión.....	46
7.3 Estadios y procesos importantes para el crecimiento poblacional.....	48
7.4 Comparación de tasas de crecimiento bajo condiciones naturales y controladas.....	48
7.5 Nodricismo.....	49

7.6	Indicios de un mal año para la población de <i>K. delagoensis</i> en Cadereyta.....	50
7.7	Precipitación.....	51
7.8	<i>K. delagoensis</i> como especie invasora.....	52
7.9	Métodos de control.....	53
7.10	Acciones a futuro.....	53
8.	Anexos.....	55
9.	Literatura citada.....	55

Agradecimientos

Al Dr. Jordan K. Golubov Figueroa por la dirección de esta tesis. El trabajo fue realizado en el Laboratorio de Ecología, Sistemática y Fisiología Vegetal, Universidad Autónoma Metropolitana, Campus Xochimilco.

Este trabajo se realizó gracias al apoyo del Proyecto CONABIO GN047 "Especies ornamentales invasoras: el caso de *Kalanchoe delagoensis*" del Dr. Jordan Golubov Figueroa.

Proyecto de líneas del Taller: Ecología Terrestre y Manejo de recursos Bióticos, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Profesores del Taller: Dr. Zenón Cano, Dr. Víctor López, Dra. María del Carmen Mandujano, M. en C. Iván Castellanos, M. en C. Irene Pisanty, M. en C. Israel Castillo, Biol. Gisela Aguilar, Biol. Concepción Martínez, Biol. Mónica Queijero.

A cada uno de los sinodales de esta tesis, y maestros del taller por sus comentarios y sugerencias para esta tesis.

Emiliano Sánchez y el Jardín Botánico Regional de Cadereyta, Querétaro por el espacio para realizar este trabajo y las facilidades ofrecidas.

Especiales agradecimientos a mis papás por su cariño y motivación durante toda mi vida. Este trabajo se los debo en gran parte a ustedes.

A mis hermanos por su constante e invaluable apoyo .

A todos los que ayudaron con el trabajo de campo, por hacer más amena y divertida la toma de datos.

A todos mis amigos de la prepa por ser personas que han estado conmigo desde hace mucho tiempo y con las que siempre puedo contar para cualquier cosa.

A todos mis amigos que hicieron de la carrera una excelente experiencia de vida, y que ayudaron directa o indirectamente a la realización de esta tesis.

Resumen

Las plantas invasoras pueden causar cambios ambientales graves a las comunidades a las que fueron introducidas como la desaparición de especies, reducción de diversidad genética, entre otras. En la mayoría de los casos, no se conocen los parámetros demográficos de las poblaciones de especies invasoras, y por lo tanto no se puede cuantificar la tasa a la que las poblaciones crecen y afectan a las comunidades hospederas. En este estudio, se trabajó con *Kalanchoe delagoensis*, una planta nativa de Madagascar que se ha reportado como invasora en Australia, Sudáfrica, Hawaii y Estados Unidos, y que en México se ha reportado en varios estados de la República. Se hizo un seguimiento mensual, durante 1 año, de las plantas ubicadas en 7 parcelas situadas en el Jardín Botánico de Cadereyta, Querétaro. A cada planta se le midió la altura, pseudobulbilos producidos (ramets producidos en los bordes de las hojas) y pseudobulbilos encontrados alrededor de cada planta. Para conocer la probabilidad de supervivencia se montó un experimento bajo condiciones naturales en Cadereyta que constó de 190 pseudobulbilos sembrados en macetas. Analizamos los datos con una tabla de vida y encontramos que la tasa intrínseca de crecimiento poblacional era $r = -0.01$ ($\lambda = 0.99$), por lo que consideramos que la población se encuentra en equilibrio (en una fase de retraso o "lag time"). Durante el año de estudio, en la población de Cadereyta no encontramos producción de semillas, por lo que los pseudobulbilos parecen ser el único mecanismo de propagación. La supervivencia de pseudobulbilos es muy baja, sin embargo la magnitud de su producción compensa su alta mortalidad. Demográficamente podemos decir que *K. delagoensis* tiene características que la hacen una especie invasora en México.

Palabras clave: *K. delagoensis*, especies invasoras, modelos demográficos, tasa de crecimiento, pseudobulbilos.

1. Introducción

1.1 Especies invasoras.

1.1.1 Qué son y cómo podemos definir las.

La introducción de cualquier organismo se refiere a cuando una especie que es nativa de cierta zona geográfica llega a una nueva área fuera del alcance de la dispersión natural de ésta, i.e., fuera de su área natural de distribución. A la especie introducida por medios humanos en una nueva área se le denomina especie exótica, alienígena, no nativa o no indígena de esa región (Richardson *et al.*, 2000). La introducción de especies en distintas áreas del mundo es un fenómeno que se ha dado raramente de manera natural y que primordialmente se debe a acciones humanas (Richardson *et al.*, 2000). Estas introducciones se han realizado de manera deliberada, en el caso de especies vegetales de interés económico (fuentes de alimento, fibras, forraje, medicinas, madera, u ornamentales), aunque también se ha dado de manera accidental (Pimentel, 2001; Sakai *et al.*, 2001). Aquellas especies que logran establecerse, dispersarse y formar nuevas poblaciones, teniendo consecuencias económicas, ecológicas (Sakai *et al.*, 2001), o de salud (Mooney, 2005) sobre el ecosistema al que fueron introducidas se les llama especies invasoras. Hay entonces dos definiciones de una especie invasora: 1) la antrópica: especie exótica introducida accidental o intencionalmente fuera de su distribución natural actual o en el pasado, mediante gametos, semillas, huevos o propágulos, cuya capacidad de colonizar, invadir y persistir, amenaza a la diversidad biológica causando daños al ambiente, a la economía y a la salud humana (Convenio para la Diversidad Biológica (CBD), 2011) y 2) la biológica: especie exótica capaz de producir vástagos en zonas lejanas de su sitio de introducción (≥ 100 m / < 50 años para especies que se propagan por semilla y ≥ 6 m / 3 años para especies que se propagan vegetativamente (rizomas, estolones; Richardson, *et al.*, 2000)).

Los términos que generalmente se utilizan para referirse a las fases del proceso de invasión son (Richardson *et al.*, 2000; Binggeli, 2001):

-Introducción. La especie llega por medio de algún propágulo (semilla, plántula, esqueje, acodo, entre otros) a un sitio fuera de su alcance geográfico previo, y se establecen poblaciones de adultos.

-Naturalización. La población fundadora, se reproduce e incrementa su número para formar una colonia autopertuante. La población se mantiene creciendo lentamente, después de una fase de retraso (“*lag time*”) en la cual se mantiene solo la población fundadora (Binggeli, 2001). En algunos casos también se le denomina colonización.

-Invasión. La especie forma nuevas poblaciones autopertuantes, tiene una expansión amplia y rápida de su área y se incorpora a la flora residente.

Con el propósito de estandarizar los términos y los criterios utilizados para procesos de invasiones biológicas, Richardson *et al.* (2000) proponen una clasificación de acuerdo a las barreras que limitan a la especie invasora. Cada condición se caracteriza por el hecho de que la especie ha superado alguna o algunas barreras que limitaban su área de distribución original o su permanencia y expansión en la zona introducida. Esto implica que se tienen que superar las barreras de las etapas anteriores antes de poder llegar a la siguiente condición. La clasificación que proponen Richardson *et al.* (2000), es la siguiente:

- Condición de introducida o exótica. Es la condición en la que una especie ha traspasado alguna barrera geográfica que limitaba su distribución natural gracias a la ayuda humana. Estas barreras pueden referirse a obstáculos intercontinentales, infracontinentales, interregionales o interestatales, dependiendo de la zona de estudio. Los criterios para determinar cuando se ha cruzado una barrera depende de las características dispersoras de la especie. Sin embargo, se ha

sugerido utilizar como criterio práctico el considerar como especie introducida a aquella que se encuentra en una zona a más de 100 km de sus límites naturales.

- Condición casual. Es la etapa en la cual la especie introducida logra reproducirse de manera sexual o asexual, pero no logra mantener una población a largo plazo.
- Condición naturalizada. Es la etapa en la que la especie naturalizada traspasa las barreras reproductivas, logrando reproducirse de manera regular y mantener sus poblaciones en el área en la que fue introducida. Esto se da cuando las poblaciones son suficientemente grandes para que no desaparezcan por eventos causados por el azar.
- Condición invasora. Es la condición en la cual la especie traspasa las barreras ambientales de la localidad a la que fue introducida originalmente, con lo cual comienza a dispersarse y formar nuevas poblaciones en áreas diferentes. Generalmente la especie comienza a expandirse a zonas con presencia de disturbio y posteriormente a regiones con poca o ninguna perturbación. Sugieren utilizar como criterio de invasión el que una especie vegetal expanda su área de distribución por encima de los 100 km en menos de 50 años (especies propagadas por semilla) o expanda su área más de 6 m en menos de 3 años (para especies propagadas vegetativamente).

1.1.2 Efectos de las especies invasoras

Estados Unidos, Brasil, India, Reino Unido, Australia y Sudáfrica, gastan en conjunto alrededor de 314 mil millones de dólares al año en problemas relacionados con especies invasoras de distintos tipos como microbios, animales y vegetales (Pimentel *et al.*, 2001). Entre los principales problemas ocasionados por las especies invasoras pueden señalarse el desequilibrio ecológico de las poblaciones silvestres, y su pérdida, cambios en la estructura, composición y funcionamiento de las comunidades, degradación de la integridad ecológica de los ecosistemas, reducción de la diversidad genética, así como la transmisión de enfermedades (Mooney, 2005; CONABIO, 2011). Las invasiones se clasifican

entre la segunda (Vitousek *et al.*, 1997; Wilcove *et al.*, 1998) y la cuarta causa de cambios en la biodiversidad (en una proyección para el 2100 a nivel mundial; Sala *et al.*, 2000). Otra consideración importante es que las especies invasoras se suelen ver favorecidas por otros factores importantes de cambio global como es el cambio de uso de suelo (Vitousek *et al.*, 1997), considerada como la primera causa de pérdida de biodiversidad (Wilcove *et al.*, 1998; Sala *et al.*, 2000). Las especies invasoras se han clasificado de acuerdo a los daños que provocan al ambiente en: consumidores excesivos de recursos, donadores de recursos limitados, supresores o promotores de incendios, acumuladores de sal, entre otros (Mooney, 2005).

1.2 ¿Qué especies pueden convertirse en invasoras?

Existen varios enfoques para tratar de definir qué especies se podrán convertir en invasoras, los más generales se basan en el número de especies introducidas y los más específicos se centran en las características de la especie y las de la comunidad hospedera.

1.2.1 La "*tens rule*" de Williamson

El primer enfoque se basa en un acercamiento numérico, que toma en cuenta que solo una cantidad mínima de las especies introducidas por el hombre se vuelven invasoras. Se cree que esta cantidad corresponde al 10% de las especies que se lograron establecer, las cuales a su vez corresponden al 10% de las especies totales introducidas por el humano en regiones geográficamente separadas de la zona en la que son nativas ("*tens rule*" de Williamson, 1996). Esta regla de Williamson supone que el 1% de las especies introducidas a un área se convertirán en invasoras. A pesar de no haber sido puesta a prueba rigurosamente, esta regla sigue siendo muy citada por ser una primera aproximación para definir cuántas especies pueden convertirse en invasoras tras su introducción (Keller *et al.*, 2011). Rejmánek *et al.* (2005) creen que el tiempo de residencia puede explicar en parte la "*tens rule*", ya que es

improbable que exista una proporción constante de especies invasoras dentro del acervo de los taxones introducidos. Debido a la expansión y rapidez del comercio en los últimos 200 años (Mack, 2003), se favoreció la introducción de muchas especies no nativas a distintas partes del mundo. Esto significa que la mayoría de las floras exóticas reportadas hoy en día fueron introducidas en los últimos 200 años. Ya que el tiempo de residencia está correlacionado con el éxito de invasión de una especie exótica, se ha propuesto que éste sea la razón por la cual se encuentran proporciones similares de especies invasoras en diferentes países (Rejmánek *et al.*, 2005).

1.2.2 Características de la la comunidad hospedera y la especie invasora

El segundo enfoque permite predecir mejor a las invasiones biológicas y considera como factores que aumentan la intensidad de una invasión al grado de perturbación del área invadida y la similitud ambiental entre la comunidad nativa y la hospedera (Mooney, 2005; Rejmánek *et al.*, 2005). Las propiedades de las plantas invasoras de las cuales depende su grado de invasividad están dadas por las características de su introducción e historia de vida.

- Entre las características de su introducción existen dos factores importantes: el tamaño del propágulo (número de individuos por evento de introducción) y la cantidad de propágulos que llegan por unidad de tiempo, ambos componentes de la presión de propágulos ("*propagule pressure*", Kolar y Lodge 2001; Simberloff, 2009). Generalmente a mayor número de propágulos y frecuencia de introducción, se observa una mayor probabilidad de establecimiento, debido a que a mayor número de individuos es menos probable que los procesos estocásticos provoquen la desaparición de la población (Simberloff, 2009). A mayor número de propágulos y frecuencia de introducción también se suele observar una mayor variabilidad genética en la población exótica y por lo tanto una mayor probabilidad de tener genotipos exitosos en la comunidad hospedera (Ellstrand y Schierenbeck, 2000). Esto no

necesariamente sucede para especies con alta propagación vegetativa, ya que muchos individuos suelen poseer la misma información genética. El tiempo de residencia en la comunidad hospedera también influye en el potencial invasivo de la especie exótica, ya que las condiciones de ésta van a ejercer una presión de selección sobre los fenotipos de la población exótica (Rejmánek *et al.*, 2005). Así, a mayor tiempo de residencia es más probable encontrar individuos mejor adaptados a dichas condiciones.

- Los atributos de la historia de vida se refieren a las características que definen todos los estados del ciclo de vida de una especie, e incluyen rasgos y estrategias de crecimiento, supervivencia y reproducción (Begon *et al.*, 2006; Gurevitch *et al.*, 2006). Un primer intento de caracterizar a las plantas con alto grado de invasividad fue el concepto de la maleza ideal ("*ideal weed*"; Baker, 1974) que plantea que una especie invasora se caracteriza por tener la habilidad de reproducirse sexual y asexualmente, tener crecimiento rápido, plasticidad fenotípica y alta tolerancia a una heterogeneidad ambiental. Este modelo supone que mientras más se parezca una especie a esta "maleza ideal" tenderá a ser más invasiva. El problema con este concepto es que muchas plantas invasoras tienen solo algunas de estas características y difieren en su grado de invasividad. Por esto se ha ampliado este modelo de la maleza ideal, para dar una serie de características que se relacionan con un alto grado de invasividad. Entre ellas encontramos la capacidad de propagarse vegetativamente (Meyer y Schmidt, 1999), presentar flores perfectas (Reichard y Hamilton, 1997), tiempo largo de permanencia del fruto en la planta (Reichard y Hamilton, 1997), poseer un código genético diploide (Küster *et al.*, 2009), presentar plasticidad fenotípica (Droste *et al.*, 2010), ser dispersadas por factores abióticos (Price *et al.*, 2011) y presentar crecimiento rápido (Hyatt y Araki, 2006), entre otras. Todas estas características se relacionan con un comportamiento invasivo porque suelen asociarse con una facilidad para reproducirse y colonizar nuevas áreas, una capacidad para ser exitosa bajo distintas condiciones

ambientales o competir de manera exitosa contra las especies nativas. En muchas especies invasoras se han detectado por lo menos una de estas características biológicas, aunque varias presentan combinaciones de estos rasgos de ciclo de vida (Sakai *et al.*, 2001). Debido a la relación entre invasividad y los atributos de historia de vida, estos últimos han sido utilizados como criterio para rechazar la introducción de algunas especies vegetales en determinadas regiones del mundo (Williams *et al.*, 2000; Gordon *et al.*, 2008).

1.2.3 Sistemas de identificación de invasoras

Existen algunos sistemas que han tratado de identificar qué especies tienen una mayor probabilidad de convertirse en invasoras si se introdujeran a ciertas regiones del mundo, como el Weed Risk Assessment (WRA) en Australia (DAFF, 2011) o el proyecto Hawaiian Ecosystems At Risk (HEAR) en Hawaii (HEAR, 2011). El WRA quizás sea el sistema de identificación de invasoras más reconocido, y este sistema, o sus modificaciones, se han implementado en otros países como Canadá (McClay *et al.*, 2010), EUA (Gordon *et al.*, 2008), la República Checa (Krivánek y Pysek, 2006), entre otros. Este sistema clasifica a la especie que se planea introducir en varias categorías de riesgo con base en 49 preguntas sobre su biología, ecología, historia de uso y biogeografía (DAFF, 2011). Se le asigna un valor por pregunta y dependiendo de la estimación final se hace una de tres propuestas: 1) no introducir la especie, 2) la introducción no representa riesgo de invasión o 3) se requieren más estudios para definir si la especie se puede introducir de manera segura o no (Pheloung *et al.*, 1999). En el caso del HEAR, se está trabajando en la implementación de un sistema que regule la introducción de especies a Hawaii, y las defina de acuerdo al riesgo que podría presentar su introducción. El proyecto "Risk Assessment of Alien Plants Invasions in Hawaii" está basado en parte en el WRA, pero planea incorporar también información climática, ecológica y biológica sobre invasiones en todo el mundo para definir si es seguro o no introducir una especie a Hawaii (HEAR, 2011). En México aún no existen

regulaciones específicas ni un sistema de identificación para la introducción de especies que pudieran convertirse en invasoras, aunque existe un programa en desarrollo enfocado en este tema (Comité Asesor Nacional sobre Especies Invasoras, 2010).

1.3 Modelos de predicción de la expansión de una invasora

Los modelos más utilizados para tratar de predecir la expansión de una población de una especie invasora son los que incorporan variables ambientales y biológicas. Estos modelos suelen utilizar una gran cantidad de información, como son: las condiciones ambientales de la localidad hospedera, las características de la especie y la información demográfica de la misma (Brown *et al.*, 2008). Dentro de las condiciones ambientales se considera la heterogeneidad, ya que la expansión de la especie invasora sólo se presentará bajo las condiciones favorables para la especie (Brown *et al.*, 2008). Las variables ambientales con las que se caracteriza al entorno pueden proporcionar diferentes potencialidades de predicción sobre la presencia de una especie invasora, dependiendo de la escala y la especie con la que se trabaje (Collingham *et al.*, 2000). Entre los atributos biológicos a considerar para predecir la expansión de una invasora generalmente se encuentran los que tienen que ver con la caracterización de la historia de vida y la demografía de la población (Parker, 2000; Coutts *et al.*, 2010). Por ejemplo, para el caso de las plantas de longevidad corta la fecundidad es el principal componente que afecta la tasa de expansión, mientras que en las de longevidad mediana o larga, son la edad de maduración y la supervivencia (Coutts *et al.*, 2010).

1.4 Características demográficas de poblaciones invasoras

Ya que se encuentra establecida una población invasora, su crecimiento dependerá del número de propágulos producidos, el modo de dispersión, la tasa de mortalidad y de natalidad (Sakai *et al.*, 2001). La forma del crecimiento poblacional de la mayoría de las especies invasoras presenta un patrón

particular. En un principio, cuando apenas se establece una especie exótica, ésta presenta un crecimiento lento y prácticamente sólo se mantiene la población introducida (Binggeli, 2001). A esta fase se le llama fase de retraso ("*lag time*") y puede deberse a varias razones (Binggeli, 2001), por ejemplo, 1) a la naturaleza del crecimiento poblacional y expansión de su área de distribución (recién introducida la especie, hay pocos individuos y por lo tanto la población crece lentamente), 2) a que la especie introducida no está adaptada a las condiciones prevalecientes y se mantiene en un proceso de adaptación, o 3) a un cambio en las condiciones ambientales que favorecen a la especie exótica (Crooks, 2005). En el primer caso se plantea que algunas especies pueden presentar un efecto Allee a bajas densidades poblacionales, lo que permitiría explicar en parte un tiempo de retraso (Crooks, 2005). En el segundo caso se ha observado que algunas especies no están adaptadas a las condiciones de la comunidad hospedera, y después de un tiempo de adaptación ya se comportan como invasoras (Crooks, 2005; Simberloff, 2011). En el tercer caso las condiciones ambientales pueden variar por un aumento en el disturbio de la comunidad, causado por la actividad humana directa o por la actividad de otras exóticas (Crooks, 2005). Debido a que el disturbio está relacionado con cambios en los niveles de recursos disponibles y apertura de sitios nuevos para la colonización de las exóticas, se ha sugerido que puede jugar un papel importante para dar inicio a la fase de crecimiento exponencial (Chakraborty y Li, 2010). Simberloff (2011) habla de un fenómeno al que llama "*invasional meltdown*" que consiste en que la introducción de más especies exóticas a una región, puede alterar las condiciones ambientales de manera que se favorezca el establecimiento e invasión de otras exóticas. Se ha reportado que la fase de retraso, puede durar entre los 4 - > 100 años (Binggeli, 2001), 5 - 14 años en ambientes tropicales (Daehler, 2009) 50 - > 100 años (Groves, 2006), y 70 - 100 años (Hobbs y Humphries, 1995). Seguida de esta fase de retraso se da la etapa de expansión y crecimiento acelerado, en la que la especie, ya adaptada al nuevo hábitat, invade y ocupa nuevas áreas, fundando nuevas poblaciones autosustentables, es entonces cuando ya se habla de una especie invasora (Sakai *et al.*, 2001).

Una forma de poner a prueba las predicciones de las teorías existentes sobre las especies invasoras puede lograrse a través del uso de las herramientas demográficas (Parker, 2000; Brown *et al.*, 2008). Los atributos de historia de vida de una planta invasora deben reflejar patrones sobre su dinámica poblacional, ya que ésta es la que va a definir si una invasión fracasa o es exitosa (Parker, 2000). Con base en datos poblacionales y deduciendo patrones de variación demográfica, es posible poner a prueba la teoría sobre invasividad y las diferentes tasas de crecimiento poblacional que se presentan a lo largo del proceso de invasión (Parker, 2000).

1.5 Cuantificación del crecimiento poblacional de una invasora

Las tasas de crecimiento poblacional (λ , r , R_0) han sido parámetros demográficos muy utilizados para cuantificar el crecimiento poblacional y el éxito de una especie invasora (Parker, 2000; Rejmánek *et al.*, 2005; Brown *et al.*, 2008). La tasa finita de crecimiento de la población (λ) es un buen predictor de la intensidad y velocidad con la que se lleva la invasión, por lo que frecuentemente es utilizada para caracterizar a las poblaciones invasoras (Brown *et al.*, 2008). A su vez, las fluctuaciones poblacionales de las especies invasoras ayudan a identificar y definir los esfuerzos necesarios para controlarla o eliminarla. Kinlan *et al.* (2005) mencionan que en algunas poblaciones de invasoras se ha observado un efecto de denso dependencia positiva, ya que las condiciones creadas por el establecimiento de la población exótica favorece la supervivencia o crecimiento de su descendencia. En cambio, en otras poblaciones de especies invasoras, a partir de cierto umbral se ha identificado un proceso de denso dependencia negativa, donde a mayores densidades se mantiene un número poblacional más o menos constante, por medio de la reducción en la fecundidad promedio de la población (Buckley *et al.*, 2001).

1.5.1 Tablas de vida

Una forma de evaluar el crecimiento poblacional actual de una especie y hacer predicciones sobre su futuro comportamiento es por medio de una tabla de vida. En las tablas de vida se categoriza con base en la edad o en los diferentes estadios que presente el organismo a lo largo de su ciclo de vida. Las tablas de vida se separan en dos grandes grupos: 1) las tablas de vida de cohorte u horizontales que se construyen con los datos de una cohorte que se sigue desde su nacimiento hasta su muerte y 2) las tablas de vida verticales o estáticas en donde no podemos seguir cohortes sino que conocemos las edades o estados de los individuos en la población y se asume que las tasas de natalidad y mortalidad son constantes (Townsend *et al.*, 2008). A partir de la elaboración de las tablas de vida se puede estimar una tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r), una tasa neta reproductiva (R_0), el tiempo generacional (G), y construir una matriz de Leslie (Gotelli, 2008).

1.5.2 Modelos matriciales

Otros tipos de modelos poblacionales son los matriciales, en los que se toma en cuenta la estructura por edades, tamaño o estado de la población y la contribución de cada categoría a la dinámica de la población. Esta consideración hace que el modelo sea más cercano a la realidad que los modelos sin estructura (Caswell, 1989). Con estos modelos se obtiene la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) mediante iteraciones o por una solución analítica. También permiten el cálculo de las sensibilidades y elasticidades de cada categoría, y permite así evaluar qué categoría o proceso es el que aporta más a λ (Caswell, 1989). Esto resulta importante, ya que puede ser la base para implementar un plan de control de la especie invasora (Sharov, 2004; DeWalt, 2006).

1.6 Estrategias de combate

1.6.1 Estrategias generales

Las estrategias utilizadas para controlar a las especies invasoras se pueden dividir en las que se llevan a cabo antes y en las de después de su introducción. La forma más barata y efectiva de combatir las invasiones biológicas es previniendo la introducción de cualquier organismo que pudiera convertirse en invasor (Keller *et al.*, 2007). Ejemplos de este tipo de medidas son los análisis de riesgo, los listados de especies invasoras y las normas de sanidad vegetal y animal, entre otras. Una vez que una especie introducida se ha establecido se pueden tomar dos tipos de medidas dependiendo de su tasa de crecimiento y de sus efectos sobre la comunidad hospedera. Si una población exótica presenta una tasa de crecimiento baja, se suele optar por buscar el modo de exterminarla (Simberloff, 2003). Por el contrario, cuando se observa una tasa de crecimiento alta, resulta muy difícil exterminar por completo a la población, por lo que se opta por un método que la controle (Andow, 2005). En algunos casos la invasión llega a tener un impacto ecológico importante sobre su entorno, por lo que también se busca restaurar al ecosistema (Andow, 2005). Algunas técnicas aplicadas para exterminar o controlar una especie introducida incluyen la introducción de un depredador natural de la especie o el uso de controles químicos, aunque se necesita de un análisis a profundidad del impacto que éstos tendrán sobre el ambiente para que los remedios no traigan consecuencias ambientales negativas (Pimentel *et al.*, 1984; Stiling, 2004). Para restaurar una comunidad hospedera se debe tener en cuenta muchos factores en los que podría estar involucrada la especie invasora, y a veces el utilizar sólo métodos de erradicación no suele ser la solución (Shafroth y Briggs, 2008). Para restaurar un ecosistema se suele reintroducir plantas nativas (semillas o plántulas), después de una extracción de exóticas (Zamith y Scarano, 2008). En algunos casos solamente la reintroducción de semillas y plántulas provoca un

decremento en la densidad de las especies exóticas, mientras que la de las nativas aumenta (Middleton *et al.*, 2010).

1.6.2 Regulaciones en México

Actualmente, en nuestro país existen varias regulaciones en torno a la introducción de especies invasoras, que van desde acuerdos internacionales hasta normas nacionales. Entre los reglamentos relacionados con el control de plantas a nivel internacional se encuentran el Convenio sobre diversidad biológica (CDB), la Organización norteamericana para la protección de las plantas (NAPPO), la Convención internacional de protección fitosanitaria (IPCC), entre otros (Comité Asesor Nacional sobre Especies Invasoras, 2010). A nivel nacional se encuentra la Ley general de equilibrio ecológico y protección del ambiente, la ley federal de sanidad vegetal y las normas de sanidad vegetal (Comité Asesor Nacional sobre Especies Invasoras, 2010). En México, aún no existe una regulación específica para la introducción de especies vegetales que pudieran convertirse en invasoras, aunque existen regulaciones sobre la introducción de especies relacionadas con la sanidad vegetal y un programa que vigila la importación de productos vegetales (SENASICA; Comité Asesor Nacional sobre Especies Invasoras, 2010). Existe un proyecto gubernamental sobre una estrategia para controlar la introducción, establecimiento y dispersión de especies no nativas de México, y un listado sobre especies invasoras en México pero aún se encuentra en proceso (CONABIO, 2011; Comité Asesor Nacional sobre Especies Invasoras, 2010).

1.7 Modelo de estudio: *K. delagoensis*.

En este trabajo se estudió a una población de *Kalanchoe delagoensis* (Ecklon y Zeyher, 1837) (Crassulaceae) (Eggle, 2003) en el estado Querétaro, México, una planta identificada como invasora en otras partes del mundo. Este estudio tiene como finalidad determinar la tasa de crecimiento y la

estructura poblacional de *K. delagoensis* para definir en qué fase de invasión se encuentra, con qué velocidad está creciendo e identificar los estadios vulnerables que debieran ser atacados para un control más efectivo.

1.7.1 Características biológicas

Kalanchoe delagoensis (Ecklon y Zeyher, 1837) (Crassulaceae) es una crasulácea nativa de Madagascar con tallos erectos y simples, que llegan a medir hasta 2 m de altura (Ward, 2008). Su follaje es perenne, con hojas sésiles de color grisáceo, de entre 3 y 5 cm de longitud y dispuestas de manera alterna u opuesta (Ward, 2008). Es bianual o trianual (Hannan-Jones y Playford, 2002), semélpara y presenta flores perfectas de entre 10 y 25 cm de largo en invierno (Naughton y Bourke, 2005; Kirby, 2007). Forma grupos de individuos que crecen en manchones (Hannan-Jones y Playford, 2002; Naughton y Bourke, 2005; Kirby, 2007). *Kalanchoe delagoensis* se expande vegetativamente mediante pseudobulbilos, presentes en las partes terminales de las hojas (Ward, 2008). Estos pseudobulbilos son ramets, es decir clones con la misma información genética que la planta madre, que crecen sobre las hojas y posteriormente se caen para dar lugar a una plántula (Gurevitch *et al.*, 2006). Los pseudobulbilos son el mecanismo principal de crecimiento poblacional de *K. diagremontana* (Herrera *et al.*, 2011), por lo que esperaríamos lo mismo en *K. delagoensis*, aunque también se ha reportado dispersión mediante otras partes de las plantas de ese género (Hannan-Jones y Playford, 2002; Kirby, 2007). Esta forma de reproducción le confiere una capacidad para poblar rápidamente el suelo desocupado, impidiendo muchas veces el crecimiento de otras plantas. *Kalanchoe delagoensis* es capaz de hibridarse con *K. diagremontana* (Ward, 2008), también nativa de Madagascar. La hibridación se considera un factor relacionado con una alta invasividad porque el híbrido expresa características de ambas especies madres y suele ser más invasivo que ellas.

1.7.2 Sustancias químicas

Kalanchoe delagoensis contiene glucósidos de bufadienolido presentes principalmente en las flores, los cuales al ser ingeridos por algunos mamíferos (en la mayoría de los casos se trata de ganado vacuno), les ocasiona cardiopatías, anorexia, diarrea, e inclusive la muerte (McKenzie *et al.*, 1987; Naughton y Bourke, 2005; Kirby, 2007). También se ha probado que tiene efectos alelopáticos sobre otras plantas (Bär *et al.*, 1997) y es probable que también contenga sustancias con propiedades insecticidas, como las reportadas en el híbrido *Kalanchoe diagremontana x tubiflora* (*K. tubiflora* = *K. delagoensis*) (Supratman *et al.*, 2001) y en *K. pinnata* (Supratman *et al.*, 2000). Estos químicos le podrían permitir competir de manera muy exitosa contra otras plantas, y protegerse contra depredadores.

1.7.3 Hábitat y su presencia en México

Kalanchoe delagoensis se considera como invasiva en otras partes del mundo como son el noreste de Australia (Naughton y Bourke, 2005; Kirby, 2007), Sudáfrica (Witt y Nongogo, 2010), el estado de Florida en Estados Unidos, Hawaii y varias islas del Pacífico (HEAR, 2011). En las regiones donde se reporta a *K. delagoensis* como invasora, se menciona que se establece principalmente en zonas semi áridas o áridas perturbadas, como pueden ser pastizales, en orillas de caminos, junto a bardas, en depósitos de materia orgánica suelta (Hannan-Jones and Playford, 2002; Naughton y Bourke, 2005; Kirby, 2007; DEEDI, 2010), o en arenas acumuladas (Witt y Rajaonarison, 2004). También se encuentra en ambientes cercanos a cuerpos de agua, donde se dispersa en los períodos de inundaciones (Naughton y Bourke, 2005; Kirby, 2007; DEEDI, 2010). En Madagascar se encuentra en zonas con clima templado subhúmedo que se caracteriza por tener una precipitación anual de 950 - 1600 mm, temperatura media anual entre 17 - 28°C y fluctuaciones fuertes entre días y años (Hannan-Jones y Playford, 2002). También se encuentra en áreas con clima semiárido caracterizado por presentar una precipitación anual de 500 - 900 mm, temperatura media anual entre 25 - 26°C y con una marcada

época de 7 meses de secas (Hannan-Jones y Playford, 2002). Actualmente se tiene registrada la presencia de *K. delagoensis* en los estados de Querétaro, Hidalgo, Oaxaca, y Veracruz.

2. Objetivos generales

Estimar los parámetros de crecimiento y estructura poblacional de *Kalanchoe delagoensis* en una localidad del estado de Querétaro y bajo condiciones controladas.

2.1 Objetivos particulares

1. Determinar el mecanismo principal de propagación de *K. delagoensis*.
2. Determinar la tasa de crecimiento individual de *K. delagoensis* en condiciones naturales y bajo condiciones controladas.
3. Determinar la tasa de crecimiento poblacional de *K. delagoensis*.

3. Hipótesis

Si *K. delagoensis* se comporta como una especie invasora con características demográficas similares a su especie hermana *K. diagremontana*, se espera que la propagación vegetativa sea el principal mecanismo de crecimiento poblacional.

Si *K. delagoensis* se comporta como una especie durante una fase avanzada de invasión, presentará una tasa de crecimiento individual y poblacional alta.

4. Método

El método se dividió en tres partes: 1) experimental en condiciones controladas, 2) experimental en condiciones naturales y 3) una observacional en condiciones naturales.

4.1 Tasa de crecimiento individual en condiciones controladas

El experimento en invernadero se realizó en la UAM Xochimilco. Su objetivo fue el determinar los niveles de luz que favorecen más al crecimiento de la planta, y obtener una tasa de crecimiento contra la cual comparar la tasa resultante en condiciones naturales. Se utilizaron únicamente pseudobulbilos porque en Cadereyta, Querétaro no se han encontrado semillas de *K. delagoensis*. Se ha observado que algunas especies del género *Kalanchoe* presentan mecanismos que favorecen la propagación vegetativa sobre la reproducción sexual (Garcês *et al.*, 2007), lo que podría explicar lo observado. Los pseudobulbilos fueron cosechados de una colecta de plantas de *K. delagoensis* realizada en febrero de 2009 en el jardín botánico "Ing. Manuel González de Cosío" (ver más adelante). Se utilizó tierra negra como sustrato, y éste se mantuvo bajo saturación durante todo el experimento. Se trató de simular las condiciones de luz en el campo, para lo cual, se usaron mallas de diferentes extinciones de luz: 0, 40, 70 y 90%. Por cada tratamiento se colocaron 240 pseudobulbilos, divididos equitativamente entre 12 charolas de 10 x 10 cm. De aquí en adelante se utiliza el término de plántula para referirnos a los individuos que se desarrollaron a partir de los pseudobulbilos sembrados. Cada semana se cosecharon 5 plántulas por tratamiento, y se registró la altura del individuo y la acumulación de biomasa mediante su peso seco. El experimento estaba planeado para registrar el crecimiento durante 3 meses, pero debido a la alta mortalidad observada en el tratamiento sin malla de extinción de luz, únicamente hasta las nueve semanas se pudieron obtener datos completos para todos los tratamientos.

4.2 Estudios en condiciones naturales

4.2.1 Sitio de estudio

El estudio de campo se llevó a cabo dentro del jardín botánico Ing. Manuel González de Cosío, Cadereyta de Montes, Querétaro. El jardín botánico se localiza, en las coordenadas geográficas 20° 41'

15.8" N y 99° 48' 17.7" O a una altitud de 2046 m s.n.m. La vegetación natural corresponde a un matorral xerófilo crasicaule, el clima es de tipo BS1 kw (w) (semi seco templado con lluvias en verano). La temperatura promedio anual varía entre 12 y 19 °C y la precipitación promedio es de aproximadamente 550 mm al año. El suelo, de origen volcánico, es una mezcla de Vertisol Pélico y Feozem Háplico (CONCYTEQ, 2011).

4.2.2 Tasa de crecimiento individual y supervivencia de plántulas en condiciones semicontroladas

Entre abril de 2010 y 2011, se realizó un experimento de supervivencia en campo para conocer cuál era el mecanismo de propagación vegetativa más exitoso de *K. delagoensis*. En 12 parches de *K. delagoensis* se extrajeron dos plantas mayores a los 30 cm de altura por parche, y en un parche, sólo un individuo. Por cada planta se colectaron ocho pseudobulbilos, dos hojas y una sección de 5 cm de tallo. Las hojas se eligieron entre las que fueran más grandes y que no presentaran pseudobulbilos. Las secciones de tallo fueron cortadas por debajo de la región con hojas. En total se colocaron 200 pseudobulbilos repartidos en 20 macetas, 50 hojas divididas en 10 macetas y 24 secciones de tallo distribuidas en 6 macetas. Debido a que una maceta se cayó en mayo y ya no tenía pseudobulbilos ni sustrato, se trabajó solo con 190 pseudobulbilos (19 macetas). Estas macetas eran circulares de 10 cm de diámetro de plástico con sustrato formado por 50% tierra negra y 50% arena. Todas las macetas se colocaron bajo la sombra de un arbusto de *Acacia* spp. ya que en el experimento en invernadero, los valores de mayor crecimiento se obtuvieron bajo el tratamiento de mayor sombra (90% de extinción de luz) y se aplicó únicamente un riego inicial, cuando se instaló el experimento. Se registró mensualmente la supervivencia de los tallos, hojas y plántulas y además, se midió la altura de éstas últimas.

4.2.3 Dinámica poblacional

Esta sección se realizó en dos fases, una toma de datos piloto en 2009 y una toma de datos con marcaje en 2010. La primera fase consistió en una toma de datos en febrero de 2009 y otra en agosto del 2009 de los individuos de *K. delagoensis* ubicados en 7 parcelas de 1 x 1 m (Anexo 1). La toma de datos de 2009 tuvo el objetivo de observar cómo se comportaba la población, y si ésta se podría seguir mediante mapas o si se necesitaría de otro método.

Las parcelas se establecieron, de manera arbitraria, en zonas con parches de *K. delagoensis*. Se utilizaron tubos de PVC para formar un cuadrado de 1 x 1 m y así delimitar las parcelas. A estos tubos se les hicieron perforaciones cada 10 cm para crear una cuadrícula al interior del cuadrado, teniendo así 100 cuadros por parcela. Esta cuadrícula permitió la realización de mapas de la parcela en los que se podía ubicar cada individuo en las tomas de datos sucesivas. A cada individuo de *K. delagoensis* se le midió la altura desde el suelo hasta el ápice, se anotó si presentaban flores, y de ser así se tomó la altura hasta el ápice de la inflorescencia. Únicamente en agosto de 2009, se registró el número de pseudobulbilos que todavía no se separaban de cada planta madre y los pseudobulbilos encontrados fuera de la parcela. Se removieron todos los individuos de *K. delagoensis* que estuvieran afuera del cuadro de 1 x 1 m para poder estimar la tasa de expansión y colonización de *K. delagoensis* en las áreas contiguas a las parcelas.

La segunda fase se llevó a cabo tras revisar los datos obtenidos en 2009 y encontrar inconsistencias entre los individuos registrados en agosto y los previamente registrados en febrero. Debido a esto se decidió marcar a cada individuo de las siete parcelas con una etiqueta. Únicamente se marcaron los individuos que presentaban una talla mayor a 1.1 cm, ya que los menores a ese tamaño no presentaban un tallo al que se pudiera amarrar la etiqueta. Los individuos de talla menor a 1.1 cm se registraron y se les midió la altura en cada toma de datos, aunque no se pudiera saber con precisión qué

les ocurría de mes a mes. En abril del 2010, se marcaron los individuos de las siete parcelas, que cumplieran con el anterior requisito. Cada mes se midió la altura de cada planta siguiendo el mismo criterio que en la toma de datos del 2009, y se contó el número de pseudobulbilos producidos. Se contó el número de pseudobulbilos que se encontraron en la cercanía de cada planta, en el suelo y, en el caso de ser posible, se marcaron con pintura roja y se anotó su altura. También se registró la altura y el número de individuos que se encontraron en la periferia de las parcelas y de ser posible se marcaron con pintura roja. Se etiquetó un total de 496 individuos repartidos de la siguiente manera: parcela 1 = 138 individuos, parcela 2 = 88 individuos, parcela 3 = 5 individuos, parcela 4 = 183 individuos, parcela 5 = 40 individuos, parcela 6 = 32 individuos, parcela 7 = 10 individuos.

5. Análisis de datos

5.1 Experimento en invernadero

A los datos del experimento en el invernadero, se les aplicó un AnDeVa factorial para determinar si el tiempo (cuantificado en semanas) y el tratamiento de luz tenían un efecto significativo sobre la altura y el peso seco registrado en las plantas de *K. delagoensis*. Posteriormente, se efectuó una prueba *post hoc* de Tukey para determinar entre cuáles tratamientos de luz existían las diferencias detectadas. Para calcular la tasa promedio de crecimiento de las plántulas, se hicieron dos regresiones lineales (sin hacer distinción entre tratamientos) tomando en un caso como variable dependiente a la altura y, en otro, al peso seco y se consideró al tiempo como variable independiente para ambas regresiones. Después se hicieron las mismas regresiones para cada tratamiento por separado y se hizo un análisis de covarianza para probar si las pendientes y los interceptos (ordenadas al origen) diferían significativamente entre sí (Zar, 1984). Por último, se hizo una prueba *post hoc* de Tukey para determinar entre cuáles tratamientos

existían las diferencias detectadas. Todos los análisis estadísticos se realizaron en R (R Development Core Team, 2008) y Statistica ver 7.0 (StatSoft, Inc. 2004).

5.2 Experimento en campo

Se calculó la probabilidad de supervivencia anual de tallos, hojas y plántulas en condiciones naturales como el número final de sobrevivientes entre el número inicial. En el caso de las plántulas se calculó primero la altura promedio de cada maceta por mes. Después se calculó la diferencia mensual entre estos promedios, y posteriormente, la tasa de crecimiento, como el promedio de estas diferencias mensuales.

5.3. Demografía en campo

5.3.1 Comparación de la estructura poblacional entre 2009 y 2010

Se compararon las estructuras poblacionales de las siete parcelas entre febrero de 2009 y abril de 2010, y entre agosto de 2009 y 2010. Esta comparación tuvo el objetivo de ver si existían diferencias entre los dos años de estudio que se reflejaran en cambios de estructura en la población de *K. delagoensis*. Se aplicó la regla de Sturges $k = 1 + \log_2 n$ (Sturges, 1926) para definir el número de categorías y se utilizó como n el número de individuos registrados en agosto del 2009, ya que fue el mes donde se presentó el menor número de individuos ($n = 1488$). Después se tomó el intervalo de alturas desde el individuo más pequeño, hasta el más grande (0.2 y 131 cm respectivamente) y se dividió en 12 categorías (intervalo de categoría = 10.92 cm). Los individuos presentes en cada mes se acomodaron dentro de las categorías, y se calculó la χ^2 entre frecuencias observadas y esperadas para febrero 2009 - abril 2010, y agosto 2009 - agosto 2010. A continuación, se hizo una prueba de residuos estandarizados para identificar en cuáles categorías se encontraban las diferencias detectadas (Everitt, 1986).

5.3.2 Tabla de vida y simulaciones

Debido a que los datos obtenidos en campo en abril de 2011 fueron muy pocos (quedaron vivos sólo 9 individuos etiquetados), se decidió analizar los datos con una tabla de vida, en lugar de una matriz de Lefkovitch, como se había planeado originalmente. Como la cohorte inicial estaba conformada por individuos de muchas tallas distintas y no conocemos cuál es la relación directa entre edad y altura, se decidió definir su edad con base en otras observaciones. Esta cohorte presentaba producción de seudobulbilos desde el primer mes de registro, por lo que la edad inicial correspondería a una edad a la que los individuos han crecido lo suficiente para producir nuevos seudobulbilos. En el experimento en condiciones naturales ningún individuo produjo seudobulbilos tras 12 meses de vida, por lo que tiene sentido suponer que la edad inicial de la cohorte podía estar entre uno y dos años, ya que la planta generalmente se reporta como bianual. Entre estas posibilidades ya teníamos el dato de la supervivencia de los seudobulbilos tras un año de vida (experimento en condiciones naturales), por lo que se tomó un año como la edad inicial. Por último, se observó que esta suposición no modificaba de manera importante la tasa de crecimiento poblacional obtenida (ver resultados: simulación en cambios en la edad inicial). Se multiplicaron las fecundidades (m_x = producción de seudobulbilos) por la probabilidad de supervivencia de los seudobulbilos del experimento en condiciones naturales (0.03). Esto con el propósito de que la m_x reflejara el número de seudobulbilos que sobrevivieron después de un año, que es la edad considerada como inicial en esta tabla. De aquí en adelante m_x se refiere a las m_x multiplicadas por 0.03. A continuación se calcularon varios parámetros poblacionales siguiendo el método presentado en Gotelli (2008). La tasa neta reproductiva (R_0) se calculó como la sumatoria de la multiplicación de cada l_x (proporción de individuos en la categoría x en relación al número de individuos presentes en la primera categoría) por m_x (promedio de seudobulbilos que produce cada individuo en la categoría x). Se calculó el tiempo generacional (G), o sea el tiempo que tarda un

seudobulbilo en producir nuevos pseudobulbilos, como la sumatoria de l_x por m_x por la categoría correspondiente (x) dividido entre R_0 . Se calculó la tasa instantánea de crecimiento (r) como el logaritmo natural de R_0 dividido entre G .

$$R_0 = \sum l_x m_x \qquad G = (\sum l_x m_x x) / R_0 \qquad r \simeq \ln(R_0) / G$$

La tasa instantánea de crecimiento (r) se corrigió mediante iteraciones, satisfaciendo la ecuación de Euler, para que $\sum e^{-rx} l_x m_x = 1$. Se calculó la tasa finita de crecimiento (λ) como $\lambda = e^r$. Se realizaron simulaciones con la tabla de vida alterando únicamente los valores de supervivencia de los pseudobulbilos, y después únicamente los valores de la edad inicial. Estas simulaciones tenían el objetivo de observar posibles panoramas si se alteraba la supervivencia de los pseudobulbilos y para ver qué tanto afectaba nuestra suposición sobre la edad inicial.

5.3.3 Matriz de Leslie

Con los datos de la tabla de vida se construyó una matriz de Leslie con el objetivo de hacer un análisis de sensibilidad y elasticidad. Se siguió el método presentado en Gotelli (2008), donde P_i equivale al valor de transición de la categorías $i-1$ a i , y se calcula como l_i (número de individuos en la categoría i) entre el número de individuos presentes en la categoría inmediata anterior (l_{i-1}). F_i equivale a la fecundidad de la categoría i , y se calcula como m_i (promedio de pseudobulbilos que produce cada individuo en la categoría i) multiplicado por P_i . Las m_i utilizadas fueron las mismas que se utilizaron en la tabla de vida (m_x), o sea, el número de pseudobulbilos producidos cada mes, multiplicados por 0.03 (la supervivencia de los pseudobulbilos en campo).

$$P_i = l_i / l_{i-1} \qquad F_i = m_i P_i$$

Se utilizó Poptools para Excel (Hood, 2010) para construir la matriz de Leslie correspondiente, tomando los datos como registrados antes de la época reproductiva. Después se hizo un análisis de elasticidades para conocer los procesos más importantes en el crecimiento de la población. Por último

se calculó el intervalo de confianza del 95% para λ , siguiendo el método sugerido por Alvarez-Buylla y Slatkin (1993).

5.3.4 Establecimiento fuera de las parcelas

Debido a que no se registraron individuos bien establecidos fuera de las parcelas (prácticamente todos eran pseudobulbilos), sólo se hizo una breve descripción de lo observado.

5.3.5 Ciclo de vida

Se construyó una matriz de Lefkovich con los datos de abril de 2010 hasta febrero de 2011 con el propósito de poder mostrar un ciclo de vida con ciertos valores de fecundidad y probabilidades de transición. Se construyó así porque hasta febrero todavía había 42 individuos marcados vivos, entonces se tenían datos suficientes para que casi todas las transiciones tuvieran una probabilidad asignada. Este diagrama no pretende ser una forma más de analizar a la población y sólo tuvo el objetivo de mostrar las distintas transiciones y procesos que sufrieron los individuos marcados. Las categorías de altura usadas para describir el ciclo de vida fueron: 1. pseudobulbilos (0.1 - 1.1 cm), 2. plántulas (1.2 - 2.9 cm), 3. juveniles (3 - 16.6 cm), 4. adultos 1 (16.6 - 30.2 cm.), 5. adultos 2 (30.2 - 43.7 cm), 6. adultos sexuales (> 43.7 cm). La primera categoría va de 0.1 hasta 1.1 cm de altura, ya que hasta esta altura los individuos no suelen tener un firme anclaje al sustrato y existe una alta mortalidad. La segunda categoría se basó en la altura mínima en la cual se registró producción de pseudobulbilos (3 cm). Las siguientes tres categorías únicamente se crearon en función de dividir en tres el intervalo de alturas entre 43.7 y 3 cm. Por último los 43.7 cm fue la altura mínima en la que se registró presencia de flores o primordios florales. Las transiciones de la categoría de 1 a 2 y 1 a 3 se asignaron a partir de los datos del experimento en campo hasta febrero de 2011. En la matriz no había probabilidades de transición de

4 a 5 y 5 a 6, por lo que para hacer a la matriz continua, se les asignó a estas transiciones un valor fijo de 0.0001.

6. Resultados

6.1 Experimento en invernadero

6.1.1 Variable Altura

El factor tiempo (cuantificado en semanas) tuvo un efecto significativo sobre la altura de las plántulas, al igual que el factor tratamiento de luz. La interacción de los factores tiempo y tratamiento no tuvo un efecto significativo sobre la altura (Tabla 6.1.1.1).

Tabla 6.1.1.1. Resultados de un AnDeVa de los factores tiempo, tratamiento de luz e interacción entre ellos, sobre la altura registrada de plántulas provenientes de pseudobulbilos del experimento en invernadero. $n = 180$.

Variable sobre la que fue evaluada el efecto	Factor	<i>F</i>	<i>p</i>
Altura	Tiempo (semanas)	9.87*	< 0.01
	Tratamiento de luz	39.09''	< 0.01
	Tratamiento de luz * tiempo	1.34°	0.16

*evaluada con una $F_{(7,128)}$.

°evaluada con una $F_{(21,128)}$.

''evaluada con una $F_{(3,128)}$.

Para la variable altura, se encontró que existía una diferencia significativa entre el tratamiento de 90% de extinción de luz y todos los demás tratamientos ($p < 0.01$ en todos los casos), y entre el tratamiento de 70% de extinción de luz y el tratamiento sin malla ($p < 0.01$) (Fig.6.1.1.1). Estos resultados quieren decir que bajo mayor sombra, mayor crecimiento en la altura de las plántulas, y que en todos los tratamientos se observa un aumento en la altura conforme transcurre el tiempo.

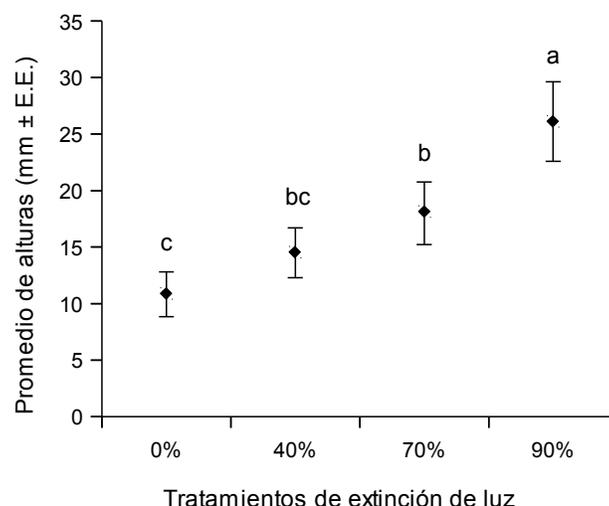


Figura 6.1.1.1. Comparación de las medias de altura (mm \pm E.E.) de plántulas provenientes de pseudobulbilos entre los distintos tratamientos de luz (sin malla (0%), con malla de 40%, 70% y 90% de extinción de luz). Las distintas letras indican diferencias significativas según la prueba de Tukey. n por tratamiento = 45.

El modelo obtenido para la regresión de crecimiento (altura *vs* tiempo) fue : altura (mm) = $10.04 + 1.62 * \text{semana}$, con una $R^2 = 0.15$, $F_{(1,158)} = 27.35$, $p < 0.01$. Los modelos de regresión lineal distinguiendo entre tratamientos fueron los siguientes (Tabla 6.1.1.2 y Figura 6.1.1.2):

Tabla 6.1.1.2. Modelos de regresión lineal del crecimiento (mm) de plántulas provenientes de pseudobulbilos para los cuatro tratamientos de luz (sin malla, con malla de 40%, 70%, y 90% de extinción de luz) en invernadero. n por tratamiento = 45.

Tratamiento	Ecuación: altura (mm)=	R^2	$F_{(1,38)}$	p
Sin malla	$5.95 + 1.08 * \text{semana}$	0.42	27.37	< 0.01
40%	$9.43 + 1.12 * \text{semana}$	0.29	15.32	< 0.01
70%	$9.48 + 1.87 * \text{semana}$	0.31	17.57	< 0.01
90%	$15.31 + 2.40 * \text{semana}$	0.20	9.63	< 0.01

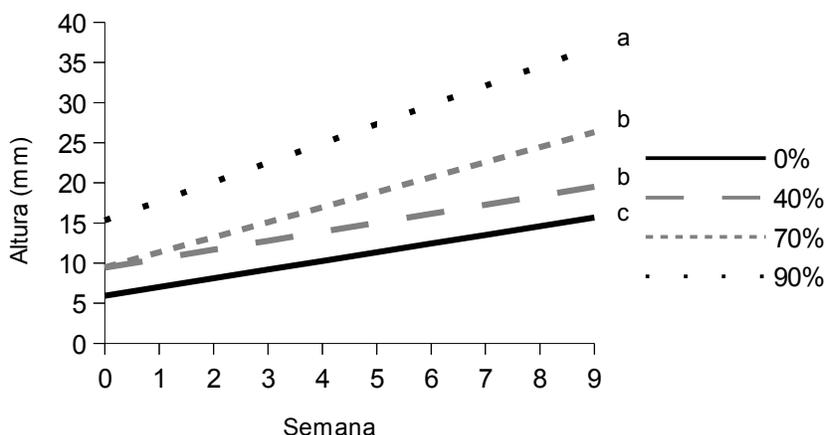


Figura 6.1.1.2. Modelos de regresión lineal del crecimiento (mm) de plántulas provenientes de pseudobulbilos bajo cuatro condiciones de luz: sin malla (0%), con malla de extinción de luz del 40%, 70% y 90%, mostrando con letras los grupos homogéneos según las comparaciones entre interceptos. n por tratamiento = 45.

Las pendientes de cada tratamiento para crecimiento en altura vs tiempo no son significativamente diferentes entre sí ($F_{(3,152)} = 1.74, p < 0.01$), teniendo todas una pendiente común igual a 1.62 mm por semana. En cambio, sí existen diferencias significativas entre los interceptos (ordenadas al origen) ($F_{(3,155)} = 34.69, p < 0.01$). Los únicos interceptos que no difieren significativamente entre sí son los del tratamiento con malla de extinción de luz del 40% y del 70% (Tabla 6.1.1.3). Tras estas pruebas nos quedan únicamente tres rectas distintas: altura (mm) = 5.95 + 1.62 * semana, 9.46 + 1.62 * semana y 15.31 + 1.62 * semana.

Tabla 6.1.1.3. Resultado de las comparaciones múltiples entre los interceptos de las regresiones lineales de altura de plántulas provenientes de pseudobulbilos en el experimento en invernadero. n por tratamiento = 45.

Comparación entre tratamientos (malla de extinción de luz)	$q_{(155, 4)}$	p
0% vs 40%	5.27	< 0.01
0% vs 70%	7.33	< 0.01
0% vs 90%	10.54	< 0.01
40% vs 70%	3.35	> 0.05
40% vs 90%	7.81	< 0.01
70% vs 90%	5.02	< 0.01

6.1.2 Variable Peso seco

El factor tiempo (cuantificado en semanas) tuvo un efecto significativo sobre el peso seco de las plántulas, al igual que el factor tratamiento de luz. La interacción de los factores tiempo y tratamiento de luz no tuvo un efecto significativo sobre el peso seco (Tabla 6.1.2.1).

Tabla 6.1.2.1. Resultados de un AnDeVa de los factores tiempo, tratamiento de luz e interacción de ellos, sobre el peso seco registrado de plántulas provenientes de pseudobulbilos del experimento en invernadero. $n = 180$.

Variable sobre la que fue evaluada el efecto	Factor	F	p
Peso seco	Tiempo (semanas)	23.93*	< 0.01
	Tratamiento de luz	14.01''	< 0.01
	Tratamiento de luz * tiempo	1.25°	0.21

*evaluada con una $F_{(7,128)}$.

°evaluada con una $F_{(21,128)}$.

''evaluada con una $F_{(3,128)}$.

Para la variable peso seco se encontraron diferencias significativas entre el tratamiento 90% de extinción de luz y los tratamientos de 40% de extinción de luz y sin malla ($p < 0.01$) y entre el tratamiento de 70% y los tratamiento de 40% de extinción de luz y sin malla ($p < 0.01$)(Fig.6.1.2.1).

Esto quiere decir que bajo mayor sombra, menor acumulación de peso seco de las plántulas, y que en todos los tratamientos se observa un aumento en peso seco conforme transcurre el tiempo.

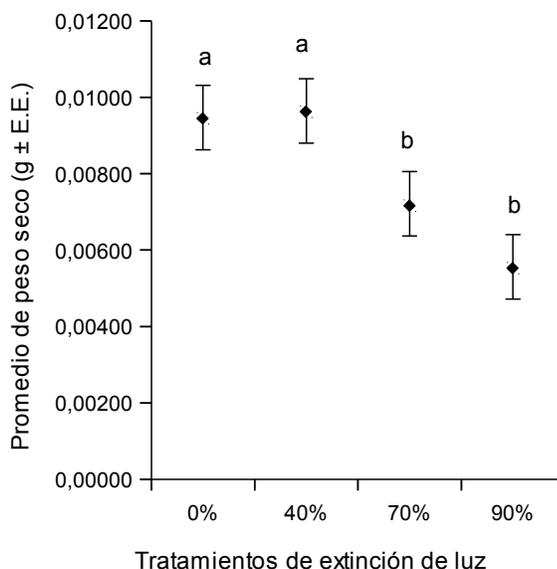


Figura 6.1.2.1. Comparación de las medias de peso seco (g ± E.E.) de plántulas provenientes de pseudobulbilos entre los distintos tratamientos de luz (sin malla(0%), con malla de 40%, 70% y 90% de extinción de luz). Las distintas letras indican diferencias significativas según la prueba de Tukey. n por tratamiento = 45.

El modelo resultante de la regresión fue: $\text{Peso seco (g)} = 0.0014 + 0.0014 * \text{semana}$, con una $R^2 = 0.44$, $F_{(1,158)} = 125.88$, $p < 0.01$. Los modelos de regresión lineal distinguiendo entre tratamientos se muestran en la Tabla 6.1.2.2 y Figura 6.1.2.2.

Tabla 6.1.2.2. Modelos de regresión lineal del crecimiento (g) de plántulas provenientes de pseudobulbilos para los cuatro tratamientos de luz (sin malla, con malla de 40%, 70%, y 90% de extinción de luz) en invernadero. n por tratamiento = 45.

Tratamiento	Ecuación: peso seco (g) =	R^2	$F_{(1,38)}$	p
sin malla	$0.0020 + 0.0016 * \text{semana}$	0.49	36.70	< 0.01
40%	$0.0014 + 0.0018 * \text{semana}$	0.56	49.73	< 0.01
70%	$0.0008 + 0.0014 * \text{semana}$	0.51	39.60	< 0.01
90%	$0.0014 + 0.0009 * \text{semana}$	0.54	45.74	< 0.01

En el caso de las regresiones lineales para el factor peso seco, ningún intercepto resultó significativamente distinto de cero (sin malla: $t_{(38)} = 1.47$, $p = 0.15$, malla 40%: $t_{(38)} = 1.08$, $p = 0.29$, malla 70%: $t_{(38)} = 0.67$, $p = 0.50$, malla 90%: $t_{(38)} = 2.01$, $p = 0.52$).

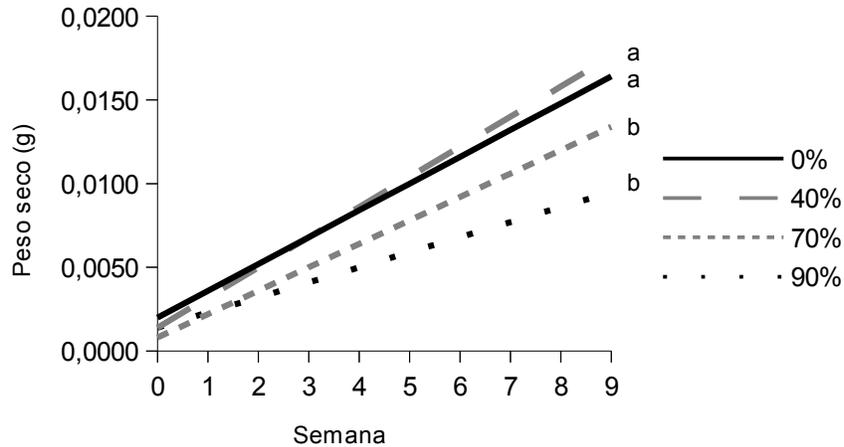


Figura 6.1.2.2. Modelos de regresión lineal de la acumulación de peso seco (g) de plántulas provenientes de pseudobulbilos bajo cuatro condiciones de luz: sin malla (0%), con malla de extinción de luz del 40%, 70% y 90%, mostrando con letras los grupos homogéneos según las comparaciones entre pendientes. n por tratamiento = 45

Las pendientes de cada tratamiento para acumulación de peso seco vs tiempo son significativamente diferentes entre sí ($F_{(3,152)} = 2.88, p = 0.038$), aunque la única diferencia significativa se encuentra entre la pendiente del tratamiento de 40% de extinción de luz y la de 90% (Tabla 6.1.2.3).

Tabla 6.1.2.3. Resultado de las comparaciones múltiples entre las pendientes de las regresiones lineales de peso seco de plántulas provenientes de pseudobulbilos en el experimento en invernadero. n por tratamiento = 45.

Comparación entre tratamientos (malla de extinción de luz)	$q_{(152, 4)}$	p
0% vs 40%	0.66	> 0.05
0% vs 70%	0.89	> 0.05
0% vs 90%	3.37	> 0.05
40% vs 70%	1.64	> 0.05
40% vs 90%	4.35	< 0.025
70% vs 90%	2.68	> 0.05

6.2 Experimento en campo

Las hojas y tallos puestas en las macetas no enraizaron y murieron todos tras cuatro meses de haber iniciado el experimento. Sin embargo, tras un mes de haber sido montado el experimento, estas estructuras comenzaron a producir pseudobulbilos, los cuales se establecieron y crecieron de manera similar a los pseudobulbilos sembrados. La tasa de crecimiento de las plántulas sembradas fue de 2.62 mm por mes. Este crecimiento no se da de manera constante sino que de abril a agosto se da un crecimiento muy rápido, tras lo cual se da un crecimiento muy lento, hasta el siguiente año (Figura 6.2).

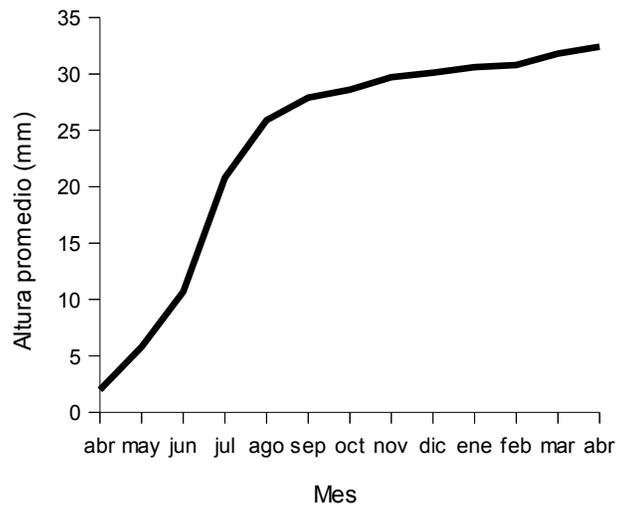


Figura 6.2. Promedio mensual de las alturas de las plántulas provenientes de los pseudobulbilos sobrevivientes del experimento en campo (abril 2010 a abril 2011). $n = 19$.

La probabilidad de supervivencia anual de los pseudobulbilos en condiciones naturales fue de 0.03, ya que de los 190 pseudobulbilos iniciales, solo sobrevivieron 5 al término de los doce meses.

6.3 Demografía en campo

6.3.1 Comparación de la estructura poblacional entre 2009 y 2010

Se encontraron diferencias significativas entre las estructuras de tamaños de febrero de 2009 y la de abril de 2010 ($\chi^2_{(11)} = 67.67, p < 0.01$), y entre agosto de 2009 y agosto de 2010 ($\chi^2_{(11)} = 52.35, p < 0.01$).

Las categorías que presentaron diferencias significativas en el número de individuos, entre los períodos comparados se muestran en la Tabla 6.3.1:

Tabla 6.3.1. Diferencias significativas (*) entre categorías de tamaños observados contra esperados entre **A)** febrero 2009 ($n = 2484$) y abril 2010 ($n = 1488$), y **B)** agosto 2009 ($n = 2108$) y agosto 2010 ($n = 2016$).

A)				
Categorías (cm)	Z febrero 2009	p	Z abril 2010	p
10.92 < x ≤ 21.84	2.65*	< 0.01	-2.87	< 0.01
76.44 < x ≤ 87.36	2.56*	0.01	-2.78*	< 0.01
87.36 < x ≤ 98.28	2.57*	0.01	-2.79	< 0.01
B)				
Categorías (cm)	Z agosto 2009	p	Z agosto 2010	p
10.92 < x ≤ 21.84	2.16*	< 0.05	-1.85	0.06
21.84 < x ≤ 32.76	2.23*	< 0.05	-1.92	0.06
76.44 < x ≤ 87.36	2.14*	< 0.05	-1.84	0.07
87.36 < x ≤ 98.28	2.34*	< 0.05	-2.01	0.04

6.3.2 Tabla de vida

La tabla de vida arroja los siguientes valores: $R_0 = 0.86$, $r = -0.01$ ($\lambda = 0.99$), $G = 14.09$ meses. La R_0 indica que por cada individuo marcado, a la siguiente generación va a haber 0.86 individuos de la primera categoría (12 meses). En el caso de la población estudiada, como las generaciones se sobrelapan resulta más cercano a la realidad el utilizar la r como el parámetro que describe mejor a la población, ya que ésta es una tasa instantánea de crecimiento. Si interpretamos la r de manera estricta

nos indicaría que la población decrece en 1% anual, si las condiciones permanecen constantes, aunque $r = -0.01$ es prácticamente 0, por lo que sería más correcto decir que la población está en equilibrio.

6.3.2.1 Simulaciones en la tabla de vida alterando supervivencia de seudobulbilos

Los resultados de las simulaciones muestran que la modificación de la supervivencia de los seudobulbilos tiene un efecto importante sobre la r de la población (Figura 6.3.2.1). El valor más pequeño que se tomó para la supervivencia de los seudobulbilos fue de 0.01, con él se obtuvo una $r = -0.088$ ($\lambda = 0.92$), mientras que el valor más alto para la supervivencia de los seudobulbilos fue de 0.25, un valor mucho más alto que el observado en el campo, y con el cual se obtuvo una $r = 0.142$ ($\lambda = 1.15$).

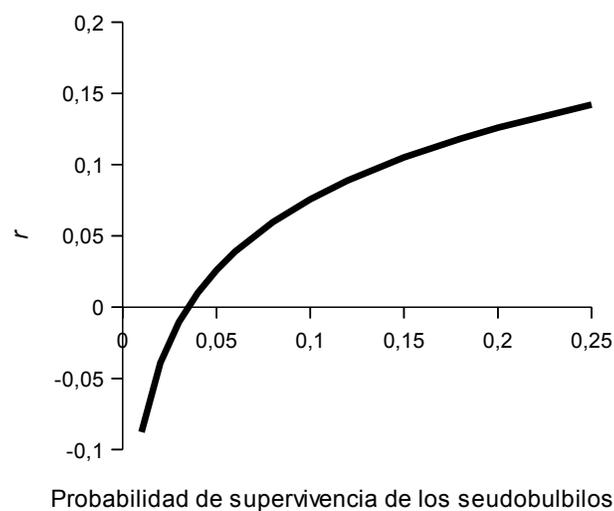


Figura 6.3.2.1. Valores de r al simular cambios en la probabilidad de supervivencia de los seudobulbilos.

6.3.2.2 Simulaciones en la tabla de vida alterando la edad inicial

Los resultados de las simulaciones muestran que el valor de r es afectado muy poco por la alteración de la edad inicial. El valor más pequeño tomado para la edad inicial fue de 2 meses, con lo que se obtuvo

una $r = -0.036$ ($\lambda = 0.964$), mientras que con una edad inicial de 22 meses, se obtenía una $r = -0.006$ ($\lambda = 0.994$) (Figura 6.3.2.2). Esto nos muestra que la variación en la edad inicial utilizada en la tabla de vida tiene un efecto mínimo sobre la tasa de crecimiento poblacional. En las simulaciones se utilizó como mínimo una edad de dos meses, ya que debe pasar un tiempo después de que el seudobulbilo se separa de la planta madre, crece y empieza a producir otros seudobulbilos. Como valor máximo se empleó 22 meses de edad, ya que corresponde a dos meses antes de la edad máxima a la que generalmente un individuo de *K. delagoensis* vive (Hannan-Jones y Playford, 2002). Si esta población empieza a reproducirse a una edad más temprana, sería de esperarse que la población creciera más rápido, ya que existe menos tiempo entre generaciones. En este caso se observa lo contrario, la población decrece, entonces aunque los individuos se reproduzcan antes, la siguiente generación tiene menos individuos que la generación anterior. Esto indica que mientras la población tenga una edad inicial más pequeña, la tasa de crecimiento poblacional anual es más pequeña.

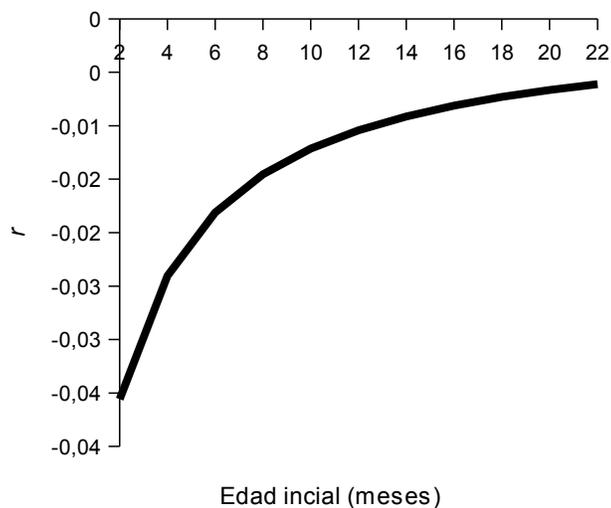


Figura 6.3.2.2. Valores de r al simular cambios en la edad inicial.

6.3.3 Matriz de Leslie

Tras analizar la matriz de Leslie (Tabla 6.3.3.1), se obtuvo una $\lambda = 0.86$, lo cual nos indicaría que la población potencialmente decrecerá 14% anual, si permanecen las condiciones constantes (Tabla 6.3.3.1). El análisis de elasticidades (Tabla 6.3.3.2) muestra que en los procesos de transición de 12 a 13 meses, 13 a 14, y 14 a 15 se encuentran las mayores aportaciones al crecimiento de la población, con sus respectivos valores: $e = 0.27, 0.2, 0.12$. Los procesos que afectan más al incremento de la población son el crecimiento ($e = 0.66$), seguido de la fecundidad ($e = 0.27$), y por último, la permanencia ($e = 0.06$).

Tabla 6.3.3.1 Matriz de Leslie de los individuos marcados de *Kalanchoe delagoensis* en condiciones naturales de abril de 2010 a abril de 2011. La edad inicial corresponde a un año de edad (12 meses), de acuerdo a la suposición con la que se construyó la matriz. Cada categoría corresponde a un mes, la primera categoría se refiere a abril (12) y la última a marzo (23).

	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
12	0.16	0.2	0.17	0.19	0.05	0.05	0	0	0	0	0	0
13	0.87	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	0	0.97	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	0	0	0.82	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	0	0	0	0.93	0	0	0	0	0	0	0	0
17	0	0	0	0	0.87	0	0	0	0	0	0	0
18	0	0	0	0	0	0.68	0	0	0	0	0	0
19	0	0	0	0	0	0	0.8	0	0	0	0	0
20	0	0	0	0	0	0	0	0.59	0	0	0	0
21	0	0	0	0	0	0	0	0	0.65	0	0	0
22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.78	0	0
23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.28	0

Tabla 6.3.3.2 Matriz de elasticidades de los individuos marcados de *Kalanchoe delagoensis* en condiciones naturales de abril de 2010 a abril de 2011. La edad inicial corresponde a un año de edad (12 meses), de acuerdo a la suposición con la que se construyó la matriz. Cada categoría corresponde a un mes, la primera categoría se refiere a abril (12) y la última a marzo (23).

	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
12	0.06	0.08	0.08	0.08	0.02	0.02	0	0	0	0	0	0
13	0.27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	0	0	0.12	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	0	0	0	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0
17	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0
18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

El intervalo de confianza del 95% calculado para la λ fue de 0.86 ± 0.37 , por lo que la λ determinada en la tabla de vida no difiere significativamente de la obtenida con la matriz de Leslie. Este intervalo de confianza incluye valores de λ por encima de 1 y valores por debajo de éste, por lo que podríamos considerar que la λ de la población es igual a 1.

6.3.4 Establecimiento fuera de las parcelas

Los datos del establecimiento de individuos de *K. delagoensis* fuera de las parcelas de 1 x 1 m indican que la colonización en zonas aledañas a los parches de *K. delagoensis* es muy bajo. Al término del año, al igual que dentro de las parcelas, no quedó prácticamente ningún individuo fuera de ellas. La mayoría de los individuos encontrados fuera de las parcelas eran seudobulbilos producidos por individuos dentro de las parcelas, o de seudobulbilos que eran arrastrados con las lluvias, pero nunca se observaron individuos bien establecidos. El mayor número de seudobulbilos encontrados fuera de ellas

fue de 136 en septiembre de 2010, y el menor, de nueve en abril de 2011. Entre octubre y noviembre de 2010 el número de pseudobulbilos encontrados fuera de las parcelas disminuyó de 103 a 20.

6.3.5 Ciclo de vida

El diagrama de ciclo de vida resultante y su matriz correspondiente se muestran en la Tabla 6.3.5 y en la Figura 6.3.5. Esta matriz nos arroja una $\lambda = 1.65$, mientras que la elasticidad más alta la encontramos en F_{13} ($e = 0.46$), seguido de G_{31} ($e = 0.44$), y G_{21} ($e = 0.03$). Al observar las elasticidades por procesos, las más altas se encuentran en el crecimiento ($e = 0.50$), seguido de la fecundidad ($e = 0.48$). Esta matriz tiene varias imprecisiones, como ya se mencionó en la sección 5.3.5, por lo que no se puede considerar tan confiable.

Tabla 6.3.5. Matriz de las transiciones observadas de los individuos marcados de *Kalanchoe delagoensis* en condiciones naturales de abril de 2010 a febrero de 2011. Las categorías de altura utilizadas fueron: 1. pseudobulbilos (0.1 - 1.1 cm), 2. plántulas (1.2 - 2.9 cm), 3. juveniles (3 - 16.6 cm), 4. adultos 1 (16.6 - 30.2 cm.), 5. adultos 2 (30.2 - 43.7 cm), 6. adultos sexuales (> 43.7 cm).

	1	2	3	4	5	6
1	0	0.4204	10.9188	45.2338	72.0625	83.8519
2	0.2400	0.0113	0.0184	0	0	0
3	0.2200	0.0568	0.0701	0.0130	0.0625	0
4	0	0	0.0037	0.3896	0.0625	0
5	0	0	0	0.0001	0.0	0.0370
6	0	0	0	0	0.0001	0.0370

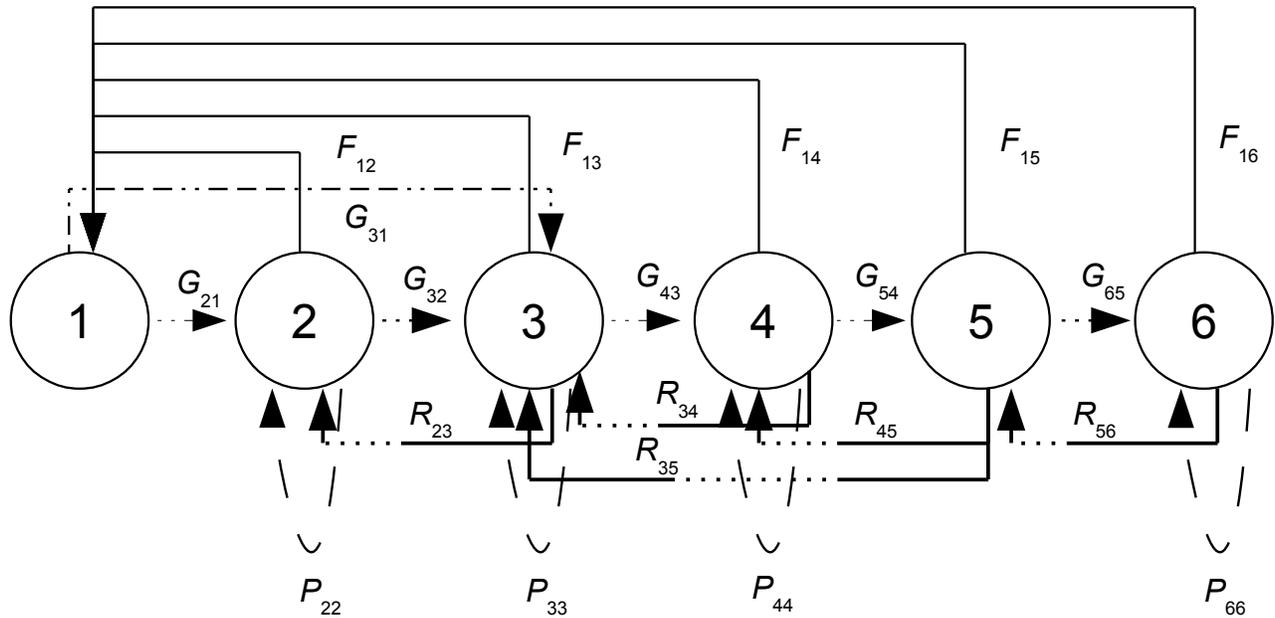


Figura 6.3.5. Esquema del ciclo de vida de *Kalanchoe delagoensis*. Transiciones basadas en una matriz construida con los datos de abril de 2010 a febrero de 2011. Las categorías de altura utilizadas fueron: 1. pseudobulbilos (0.1 - 1.1 cm), 2. plántulas (1.2 - 2.9 cm), 3. juveniles (3 - 16.6 cm), 4. adultos 1 (16.6 - 30.2 cm.), 5. adultos 2 (30.2 - 43.7 cm), 6. adultos sexuales (> 43.7 cm). La línea sólida representa las fecundidades (F = producción de pseudobulbilos), la línea punteada larga, permanencia (P), la línea punteada corta, crecimiento (G), y por último la línea sólida con puntos en medio, regresiones (R).

7. Discusión y conclusión

7.1 Mecanismos de propagación

En condiciones naturales no se observaron semillas en los frutos de *K. delagoensis* durante 2009 (Guerra, 2011), ni se observó producción de frutos en los individuos de la misma especie en Cadereyta, Querétaro durante el periodo de abril 2010 - abril 2011. El único mecanismo de propagación vegetativa exitoso fueron los pseudobulbilos, ya que las otras estructuras estudiadas (hojas y secciones de tallos) no enraizaron ni sobrevivieron, sino que solo produjeron más pseudobulbilos. Esto indica que durante el año de estudio el único mecanismo de reclutamiento fueron los pseudobulbilos. Encontramos que los pseudobulbilos se producen durante casi todo el año, a excepción de los meses fríos, lo cual asegura un banco de plántulas que permite la colonización debajo o cerca de la planta madre. Debido a la alta

mortalidad observada en condiciones naturales no se conoce en qué mes se reanuda la producción de seudobulbilos, aunque suponemos que debería ser entre febrero y marzo. A pesar de que no se descarta la posibilidad de producción de semillas en años futuros, esperaríamos que las plantas provenientes de semillas tuvieran una probabilidad de supervivencia y tasa de crecimiento mucho más baja que los provenientes de seudobulbilos, como se ha observado en *K. diagremontana* (10% probabilidad de supervivencia para los individuos provenientes de semilla, 75 - 100% para los provenientes de seudobulbilos; Herrera y Nassar, 2009).

7.2 Fase de invasión

K. delagoensis se encuentra en varios estados del país, y en la localidad de Cadereyta se encuentra en varios puntos (E. Sánchez, comunicación personal). Esto nos hace pensar que de acuerdo a la definición adoptada de especie invasora (Richardson *et al.*, 2000), *K. delagoensis* es una especie invasora en Cadereyta, ya que ha traspasado las barreras ambientales locales y se ha expandido a áreas fuera de donde fue introducida originalmente. El intervalo de confianza del 95% calculado para λ va de $\lambda = 0.49$ hasta $\lambda = 1.23$. Esto nos sugiere que los valores de λ obtenidos para la tabla de vida ($\lambda = 0.99$) y la matriz de Leslie ($\lambda = 0.86$) son iguales y realmente la población se encuentra en equilibrio ($\lambda \sim 1$). Decidimos no utilizar la λ de la matriz de Lefkovitch ($\lambda = 1.65$) como parámetro que describe a la demografía de la población por presentar las imprecisiones descritas en la sección 5.3.5. Esta $\lambda \sim 1$ nos indica que la población estudiada se encuentra en una fase de retraso o "*lag time*", durante el cual la población se mantiene estable. Generalmente después de este "*lag time*" se da la explosión demográfica típica de una invasión (Hobbs y Humphries, 1995; Binggeli, 2001; Groves, 2006). La tasa de crecimiento poblacional ($\lambda \sim 1$) no se parece al promedio encontrado por Ramula *et al.* (2008) para las especies analizadas en rangos no nativos ($\lambda = 1.45$). La tasa de expansión en área de la población de *K. delagoensis* estudiada fue prácticamente de 0, por lo que tampoco parece comportarse como otras

invasoras de hábito similar en ambientes secos (*Opuntia stricta*: tasa de expansión lineal = 370 m * año⁻¹ y tasa de expansión a larga distancia = 2963 a 13.2 km² * año⁻¹ (Foxcroft *et al.*, 2004)). Debido a que la mayoría de los estudios demográficos de especies invasoras se realizan durante la fase de crecimiento exponencial (Crooks, 2005), es de esperarse que una población en una fase de retraso, como la de *K. delagoensis*, presente parámetros de crecimiento poblacional mucho más bajos.

Los "lag times" varían mucho dependiendo del hábito de crecimiento de la especie y de las condiciones ambientales de la comunidad hospedera (Binggeli, 2001). Se han planteado muchas causas para los "lag times", que incluyen la falta de adaptación o aclimatación de la planta a las nuevas condiciones ambientales, la presencia de un efecto Allee en la población, la necesidad de una interacción con otro organismo, entre otras (Crooks, 2005; Groves, 2006). Si la población analizada en este estudio no se encuentra adaptada a las condiciones de Cadereyta y se comporta de manera similar al período estudiado entre 2010 y 2011 (sin producción de semillas), se esperaría que a corto plazo no hubiera un mecanismo para desarrollar un fenotipo exitoso en la comunidad. Se ha reportado un efecto Allee en poblaciones de *Kalanchoe diargremontana* (Herrera *et al.*, 2011), por lo que esperábamos observar lo mismo en la población de *K. delagoensis* en Cadereyta. Este efecto Allee significa que la población tiene un mejor desempeño a mayores densidades poblacionales, en este caso se debe a la relación de nodricismo entre adultos y pequeños, y al efecto de crear parches monoespecíficos donde se reduce enormemente la competencia con otras especies. El efecto Allee también implica la existencia de un tamaño poblacional mínimo para que la población se mantenga, debajo del cual la población tiende a desaparecer. Nosotros observamos un decremento en el número de individuos en todas las parcelas, sin importar su densidad, por lo que no parece estar en una fase de retraso por causas de densidad poblacional. También existen ciertos factores abióticos y bióticos que favorecen en gran medida a la invasión de una especie en una comunidad hospedera, y provocan el inicio de la fase de crecimiento exponencial. Entre estos agentes encontramos el aumento en la frecuencia e intensidad de

los eventos de disturbio, o presencia de otros seres vivos que favorezcan, transporten o polinicen a la especie introducida (Binggeli, 2001; Crooks, 2005; Groves, 2006; Simberloff, 2011). Si en Cadereyta alguno de estos factores favoreciera a la población de *K. delagoensis*, y lograra aumentar la supervivencia de los seudobulbilos, estaríamos hablando de una población que comenzaría a crecer. En las simulaciones de la matriz de Leslie, al aumentar en un 1% la supervivencia de los seudobulbilos, o sea simulando una supervivencia de 0.04, obtuvimos una $r = 0.010$ ($\lambda = 1.01$), lo cual ya habla de una población que tendría el potencial de crecer anualmente en un 1%.

7.3 Estadios y procesos importantes para el crecimiento poblacional

El crecimiento de la población que estudiamos parece depender mayoritariamente de los estados jóvenes de la población y de las transiciones de éstos a categorías posteriores. En nuestro trabajo, los valores de elasticidad más altos corresponden al crecimiento en primer lugar, y en segundo, a la fecundidad, mientras que la supervivencia fue baja para la mayoría de los individuos. Esto va de acuerdo a lo reportado por Ramula *et al.* (2008) ya que los procesos más importantes para especies con longevidad ≤ 11 años, como es el caso de *K. delagoensis*, son el crecimiento y la fecundidad. Tanto en nuestro estudio como el de Herrera *et al.* (2011) indican que el crecimiento poblacional de *K. delagoensis* y *K. diagremontana* es más sensible a cambios en las supervivencias y crecimiento de los primeros estadios (crecimiento y supervivencia de seudobulbilos).

7.4 Comparación de tasas de crecimiento bajo condiciones naturales y controladas

Al comparar las tasas de crecimiento (mm y g) bajo condiciones controladas observamos que siguen patrones contrarios, las plantas bajo mayor sombra (90% y 70% de extinción de luz) acumularon la mayor altura, pero el menor peso seco, y las plantas bajo menor sombra (0% y 40% de extinción de luz) acumularon el mayor peso seco, y la menor altura. Esto podría estarnos hablando de que bajo

sombra *K. delagoensis* adopta una estrategia de rápido crecimiento y pronta producción de pseudobulbilos, mientras que bajo luz directa adopta una estrategia de acumular biomasa y mantenerse en una talla pequeña. En condiciones naturales significa que en sitios sombreados, *K. delagoensis* adopta una estrategia de rápida colonización en áreas cercanas, mientras que bajo condiciones luminosas opta por mantenerse en tallas pequeñas, y evita la colonización de otras plantas en esos espacios.

El registro del peso seco implica la destrucción del individuo, por lo que no se utilizó esta medida para caracterizar a los individuos marcados en condiciones naturales, y únicamente se pueden hacer comparaciones entre las tasas de crecimiento (mm) bajo condiciones naturales y controladas. Al comparar éstas dos tasas, observamos que la tasa en condiciones naturales es menor a la obtenida en el invernadero (2.54 mm mensuales en campo, 6.48 mm mensuales (\approx 1.62 mm semanales) en invernadero). Lo anterior se atribuye a que en el invernadero se suelen favorecer las condiciones para el crecimiento de las plantas. Sin embargo, cualquiera de las dos tasas es demasiado baja como para explicar que en una bianual o trianual haya individuos de alturas de hasta 131 cm (la altura máxima registrada en nuestro estudio). Esto podría indicarnos que los eventos de invasión no se dan tan rápido, o al menos no antes de obtener individuos de tallas grandes.

7.5 Nodricismo.

Se ha reportado que *K. delagoensis* suele colonizar sitios en donde otra planta (*Acacia* spp., *Casuarina* spp., *Senecio* spp., *Eucalyptus* spp., *Xerophyta* spp.) funciona como nodriza, brindándole las condiciones de sombra necesarias para su crecimiento en etapas jóvenes (Hannan-Jones y Playford, 2002). Witt y Nongogo (2011) también reportan que los individuos de *K. delagoensis* de tallas grandes dan sombra y protección contra eventos destructivos (i.e. incendios) a los pseudobulbilos y plántulas. Nosotros también encontramos que *K. delagoensis* se beneficia de sitios sombreados, ya que la mayor

tasa de crecimiento (mm) se registró bajo el tratamiento de mayor porcentaje de sombra. En condiciones naturales observamos varios parches de *K. delagoensis* ubicados debajo de la sombra de arbustos pertenecientes al género *Acacia* spp., *Prosopis* spp, entre otros. Debido a que muchas plantas de ambientes secos requieren de nodrizas para su establecimiento, *K. delagoensis* podría estar compitiendo con las especies nativas por espacios sombreados, ya sean otras plantas o rocas.

7.6 Indicios de un mal año para la población de *K. delagoensis* en Cadereyta

Las comparaciones entre estructuras poblacionales de 2009 - 2010 y 2010 - 2011, en conjunto con las comparaciones demográficas de otros estudios sobre *K. delagoensis* y *K. diagremontana*, nos llevó a pensar que en el período de estudio (2010 - 2011) la población en Cadereyta no tuvo un buen desempeño. Se observó una diferencia de estructura poblacional entre 2009 y 2010, lo cual indica un comportamiento poblacional distinto entre los años de observación. Las categorías que difirieron significativamente entre los períodos evaluados, siempre presentaron mayor frecuencia de individuos en 2009. La población de 2009 tenía más individuos de tallas grandes (altura entre 76.44 y 98.28 cm) y de tallas entre 10.92 y 21.84 cm que en 2010. Esto significa que de 2009 a 2010 murieron más individuos de tallas grandes que los que crecieron y alcanzaron tallas mayores a 76.44 cm, y sucedió lo mismo para la categoría entre 10.92 y 21.84 cm. Esto lo interpretamos como un peor desempeño de la población de *K. delagoensis* en 2010 que en 2009. Al comparar nuestros datos con los reportados por Herrera *et al.* (2011) y por Witt y Nongogo (2011) notamos que los nuestros son mucho más bajos (Tabla 7.6).

Tabla 7.6. Comparación numérica para atributos de historia de vida entre nuestros datos (*K. delagoensis*), los reportados por Witt y Nongogo (2011) (*K. delagoensis*) y por Herrera *et al.* (2011) (*K. diagremontana*).

Atributo de historia de vida	<i>K. delagoensis</i> (Este trabajo)	<i>K. diagremontana</i> (Herrera <i>et al.</i> , 2011)	<i>K. delagoensis</i> (Este trabajo)	<i>K. delagoensis</i> (Witt y Nongogo, 2011)
Seudobulbilos producidos por adulto por año	130.84	227	52.45*	173.5*
Seudobulbilos producidos por juvenil por año	50.98	56.75	-	-
Supervivencia anual de seudobulbilos	0.03	0.80	-	-
Probabilidad de pasar de seudobulbilo a juvenil	NA"	0.14	-	-
Supervivencia anual de juveniles	0.02	0.99	-	-

seudobulbilos = altura menor a 8 cm.

juveniles = altura entre 8 y 40 cm.

adultos = altura mayor o igual a 40 cm.

*adultos = altura mayor o igual a 58.7 cm.

" no existieron individuos marcados que sufrieran esta transición debido a la alta tasa de mortalidad registrada, aunque sabemos que si ocurre.

En el estudio de Herrera *et al.* (2011) y Witt y Nongogo (2011) la producción anual de seudobulbilos por planta se toma como una medición puntual en el tiempo. En cambio, en nuestro estudio el número de seudobulbilos producidos por planta en un año se tomó como la suma de seudobulbilos encontrados mensualmente sobre la planta. A pesar de esta diferencia metodológica, la producción anual de seudobulbilos que observamos en *K. delagoensis* es menor a la reportada por Witt y Nongogo (2011) y menor a la reportada para *K. diagremontana* (Herrera *et al.*, 2011).

7.7 Precipitación

Ya que en ambientes áridos o semiáridos la dinámica poblacional está relacionada con los patrones de lluvia (Schwinning *et al.*, 2004; Lucas *et al.*, 2008), se revisaron los datos meteorológicos para Cadereyta durante los últimos 5 años para ver si existía alguna anomalía meteorológica con el año en el cual se realizó el estudio. Se ha observado que la supervivencia de los seudobulbilos en condiciones de

alta humedad en invernadero sobrepasa el 90% (Guerra, 2011). Por esto consideramos que la posibilidad de la falta de lluvia pudiera ser una importante causa de lo observado durante el año de nuestro estudio. Al revisar los datos de precipitación desde 2006, se encontró que 2010 y 2011 fueron años secos en comparación con otros años (Anexo 2). La precipitación anual en Cadereyta, Querétaro durante 2010 (363.7 mm) y 2011 (266.2 mm), es una cantidad que se encuentra por debajo de la usual en la localidad (550 mm) y la registrada en las regiones donde *K. delagoensis* es nativa (precipitación anual entre 400 y 1600 mm). Esto podría contribuir a las diferencias de supervivencias entre 2009 - 2010 y 2010 - 2011, así como del marchitamiento anticipado de las flores y la baja supervivencia de individuos de *K. delagoensis* observada en condiciones naturales.

7.8 *K. delagoensis* como especie invasora

K. delagoensis presenta varios atributos relacionados con una alta invasividad, como son: alta capacidad de propagarse vegetativamente, crecer en manchones apretados, presentar flores perfectas y contener compuestos tóxicos y aleloquímicos (Bär *et al.*, 1997; Pérez *et al.*, 2011). Otro factor relacionado con una alta invasividad es que ya se reporta como invasora en otras partes del mundo. En Australia se plantea que el problema principal con la planta es el intoxicamiento y la muerte de ganado provocadas por la ingesta de partes de la planta, especialmente las flores (Naughton y Bourke, 2005; Kirby, 2007; DEDDI, 2010). Los manchones casi monoespecíficos que logra crear *K. delagoensis*, representan una amenaza para la distribución y persistencia de algunas especies nativas (Hannan-Jones y Playford, 2002; Pérez, 2011). En Australia, las poblaciones de *K. delagoensis* logran aumentar (no mencionan si en número o territorio ocupado) en un 20 - 30% (Kirby, 2007), por lo que esta especie puede aumentar sus impactos negativos sobre el ecosistema de manera acelerada. En Australia se reporta la presencia de semillas (Naughton y Bourke, 2005; Kirby, 2007), mientras que en Querétaro no hemos encontrado. La producción de semillas en Cadereyta tendría repercusiones evidentes sobre la

tasa de expansión de esta especie en el país y principalmente sobre la diversidad genética existente en la población.

7.9 Métodos de control

Existe una variedad de tratamientos que se han sugerido para controlar las poblaciones invasoras de *K. delagoensis*, incluyendo medios químicos, físicos y biológicos. Dentro de los químicos se ha planteado como opción el uso del ácido 2,4 - diclorofenoxiacético, el picloram, triclopir, entre otros (Hannan-Jones y Playford, 2002) aunque no se ha investigado posibles efectos sobre otras plantas que no se deseen atacar (Herrera *et al.*, 2011). Los agentes biológicos (*Osphilia tenuipes* Col.:Curculionidae, Witt, 2004; *Alcidodes sedi* Col.:Curculionidae, Witt *et al.*, 2004a; *Eurytoma* sp. Hym.: Eurytomidae, Witt *et al.* 2004b *Rhembastus* sp. Col.: Chrysomelidae, Witt *et al.*, 2006) utilizados para controlar a *K. delagoensis* atacan otras especies de la familia Crassulaceae, por lo que se necesitarían hacer pruebas de especificidad de huésped con especies mexicanas antes de poder introducir alguno de estos al país. Dentro de los agentes físicos está el fuego, el cual mata principalmente a los individuos de tallas pequeñas, y no suele afectar a los individuos que se encuentran en el centro de los parches (Witt y Nongogo, 2011).

7.10 Acciones a futuro

Creemos que *K. delagoensis* debería entrar al listado de malezas de México (CONABIO, 2011) (donde para el género *Kalanchoe* solo se encuentra *K. pinnata*), y ser el tema de más estudios para definir su estado invasivo, áreas de presencia en el país, y estrategias para combatirla. También se deberían de construir mapas de la distribución potencial de *K. delagoensis* para identificar en qué zonas se podría encontrar e invadir en México. *K. delagoensis* tiene el potencial para convertirse a futuro en una invasora agresiva en México. En la localidad estudiada, *K. delagoensis* parece encontrarse en una fase

temprana de invasión (en un "time lag"), sin embargo, en otras partes del país podría estar en una fase de expansión exponencial. La mayoría de las acciones contra alguna planta invasora suelen llevarse a cabo dentro de la fase de crecimiento exponencial, cuando resulta mucho más difícil controlar a la población, por lo que no deberíamos esperar al comienzo de una fase de crecimiento acelerado para tomar acciones contra ella. Los tres puntos que se concluyen en este estudio son:

1. La población de *K. delagoensis* en Cadereyta, Querétaro se encuentra en una fase de retraso o "lag time".
2. Los procesos más importantes para el incremento poblacional de *K. delagoensis* son el crecimiento y la fecundidad, mientras que los estadios más importantes corresponden a los más jóvenes.
3. Los sitios sombreados favorecen el crecimiento de *K. delagoensis*.

Tras nuestro estudio quedan varias preguntas abiertas para futuras investigaciones:

1. ¿Realmente se comporta como bianual o trianual en la localidad estudiada?
2. ¿Cómo se explica que hayamos observado tasas de crecimiento (mm) tan bajas?
3. ¿Cómo se da la invasión a mayor escala temporal y espacial de *K. delagoensis*?
4. ¿Cuál es la relación entre la tasa de crecimiento poblacional de *K. delagoensis* en Cadereyta, Querétaro y las condiciones ambientales?

8. Anexos

Anexo 1. Coordenadas de las siete parcelas utilizadas en el estudio en campo.

Parcela	Coordenadas geográficas
1	20° 41' 10.3" N, 99° 48' 15" O
2	20° 41' 12.7" N, 99° 48' 18.8" O
3	20° 41' 12.6" N, 99° 48' 18.6" O
4	20° 41' 12.4" N, 99° 48' 18.4" O
5	20° 41' 12.2" N, 99° 48' 18.1" O
6	20° 41' 11.6" N, 99° 48' 16.4" O
7	20° 41' 11.7" N, 99° 48' 16.6" O

Anexo 2. Datos anuales para las condiciones ambientales en Cadereyta, Querétaro del 2006 - 2011.

	Max. temp	Min. temp.	Promedio temp.	Max punto rocío	Min. punto rocío	Promedio	Precipitación anual
2006*	27°C	-4°C	15.6	17.3°C	-15.2°C	9.8°C	388.9 mm
2007	30.2°C	0.1°C	15.8°C	17.1°C	-14.7°C	8.2°C	708.4 mm
2008	32.7°C	-1.8°C	15.9°C	17.4°C	-16.6°C	7.4°C	508 mm
2009 ^{..}	31.3°C	-1.1°C	6.4 °C	16.8°C	-73.3°C	-16.4 °C	82.8 mm
2010	32.3°C	-1.9°C	16.3°C	20°C	-73.3	7.9°C	363.7 mm
2011	34.6°C	-5.2°C	17.3°C	17.1°C	-73.3°C	6.9°C	266.2 mm

* Los datos corresponden únicamente a lo registrado de julio a diciembre de 2006.

^{..} El registro omite datos desde abril hasta a agosto del 2009. Debido a que la época de lluvias en Cadereyta es en verano, la precipitación anual registrada es tan baja.

9. Literatura citada

Alvarez-Buylla ER, Slatkin M. 1993. Finding confidence limits on population growth rates: Monte

Carlo test of a simple analytic method. *Oikos* 68: 273 - 282.

Andow DA. 2005. Characterizing Ecological Risks of Introductions and Invasions. En: Mooney R,

Mack RN, McNeely JA, Neville LE, Schei PJ, Waage JK. 2005. *Invasive Alien Species: A New*

Synthesis. Island Press. SCOPE 63. pp. 84 - 103.

- Baker HG. 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecological Systems*. 5: 1 - 24.
- Bär W, Pfeifer P, Dettner K. 1997. Intra- and interspecific allelochemical effects in three Kalanchoe-species (Crassulaceae). *Zeitschrift für Naturforschung Section C Journal of Biosciences* 52: 441 - 449.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL. 2006. *Ecology: From individuals to Ecosystems*. cuarta edición. Blackwell publishing.
- Binggeli, P., 2001. Time-lag between introduction, establishment and rapid spread of introduced environmental weeds. *Proceedings of the III International Weed Science Congress*, MS no 8. International Weed Science Society, Oxford.
- Brown KA, Spector S, Wei W. 2008. Multi-scale analysis of species introductions: combining landscape and demographic models to improve management decisions about non-native species. *Journal of Applied Ecology* 45: 1639 - 1648.
- Buckley YM, Hinz HL, Matthies D, Rees M. 2001. Interactions between density-dependent processes, population dynamics and control of an invasive plant species, *Triplospermum perforatum* (scentless chamomile). *Ecology letters* 4: 551 - 558.
- Caswell H. 1989. *Matrix Population Models*. Sinauer Associates Inc.
- Chakraborty A, Li BL. 2010. Departure from naturalized to invasive stage: a disturbance- induced mechanism and associated interacting factors. *Journal of Plant Ecology* 3: 231 - 242.
- Collingham YC, Wadsworth RA, Huntley B, Hulme PE. 2000. Predicting the spatial distribution of non-indigenous riparian weeds: issues of spatial scale and extent. *Journal of Applied Ecology*. 37: 13 - 27.
- Comité Asesor Nacional sobre Especies Invasoras. 2010. *Estrategia nacional sobre especies invasoras en México, prevención, control y erradicación*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso

de la Biodiversidad. Comisión Nacional de Áreas Protegidas, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México.

CONABIO. 2011. Disponible en línea en: <http://www.conabio.gob.mx>.

CONCYTEQ. 2011. Disponible en línea en: <http://www.concyteq.edu.mx/Jardin%20Botanico/JBDC.htm>.

Convenio para la diversidad biológica (CBD). 2011. Disponible en línea en: www.cbd.int.

Coutts SR, Rieks DvK, Yokomizo H, Buckley YM. 2010. What are the key drivers of spread in invasive plants: dispersal, demography or landscape: and how we can use this knowledge to aid management? *Biological Invasions* DOI: 10.1007/s10530-010-9922-5.

Crooks JA. 2005. Lag times and exotic species: The ecology and management of biological invasions in slow-motion. *Ecoscience* 12: 316 - 329.

Daehler CC. 2009. Short Lag Times for Invasive Tropical Plants: Evidence from Experimental Plantings in Hawai'i. *Public Library of Science ONE* 4: e4462. DOI:10.1371/journal.pone.0004462.

DAFF. 2011. Department of Agriculture, Fisheries and Forestry. Australia. Diapponible en línea en: <http://www.daff.gov.au/ba/reviews/weeds/system>.

DEEDI (Queensland department of employment, economic development and innovation). 2010. Fact sheet: Mother of millions, PP33. Queensland, Australia. Diponible en línea en: http://www.dpi.qld.gov.au/documents/Biosecurity_EnvironmentalPests/IPA-Mother-Millions-PP33.ppdf.

DeWalt SJ. 2006. Population dynamics and potential for biological control of an exotic invasive shrub in Hawaiian rainforests. *Biological Invasions* 8: 1145 - 1158.

Droste T, Flory SL, Clay K. 2010. Variation for phenotypic plasticity among populations of an invasive exotic grass. *Plant Ecol.* 207: 297 - 306.

- Ellstrand NC, Schierenbeck KA, 2000. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *PNAS*. 97: 7043 – 7050.
- Eggl U. 2003. *Illustrated handbook of succulent plants: Crassulaceae*. Springer Verlag.
- Everitt BS. 1986. *The analysis of contingency tables*. Chapman and Hall.
- Foxcroft LC, Rouget M, Richardson DM & Mac Fadyen S. 2004. Reconstructing 50 years of *Opuntia stricta* invasion in the Kruger National Park, South Africa: Environmental determinants and propagule pressure. *Diversity and Distributions* 10: 427 - 434.
- Garcês HMP, Champagne CEM, Townsley BT, Park S, Malhó R, Pedroso MC, Harada JJ, Sinha NR. 2007. Evolution of asexual reproduction in leaves of the genus *Kalanchoë*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 15578 - 15583.
- Gordon D, Onderdonk A, Fox AM, Stocker RK, Gantz C. 2008. Predicting Invasive plants in Florida Using the Australian Weed Risk Assessment. *Invasive Plant Science And Management* 1: 178 - 195.
- Gotelli NJ. 2008. *A primer of ecology*. Cuarta edición. Sinauer Associates Inc.
- Groves RH. 2006. Are some weeds sleeping? some concepts and reasons. *Euphytica* 148: 111 - 120.
- Guerra A. 2011. Evaluación del éxito de la clonalidad en una especie invasora: *Kalanchoe delagoensis* (Crassulaceae). Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, D.F., México.
- Gurevitch J, Scheiner S, Fox G. 2006. *The Ecology of Plants*. Second edition. Sinauer Associates Inc.
- Hannan-Jones MA, Playford J. 2002. The biology of Australian weeds 40. *Bryophyllum* Salisb. species. *Plant Protection Quarterly* 17: 42 - 57.
- HEAR. 2011. <http://www.hear.org/>.
- Herrera I, Nassar JM. 2009. Reproductive and recruitment traits as indicators of the invasive potential of *Kalanchoe daigremontiana* (Crassulaceae) and *Stapelia gigantea* (Apocynaceae) in a Neotropical arid zone. *Journal of Arid Environments* 73: 978 - 986.

- Herrera I, Hernandez MJ, Lampo M, Nassar JM. 2011. Plantlet recruitment is the key demographic transition in invasion by *Kalanchoe diargremontana*. *Population Ecology* DOI: 10.1007/s10144-011-0282-5.
- Hobbs RJ, Humphries SE. 1995. An integrated approach to the ecology and management of plant invasions. *Conservation Biology* 9: 761 - 770.
- Hood GM. 2010. PopTools version 3.2.3. Available on the internet. URL: <http://www.poptools.org>.
- Hyatt LA, Araki S. 2006. Comparative population dynamics of an invading species in its native and novel ranges. *Biological Invasions* 8: 261 - 275.
- Keller RP, Lodge DM, Finnoff DC. 2007. Risk assessment for invasive species produces net bioeconomic benefits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 104: 203 - 207 .
- Keller RP, Geist J, Jeschke JM, Kühn I. 2011. Invasive species in Europe: ecology, status, and policy. *Environmental Sciences Europe* 23:23. disponible en línea en: <http://www.enveurope.com/content/23/1/23>.
- Kinlan BP, Hastings A. 2005. Rates of population spread and geographic range expansion: what exotic species tell us. En: *Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography*. Dov F. Sax, John J. Stachowicz, and Steven D. Gaines. Sinauer Associates. pp. 381 - 419.
- Kirby N. 2007. Weeds: Mother of millions - *Bryophyllum delagoense*. Community information sheet No. 19. Southwest NRM Ltd. Disponible en línea en: <http://www.southwestnrm.org.au/sites/default/files/uploads/ihub/19mother-millions-press.pdf>
- Kolar C S y Lodge D M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 199 - 204.
- Krivánek M, Pysek P. 2006. Predicting invasions by woody species in a temperate zone: a test of three risk assessment schemes in the Czech Republic (Central Europe). *Diversity and Distributions* 12: 319 - 32.

- Küster EC, Durka W, Kühn, Klotz S. 2009. Differences in the trait compositions of non-indigenous and native plants across Germany. *Biological Invasions* 12: 2001 - 2012.
- Lucas RW, Forseth IN, Casper BB. 2008. Using rainout shelters to evaluate climate change effects on the demography of *Cryptantha flava*. *Journal of Ecology* 96: 514 - 522.
- Mack RN. 2003. Plant naturalizations and invasions in the eastern United States: 1634 - 1860. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 90: 77 - 90.
- McClay A, Sissons A, Wilson C, Davis S. 2010. Evaluation of the Australian weed risk assessment system for the prediction of plant invasiveness in Canada. *Biological Invasions* 12: 4085 - 4098.
- McKenzie RA, Franke FP, Dunster PJ. 1987. The toxicity to cattle and bufadienolide content of six *Bryophyllum* species. *Australian Veterinary Journal* 64: 298 - 301.
- Meyer AH, Schmidt B. 1999. Experimental demography of rhizome populations of establishing clones of *solidago altissima*. *Journal of Ecology* 87: 42 - 54.
- Middleton EL, Bever JD, Schultz PA. 2010. The effect of restoration methods on the quality of the restoration and resistance to invasion by exotics. *Restoration Ecology* 18: 181 - 187.
- Mooney HA. 2005. Invasive Alien Species: The Nature of the Problem. En: Mooney R, Mack RN, McNeely JA, Neville LE, Schei PJ, Waage JK. 2005. *Invasive Alien Species: A New Synthesis*. Island Press. SCOPE 63. pp. 1 - 15.
- Naughton M, Bourke C. 2005. Mother of millions (*Bryophyllum delagoense*). Primefacts 45. NSW Department of Primary Industries. Disponible en línea en: http://www.dpi.nsw.gov.au/data/assets/pdf_file/0006/44727/Mother_of_millions-Primefact45-final.pdf
- Parker IM. 2000. Invasion dynamics of *Cytisus scoparius*: A Matrix Model Approach. *Ecological applications* 10: 726 - 743.

- Pérez M. 2011. Efectos del *Kalanchoe delagoensis* Ecklon & Zehy. (Crassulaceae) en el crecimiento de *Zea mays*. Tesis de licenciatura. UAM - Xochimilco. D.F., México.
- Pheloung PC, Williams PA, Halloy SR. 1999. A weed risk assessment model for use as a biosecurity tool evaluating plant introductions. *Journal of Environmental Management* 57: 239 - 251.
- Pimentel D, Glenister C, Fast S, Gallahan D. 1984. Environmental risks of biological pest controls. *Oikos* 42: 283 - 290.
- Pimentel D, McNair S, Janecka J, Wightman J, Simmonds C, O'Connell C, Wong E, Russel L, Zern J, Aquino T, Tsomondo T. 2001. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 84: 1 - 20.
- Price JN, Macdonald MJ, Gross CL, Whalley RDB, Simpson IH. 2011. Vegetative reproduction facilitates early expansion of *Phyla canescens* in a semi-arid floodplain. *Biological Invasions* 13: 285 - 289.
- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Disponible en línea en: <http://www.R-project.org>.
- Ramula S, Knight TM, Burns JH, Buckley YM. 2008. General guidelines for invasive plant management based on comparative demography of invasive and native plant populations. *Journal of Applied Ecology* 45: 1124 - 1133.
- Reichard SH, Hamilton CW. 1997. Predicting invasions of woody plants introduced into North America. *Conservation Biology* 11: 193 - 203.
- Rejmánek M, Richardson DM, Higgins SI, Pitcairn MJ, Grotkopp E. 2005. Ecology of Invasive Plants: State of the Art. En Mooney R, Mack RN, McNeely JA, Neville LE, Schei PJ, Waage JK. *Invasive Alien Species: A New Synthesis*. Island Press. SCOPE 63. pp. 105 - 161.

- Richardson DM, Pysek P, Rejmánek M, Barbour MG, Panetta FD, West CJ. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93 - 107.
- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, Lodge DM, Molofsky J, With KA, Baughman S, Cabin RJ, Cohen JE, Ellstrand NC, McCauley DE, O'Neil P, Parker IM, Thompson JN, Weller SG. 2001. The Population Biology of Invasive Species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 305 - 332.
- Sala OE, Chapin III FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, Poff NP, Sykes T, Walker BH, Walker M, Wall DH. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770 - 1774.
- Schwinning S, Sala OE, Loik ME, Ehrlinger. 2004. Thresholds, memory and seasonality: understanding pulse dynamics in arid/semi-arid ecosystems. *Oecologia* 141: 191 - 193.
- Sharov AA. 2004. Bioeconomics of Managing the Spread of Exotic Pest Species with Barrier Zones. *Risk Analysis* 24: 879 - 892.
- Shafroth PB, Briggs MK. 2008. Restoration ecology and invasive riparian plants: An introduction to the special section on *Tamarix spp.* in western north America. *Restoration ecology* 16: 94 - 96.
- Simberloff D. 2003. Eradication - preventing invasions at the outset. *Weed Science* 51: 247 - 253.
- Simberloff D. 2009. The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40: 81 - 102.
- Simberloff D. 2011. How common are invasion-induced ecosystem impacts? *Biological invasions* 13: 1255 - 1268.
- StatSoft, Inc. 2004. Statistica. (data analysis software system), version 7. www.statsoft.com.

- Stiling P. 2004. Biological control not on target. *Biological Invasions* 6: 151 - 159.
- Sturges H 1926. The choice of a class-interval. *Journal of the American Statistical Association* 21: 65 - 66.
- Supratman U, Fujita T, Akiyama K, Hayashi H. 2000. New insecticidal bufadienolide, bryophyllin C, from *Kalanchoe pinnata*. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry* 64: 1310 - 1312.
- Supratman U, Fujita T, Akiyama K, Hayashi H. 2001. Insecticidal compounds from *Kalanchoe diagremontana x tubiflora*. *Phytochemistry* 58: 311 - 314.
- Townsend CR, Begon M, Harper JL. 2008. *Essentials of Ecology*. Tercera edición. Blackwell Publishing.
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Rejmanek M, Westerbrooks R. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*. 21: 1 - 16.
- Ward DB. 2008. Keys to the Flora of Florida: 18, *Kalanchoe* (Crassulaceae). *Phytologia* 90: 41 - 46.
- Weather Underground. 2012. <http://www.wunderground.com/>
- Wilcove DS, Rothstein D, Dubow J, Phillips A, Losos E. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. 1998. *Bioscience* 48: 607 - 615.
- Williams PA, Nicol E, Newfield M. 2000. Assessing the risk to indigenous New Zealand biota from new exotic plant taxa and genetic material. *Department of Conservation. Series: Science for conservation* 143: 1173 - 2946.
- Williamson M.H. 1996. *Biological Invasions*. Chapman & Hall, London, UK.

- Witt ABR. 2004. Initial screening of the stem-boring weevil *Osphilia tenuipes*, a candidate agent for the biological control of *Bryophyllum delagoense* in Australia. *BioControl* 49: 197 - 209.
- Witt ABR, Rajaonarison JH. 2004. Insects associated with *Bryophyllum delagoense* (Crassulaceae) in Madagascar and prospects for biological control of this weed. *African Entomology* 12: 1 - 7.
- Witt ABR, McConnachie AJ, Stals R. 2004a. *Alcidodes sedi* (Col.: Curculionidae), a natural enemy of *Bryophyllum delagoense* (Crassulaceae) in South Africa and a possible candidate agent for the biological control of this weed in Australia. *Biological Control* 31: 380 - 387.
- Witt ABR, McConnachie AJ, Docherty, S. 2004b. Distribution and aspects of the biology and host range of *Eurytoma* sp. (Hymenoptera: Eurytomidae), a candidate agent for the biological control of *Bryophyllum delagoense* (Ecklon & Zeyher) Schinz (Crassulaceae) in Australia. *African Entomology* 12: 201 - 207.
- Witt, A.B.R., McConnachie, A.J., Palmer, W.A., Grobbelaar, E. 2006. Distribution, biology and host range of *Rhembastus* sp. (Coleoptera: Chrysomelidae), a candidate for the biological control of *Bryophyllum delagoense* (Crassulaceae) in Australia. *Biocontrol Science and Technology* 16: 859 - 869.
- Witt ABR, Nongogo AX. 2011. The impact of fire, and its potential role in limiting the distribution of *Bryophyllum delagoense* (Crassulaceae) in southern Africa. *Biological Invasions* 13: 125 - 133.
- Zamith LR, Scarano FR. 2008. Restoration of a restinga sandy coastal plain in Brazil: Survival and growth of planted woody species. *Restoration Ecology* 14: 87 - 94.
- Zar JH. 1984. *Biostatistical analysis*. Segunda edición. Prentice Hall.