



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

Biología Ambiental

Dinámica poblacional y preferencias de establecimiento de *Echeveria peacockii* Croucher (Crassulaceae) en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(Biología Ambiental)**

PRESENTA:

Luis Emilio de la Cruz López

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa, Instituto de Ecología

COMITÉ TUTOR: Dr. Daniel Piñero Dalmau, Instituto de Ecología

Dr. Jorge Eduardo Campos Contreras, FES Iztacala

MÉXICO, D.F.

Septiembre 2013



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

Biología Ambiental

Dinámica poblacional y preferencias de establecimiento de *Echeveria peacockii* Croucher (Crassulaceae) en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(Biología Ambiental)**

PRESENTA:

Luis Emilio de la Cruz López

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa, Instituto de Ecología

COMITÉ TUTOR: Dr. Daniel Piñero Dalmau, Instituto de Ecología

Dr. Jorge Eduardo Campos Contreras, FES Iztacala

MÉXICO, D.F.

Septiembre 2013

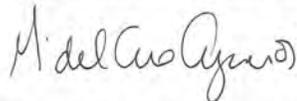
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina, en su sesión ordinaria del día 20 de mayo de 2013, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (Biología Ambiental)** del Posgrado en Ciencias Biológicas, del alumno **DE LA CRUZ LÓPEZ LUIS EMILIO** con número de cuenta: **96251193** con la tesis titulada **"DINÁMICA POBLACIONAL Y PREFERENCIAS DEESTABLECIMIENTO DE *Echeveria peacockii* CROUCHER (CRASSULACEAE) EN EL VALLE DE ZAPOTITLÁN SALINAS, PUEBLA. "**, bajo la dirección de la **DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA**

Presidente: DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ
Vocal: DRA. MARIANA HERNÁNDEZ APOLINAR
Secretario: DR. DANIEL IGNACIO PIÑERO DALMAU
Suplente: DR. JOSÉ ALBERTO BÚRQUEZ MONTIJO
Suplente: DR. JORGE EDUARDO CAMPOS CONTRERAS

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 27 de agosto de 2013.



DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del interesado.

Agradecimientos

Al **Posgrado en Ciencias Biológicas** de la UNAM, por brindarme la oportunidad de realizar estudios de maestría, la obtención de nuevos conocimientos a través de cursos, seminarios, conferencias y ponencias, así como la elaboración de mi tesis.

Al **CONACYT** por brindarme un apoyo económico en forma de una beca con CVU: 365333 y número de becario: 245522 para la realización de éste proyecto.

A mi tutora principal Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa, que me abrió las puertas de su laboratorio y a quien le debo la realización del proyecto, así como mucho del conocimiento que adquirí.

Al Dr. Daniel Piñero Dalmau miembro de mi comité tutor, a quien respeto y quien con sapiencia me orientó en los momentos difíciles.

Al Dr. Jorge Eduardo Campos Contreras miembro de mi comité tutor a quien considero una persona de mucha confianza y le agradezco su forma de orientarme respecto de muchas cosas del proyecto y personales.

Agradecimientos a título personal

De lo general a lo particular, agradezco en primera instancia a la Universidad Nacional Autónoma de México que es la única institución respetada de México, por ser la casa de estudios más distinguida y a quien le debo casi toda mi educación.

Al Instituto de Ecología donde encontré un espacio para aprender y en donde he conocido a muchos amigos del gremio.

Al Laboratorio de Ecología de Poblaciones Vegetales que incluye a la Dra. Ana Mendoza por ayudarme a realizar este proyecto, también quiero agradecer a mis compañeros de laboratorio Paco, Eliza, Luz, Emanuel, Diana y Alejandra.

Un agradecimiento muy especial merece Gabriela Espino Ortega (Gaby) quien siempre me ha acompañado en las buenas y en las malas, también te agradezco tu ayuda en el trabajo de campo, no se que haría sin ti.

A mis sinodales:

Dra. María C. Mandujano Sánchez a quien considero como una de las investigadoras con mayor conocimiento y experiencia, en particular le agradezco sus atinadas correcciones a la tesis y la amabilidad que he recibido de su parte.

A la Dra. Mariana Hernández Apolinar cuyos comentarios han enriquecido la tesis, como también por lo que aprendí de usted en el curso de ecología de poblaciones. También agradezco su amabilidad para conmigo.

Al Dr. José Alberto Búrquez Montijo que de manera muy elegante y expedita corrigió mi tesis y la cortesía con la que me ha tratado.

Dedicatoria

En esta sección quiero dedicar el trabajo a toda la familia de la Cruz Jasso, así como a las familias López Negrete y Espino Ortega, quienes en todo momento me impulsaron, me apoyaron y sostuvieron.

También dedico este proyecto a mi mejor amiga, compañera y novia: Gaby, a quien le debo mucho de lo que he realizado y con quien he compartido muchas metas.

Dedico también esta tesis a todos aquellos compañeros del gremio que están interesados en las crasuláceas y que hacen un esfuerzo para ampliar el conocimiento de ésta familia de bellas y raras plantas.

“La ciencia es la progresiva aproximación del hombre al mundo real”

Max Planck

Índice

Página

Índice de cuadros	iii
Índice de figuras	iv
Resumen	vi
Abstract	viii
1. Introducción	1
2. Hipótesis	3
3. Objetivos	3
3.1. General.....	3
3.2. Particulares.....	3
4. Antecedentes	4
4.1. Generalidades de la familia Crassulaceae.....	4
4.2. Germinación y establecimiento en zonas áridas.....	6
4.3. Demografía en especies suculentas.....	9
5. Materiales y métodos	13
5.1. Descripción de <i>Echeveria peacockii</i>	13
5.2. Zona de estudio.....	16
5.3. Demografía.....	18
5.3.1. Construcción de los modelos de proyección poblacional.....	21
5.3.2. Análisis prospectivo.....	24
5.4. Prueba de germinación en laboratorio.....	25
5.5. Experimento de establecimiento.....	26
5.6. Simulaciones de manejo y protección de la población.....	27
5.7. Método de evaluación de riesgo (MER).....	29

6. Resultados	31
6.1. Demografía.....	31
6.1.1. Estructura poblacional.....	31
6.1.2. Densidad poblacional y distribución espacial.....	31
6.1.3. Mortalidad.....	32
6.1.4. Fecundidad.....	32
6.2. Modelo de proyección poblacional.....	34
6.2.1. Diagramas del ciclo de vida.....	35
6.2.2. Matrices de transición.....	36
6.2.3. Análisis prospectivo.....	39
6.2.4. Triángulo demográfico.....	41
6.3. Prueba de germinación.....	42
6.4. Preferencia del micrositio de establecimiento.....	43
6.5. Simulaciones de manejo y protección de la población.	44
6.6. Aplicación del Método de Evaluación de Riesgo (MER).....	49
7. Discusión	50
7.1. Demografía.....	50
7.2. Modelos de proyección poblacional.....	54
7.3. Análisis de elasticidad y triángulo demográfico.....	58
7.4. Preferencias del micrositio de establecimiento.....	60
7.5. Conservación y manejo de <i>E. peacockii</i>	61
8. Conclusiones	64
9.- Literatura citada	65

Índice de cuadros

	Página
Cuadro 1. Algunos estudios demográficos realizados en especies suculentas.....	12
Cuadro 2. Clasificación de la población de <i>E. peacockii</i> en Zapotitlán Salinas, Puebla en categorías de tamaño con base en la cobertura de la planta (tamaño).....	22
Cuadro 3. Tratamientos de germinación de las semillas de <i>E. peacockii</i>	26
Cuadro 4. Criterios establecidos en el método de evaluación del riesgo de extinción de plantas en México (Semarnat, 2010).....	29
Cuadro 5. Tabla de frecuencias de los individuos de la población de <i>E. peacockii</i> , a) para el periodo 2010-2011 y b) 2011-2012.....	35
Cuadro 6. Matrices de transición para los intervalos de proyección a) 2010-2011 y b) 2011-2012.....	37
Cuadro 7. Matrices de elasticidad para los intervalos de proyección para a) 2010-2011 y b) 2011-2012.....	39
Cuadro 8. Escenarios y su significado para la simulación de extracción selectiva de individuos de <i>E. peacockii</i> en Zapotitlán Salinas, Puebla, México.....	46
Cuadro 9. Efecto del establecimiento de plántulas sobre la tasa de crecimiento poblacional.....	47
Cuadro 10. Puntaje obtenido en la evaluación de riesgo para <i>E. peacockii</i>	49

Índice de figuras

	Página
Figura 1. <i>Echeveria peacockii</i>	15
Figura 2. Mapa de la Reserva de la Biósfera “Valle de Tehuacán-Cuicatlán”.....	16
Figura 3. Fisonomía general y componentes florísticos asociados al hábitat de <i>Echeveria peacockii</i> en Zapotitlán Salinas, Puebla, México.....	17
Figura 4. Ejemplo de marcaje de los individuos con etiquetas de aluminio con números consecutivos.....	18
Figura 5. Registro del diámetro de la roseta.....	18
Figura 6. Relación entre la altura y el diámetro de la roseta de <i>E. peacockii</i>	19
Figura 7. Matriz de transición y vector de abundancias para un organismo hipotético.....	23
Figura 8. Estructura observada de <i>E. peacockii</i> en Zapotitlán Salinas, Puebla, México.....	31
Figura 9. Porcentaje de mortalidad en las diferentes categorías de tamaño de <i>E. peacockii</i> , en Zapotitlán Salinas, Puebla, México, para los periodos de estudio 2010-2011 y 2011-2012.....	32
Figura 10. Producción de frutos por categoría de tamaño de la población de <i>E. peacockii</i> en Zapotitlan Salinas, Puebla, México, para los dos años de estudio.....	33
Figura 11. Porcentaje de individuos que florecen en determinada categoría de tamaño de <i>E. peacockii</i> en Zapotitlán Salinas, Puebla, México.....	34
Figura 12. Diagrama del ciclo de vida de <i>E. peacockii</i> para los intervalos de proyección a) 2010-2011 y b) 2011-2012.....	36
Figura 13. Estructura estable de tamaños y estructura observada durante el periodo 2010-2011.....	38
Figura 14. Estructura estable de tamaños y estructura observada durante el periodo 2011-2012.....	38

Figura 15. Contribución relativa de los procesos demográficos a la tasa de crecimiento poblacional de <i>E. peacockii</i> en Zapotitlán Salinas, Puebla, México, para los periodos de estudio 2010-2011 y 2011-2012.....	40
Figura 16. Contribución relativa de las categorías de tamaño a la tasa de crecimiento poblacional de <i>E. peacockii</i> en dos años de estudio.....	40
Figura 17. Ubicación de la población de <i>E. peacockii</i> en el triángulo demográfico según Silvertown <i>et al</i> (1993).....	41
Figura 18. Germinación acumulada de <i>E. peacockii</i> durante 30 días de observación.....	42
Figura 19. Relación entre tratamientos basada en la prueba de Tukey.....	43
Figura 20. Supervivencia de plántulas de <i>E. peacockii</i> introducidas en campo bajo tres condiciones de establecimiento.....	43
Figura 21. Proporción de plantas de <i>E. peacockii</i> registradas en campo habitando en tres condiciones de establecimiento.....	44
Figura 22. Efecto del incremento en el banco de semillas sobre la tasa de crecimiento poblacional.....	45
Figura 23. Efecto de la extracción selectiva de individuos sobre la tasa de crecimiento poblacional.....	47
Figura 24. Efecto de la cosecha de semillas sobre la tasa de crecimiento poblacional.....	48

Resumen

El mayor número de especies de la familia Crassulaceae se encuentra en México (350). Sin embargo, muy pocos trabajos han evaluado la dinámica poblacional de este grupo de plantas con importancia ornamental y ecológica. *Echeveria peacockii* es una planta endémica de la Reserva de la Biósfera “Valle de Tehuacán-Cuicatlán”, especialmente de la porción xerofítica del estado de Puebla. Asimismo es una de las especies con mayor potencial ornamental de la familia, lo que la vuelve susceptible al saqueo y al aprovechamiento no sostenible. En Zapotitlán de las Salinas, *E. peacockii* se cultiva como planta ornamental en las casas de los pobladores locales y para la venta a visitantes en el Jardín Botánico “Helia Bravo Hollis”. Es también una especie importante y frecuente entre las colecciones de plantas suculentas, principalmente de coleccionistas extranjeros. Presenta una alta especificidad de hábitat, por lo que se puede considerar una especie rara y no se encuentra incluida en la NOM-059-SEMARNAT-2010.

El objetivo principal de este trabajo fue el de evaluar la dinámica de una población localizada en las cercanías de Zapotitlán Salinas, Puebla, México, durante un periodo de dos años, asimismo se evaluaron otros factores relacionados con la dinámica de poblaciones, tales como el efecto de la temperatura en la germinación y la preferencia en los micrositios de establecimiento de las plántulas. El análisis de los modelos matriciales indica que la población estudiada se encuentra en crecimiento para los dos años de estudio ($\lambda = 1.27$ y $\lambda = 1.28$) y que la estructura poblacional no ha alcanzado la estabilidad. El proceso demográfico que más contribuyó al valor de lambda fue el crecimiento, seguido de la permanencia. La fecundidad y la retrogresión fueron los factores que contribuyeron significativamente pero en menor medida. Estos resultados coinciden con los de otras especies de *Echeveria* (*E. gibbiflora*, *E. longissima* var. *longissima* y *E. purpurorum*), lo que puede indicar un patrón demográfico específico del género.

Aunque la población estudiada presenta rasgos que aseguran su permanencia en el tiempo, algunas actividades antropogénicas como la destrucción del hábitat para la extracción de ónix representan una amenaza para la población. Se propone como un posible programa de conservación y manejo evitar la destrucción de los hábitats y la colecta de una fracción de las semillas para la obtención de plantas madre para su comercialización a través de unidades de manejo de vida silvestre (UMAs), así como favorecer el establecimiento de plántulas en su hábitat natural.

Abstract

The largest number of Crassulaceae is found in Mexico (350). However very few studies have evaluated the population dynamics for these ornamentally and ecologically important group of plants. *Echeveria peacockii*, a plant with highly ornamental potential, is an endemic plant found in the biosphere reserve "Tehuacán-Cuicatlán Valley", especially on the xeric portion of Puebla state. In Zapotitlán Salinas *E. peacockii* is locally cultivated as ornamental plant and it is sale to visitors in the botanical garden "Helia Bravo Hollis". It is a species frequently found among national and foreign succulent plant collections It shows a high habitat specificity and it is not included in the NOM-059-SEMARNAT-2010, it can be considered as a rare species.

The main objective of this work was to evaluate the population dynamics of this species for a period of two years in a locality near of Zapotitlán Salinas, Puebla, also we evaluated other factors related to the population dynamics, such as the effect of temperature on germination rate and the site preference in seedling establishment. Analysis of matrix models indicate that the studied population is growing (for the two years of study $\lambda = 1.27$ and $\lambda = 1.28$) and that the population structure has not reached stability. The demographic process that most contributed to lambda was progression, while stasis, fecundity and retrogression contributed to a lesser extent to the growth rate. These results are consistent with other studies in *Echeveria* (*E. gibbiflora*, *E. longissima* var. *longissima* and *E. purpusorum*), which may indicate a specific demographic pattern in the genus. Although the studied population shows demographic traits that ensure its permanence in time, anthropogenic activities such as habitat destruction for the extraction of onyx represent a threat to the population. We proposed as a possible management program to avoid habitat destruction and the collection of a fraction of the seeds to produce mother plants and propagate the species for sale in authorized nurseries.

1. Introducción

En México, la única fuente de información disponible para determinar los niveles de rareza y vulnerabilidad de las especies de Crassulaceae, han sido los ejemplares disponibles en los herbarios y los escasos listados florísticos regionales. Así, se ha podido determinar que un 89.2% de las especies son endémicas de México, 37.3% son endémicas de algún estado de la república y el 9.6% son especies micro endémicas (Martorell, 2007).

De las más de 350 especies de crasuláceas presentes en el país, únicamente 18 se encuentran listadas en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001 (Semarnat, 2002) y de estas 18 especies, sólo se ha estudiado desde el punto de vista de su dinámica poblacional a *Echeveria longissima* (Martorell, 2007) por lo anterior, es prioritaria la investigación ecológica de las crasuláceas, en particular de aquéllas que son consideradas micro endémicas y cuyas poblaciones tienen pocos individuos (Pérez-Calix y Franco, 2004).

Mientras que las cactáceas han recibido gran atención por parte de investigadores y aficionados, convirtiéndose en uno de los grupos mejor estudiados en el territorio nacional, los estudios ecológicos en especies de la familia Crassulaceae son muy escasos (Baskin y Baskin, 1977; Larson, 1992; Parra *et al*, 1993; Martorell, 2007; Martínez, 2009). Las crasuláceas se desarrollan en hábitats muy específicos y presentan distribuciones restringidas. Aun y cuando presentan éstos rasgos similares asociados a la vulnerabilidad en cactáceas (Martorell, 2007) y otras familias de suculentas, las crasuláceas mexicanas no han sido estudiadas al mismo nivel que estas últimas.

Echeveria peacockii es una planta herbácea, perenne, con hojas suculentas dispuestas en roseta compacta. Es endémica de la porción xerofítica de la provincia florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Méndez-Larios *et al*, 2004), particularmente en la región xerofítica del estado de Puebla (Meyrán y López, 2003). Ahí se distribuye en un

área relativamente pequeña, de manera discontinua y con tamaños poblacionales reducidos, asimismo la especie muestra una preferencia de hábitat muy marcada, desarrollándose casi exclusivamente en afloramientos de roca caliza, en sitios abiertos y suelos pedregosos, poco profundos (*obs. pers.*). Rabinowitz (1981) propuso tres parámetros para definir la rareza en especies vegetales, 1) el rango de la distribución geográfica, 2) la especificidad de hábitats y 3) la abundancia dentro de las poblaciones (Söderström *et al*, 2007), de estos parámetros se desprenden siete tipos de rareza, una especie puede incurrir en uno o más tipos o niveles de rareza, aquellas especies que presenten una distribución geográfica restringida y tiendan a ocurrir en hábitats muy específicos y que además presenten números poblacionales reducidos serán especies particularmente raras; en este sentido *E. peacockii* puede considerarse una especie rara en los tres niveles.

En Zapotitlán de las Salinas, *E. peacockii* se cultiva como planta ornamental en las casas de los pobladores locales y para la venta a visitantes en el Jardín Botánico “Helia Bravo Hollis” (Paredes *et al*, 2007). Es también una especie importante y frecuente entre las colecciones de plantas suculentas, principalmente de coleccionistas extranjeros.

En la actualidad, no existe trabajo alguno sobre la ecología de *Echeveria peacockii*; la carencia de estudios ecológicos de esta especie imposibilita el diagnóstico y las propuestas adecuadas para su conservación, así como la planificación de estrategias sustentables de aprovechamiento. Por lo tanto, este estudio tiene como finalidad determinar las condiciones en las que se encuentra una población de esta especie desde el punto de vista demográfico.

2. Hipótesis

Echeveria peacockii presenta atributos de historia de vida similares al de varias especies consideradas vulnerables, tales como la alta especificidad de hábitat y números poblacionales reducidos, más aún es una especie aprovechada comercialmente, por lo tanto es susceptible al manejo no sostenible lo que incrementa el riesgo de extinción de sus poblaciones, y sus hábitats son propensos a perturbaciones antropogénicas como la extracción de onix, consecuentemente esperamos que la tasa finita de crecimiento poblacional refleje un valor menor a la unidad, indicando un decrecimiento poblacional.

3. Objetivos

3.1. General

Evaluar la dinámica poblacional de *Echeveria peacockii* en Zapotitlán Salinas, Puebla, México.

3.2. Particulares

- Estimar la tasa de crecimiento de la población, a través de modelos matriciales tipo Lefkovitch.
- Determinar los procesos demográficos (crecimiento, permanencia, fecundidad y retrogresión) y las categorías de tamaño que más contribuyen a la tasa de crecimiento poblacional.
- Realizar simulaciones en las entradas de la matriz para evaluar si es posible realizar un aprovechamiento de extracción selectiva y determinar sus efectos sobre la tasa de crecimiento poblacional.
- Establecer las condiciones óptimas de germinación y las preferencias del micrositio en el establecimiento de las plántulas.

- Obtener el diagnóstico del estatus de conservación de la población desde el punto de vista demográfico.

- Con base en las evidencias generadas, proponer estrategias de conservación y en su caso, de aprovechamiento.

4. Antecedentes

4.1 Generalidades de la familia Crassulaceae

La familia Crassulaceae consiste de plantas herbáceas o arbustos; generalmente perennes, aunque algunas son anuales o bienales; con hojas y/o tallos suculentos, flores tetrámeras, pentámeras o hasta 32 partes, las flores son actinomorfas (Walther, 1972; Meyrán y López, 2003). Las especies de esta familia tienen un rango ecológico muy amplio; sin embargo, son más abundantes en climas templados, seguido de zonas áridas y semiáridas y son escasas en las zonas tropicales. Cuenta con una riqueza estimada de entre 900 (Cronquist, 1981) y 1500 especies (Berger, en Engler y Prantl, 1930) concentradas en 35 géneros.

México ocupa el primer lugar mundial en especies de la familia Crassulaceae (más de 350) que representan un 25% del total de esta familia por lo que se le considera como un centro de diversificación (Mort *et al*, 2001). Una gran proporción (89.8%) de las especies del continente americano son endémicas a México (Roeland *et al*, 1998) y en el caso de *Echeveria* 97.1 % de las especies ocurren en el país, una cifra que probablemente representa el más alto grado de endemismo dentro de las familias y géneros en este país (García, 2003). El estado de Oaxaca es reconocido como una región de gran riqueza de especies, le siguen los estados de Puebla e Hidalgo, así como la península de Baja California, que concentra al género *Dudleya*. Otras zonas de gran riqueza son, la Sierra

Madre Occidental y también el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, donde se presentan numerosos endemismos (Meyrán y López, 2003).

En México, las crasuláceas se distribuyen preferentemente en bosques templados y en matorrales de zonas semiáridas, aunque también se pueden encontrar en otros tipos de vegetación como bosques caducifolios y bosques tropicales perennifolios. Se encuentran desde el nivel del mar (*Dudleya* sp.) hasta los 4000 msnm (*Echeveria pumila*; Walther, 1972). La mayoría de las especies muestran una preferencia por sitios con afloramientos rocosos como riscos, laderas escarpadas, paredes verticales de cañadas y cañones. Algunas también se encuentran como epífitas. Estas especies ocupan microhábitats que se caracterizan por ser áridos en relación con el medio circundante y son escasas en terrenos planos y con suelos profundos (Pérez-Calix y Franco, 2004).

Gran parte de las especies de la familia Crassulaceae son cultivadas como plantas ornamentales, por lo atractivo de las rosetas que forman sus hojas, así como por sus inflorescencias y los diferentes colores pastel que presentan, algunas se reportan como medicinales y otras como venenosas (Pérez-Calix, 2008). Otras (las más raras) son saqueadas por coleccionistas nacionales y extranjeros con fines comerciales (Martorell, 2007). Esto las coloca en situación de riesgo debido al manejo, probablemente no sustentable de este recurso natural, provocando la disminución de los tamaños poblacionales que, en muchas especies son bajos por lo que se incrementa el riesgo de extinción.

Los matorrales de las zonas áridas y semiáridas de México se caracterizan por presentar altos niveles de endemismos (Rzedowski, 1991). En lo que respecta al Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Méndez-Larios *et al* (2004) reconocen a la familia Crassulaceae como la tercera en endemismos, después de Asteraceae y Cactaceae, y a *Echeveria* como el

segundo género más rico en endemismos después de *Salvia* con 8 y 10 especies, respectivamente.

Entre las principales adaptaciones que presentan para ambientes áridos y semiáridos, se mencionan, la disposición de las hojas en roseta, la succulencia, la condición efímera de hojas y brácteas, metabolismo CAM, la producción de una sustancia cerosa que cubre las hojas, inflorescencias e incluso las flores (Walther, 1972; Meyrán y López, 2003). Muchos miembros de la familia presentan crecimiento clonal, propagándose por medio de rizomas, yemas o bulbilos adventicios, retoños de hojas, brácteas, inflorescencias, o casi cualquier órgano que se desprenda de la planta (Pérez-Calix y Franco, 2004).

4.2. Germinación y establecimiento en zonas áridas

El conocimiento de los factores y procesos que afectan y determinan la germinación de las semillas y el establecimiento de plántulas es fundamental para el entendimiento de la dinámica de las poblaciones vegetales (Méndez *et al*, 2006) y aproxima el entendimiento del reclutamiento de individuos (Álvarez *et al*, 2004).

El banco de semillas en una comunidad vegetal es la reserva de semillas maduras viables, es un componente importante en la dinámica vegetal y una estrategia de supervivencia de las especies a largo plazo. La formación del banco de semillas se inicia con la dispersión y finaliza con la germinación o la muerte de las semillas. La dispersión de las semillas alrededor de la planta que le dio origen, establece un patrón de distribución en la superficie del suelo (De Souza *et al*, 2006). La agregación de las semillas depende de factores como: la altura de la planta de la cual se desprenden, de los agentes de dispersión y la capacidad de dispersión de las semillas. Otro factor que contribuye a la sobrevivencia de las especies y a la formación de los bancos de semillas es la distribución de la

germinación en el tiempo, esto quiere decir que, las semillas producidas y dispersadas en un año determinado no necesariamente germinarán al año siguiente (De Souza *et al*, 2006).

Las semillas están frecuentemente sujetas a altas tasas de mortalidad, porque suelen ser menos tolerantes que los adultos a las fluctuaciones extremas de las condiciones que ocurren en la superficie del suelo (Cervera *et al*, 2006), así como también la fase de plántula es una de las etapas del ciclo de vida más críticas y sólo una pequeña fracción de las plántulas llega a establecerse (Padilla, 2008). Las semillas deben presentar características fisiológicas y morfológicas para formar un banco de semillas, de acuerdo con Rojas-Aréchiga y Batis (2001), las características de las semillas de las cactáceas presentan fotoblastismo positivo, son de dimensiones pequeñas, presentan un periodo de postmaduración así como una longevidad ecológica.

Los desiertos han servido de modelo para el estudio de las interacciones de nodricismo, en donde, especies muy bien adaptadas a estas condiciones facilitan la germinación y el establecimiento de plántulas de otras especies. Estas interacciones son fundamentales en la regeneración de las poblaciones de algunas especies de cactáceas (Cervera *et al*, 2006; Méndez *et al*, 2006; Jordan y Nobel, 1982), bromelias (Vadillo *et al*, 2004) y otras suculentas.

A diferencia de los ecosistemas tropicales, en los ambientes áridos y semiáridos los factores abióticos limitantes antes mencionados toman mayor protagonismo en la estructuración de las poblaciones y comunidades. Estas dificultades se deben a que en estos ambientes, los factores como sequías extremas, suelos con altas temperaturas, altas tasas de depredación (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991), alta radiación solar (Cervera *et al*, 2006), entre otros, inhiben el potencial regenerativo de las poblaciones tanto de especies anuales como perennes, dificultando la supervivencia de las plántulas germinadas (Padilla, 2008).

El establecimiento puede ser definido como aquellas plántulas que, después de germinar, no dependen de las reservas contenidas en los cotiledones. Se reconoce que muchas plantas, especialmente aquellas cuyas poblaciones se desarrollan en ambientes áridos y semiáridos, presentan dificultades al momento de reclutar nuevos individuos por medio de la germinación, tal es el caso de *Beaucarnea gracilis* en donde no se ha observado reclutamiento reciente en sus poblaciones (Flores, 2003), probablemente porque el establecimiento de muchas plantas perennes en los desiertos está limitado a ciertos años favorables y ha sido relacionado con la cantidad y el patrón de lluvia en especies como *Agave deserti* (Jordan y Nobel, 1979) y *Ferocactus acanthodes* (Jordan y Nobel, 1981).

En el caso de las suculentas, la supervivencia a la sequía puede estar determinada por la cantidad de tejido en donde se almacena el agua desarrollado durante el periodo de crecimiento (Jordan y Nobel, 1981). En general las plantas con metabolismo CAM, presentan tasas de crecimiento bajas, por lo que, luego de la germinación, las plantas son aún pequeñas y la capacidad de almacenamiento de agua es muy inferior a la de los individuos adultos, por lo tanto, la pérdida de agua suele ser letal, especialmente en periodos prolongados de sequía (*obs. pers.*).

En cactáceas, por ejemplo, se ha observado una asociación entre plantas nodriza y muchas de las especies de la familia; sin embargo, no todos los individuos de una población se encuentran asociados con alguna planta nodriza, más bien se encuentran en sitios abiertos expuestos a la fuerte insolación que caracteriza a las zonas áridas y semiáridas (Mandujano *et al*, 2002). Este patrón de establecimiento puede explicarse si consideramos que los individuos pueden tolerar condiciones de sequía debido a sus adaptaciones especiales, además, de una dispersión no aleatoria de las semillas, así como a las necesidades ambientales requeridas por las semillas y plántulas.

4.3 Demografía en especies suculentas

La demografía es el conjunto de métodos empleados para evaluar la dinámica de las poblaciones. Es una herramienta útil que, permite resumir estadísticamente los parámetros demográficos tales como, fecundidad, crecimiento, supervivencia, mortalidad, natalidad entre otros, que en conjunto, determinan los cambios numéricos en las poblaciones (Franco, 1990).

Leslie (1945) introdujo un modelo matricial de proyección poblacional en el que los individuos de la población son clasificados en clases de edad o estadio, lo que lo convierte en un modelo apropiado para formas de vida como, entre otros, los insectos. En muchas especies, los individuos de la misma edad pueden estar en diferentes estadios demográficos (Caswell, 1982). En las plantas, las tasas vitales como la supervivencia y fecundidad están más relacionadas con el tamaño que con la edad, así que Lefkovitch (1965) adaptó el modelo de Leslie para poblaciones estructuradas por clases de tamaño o estadio (Silvertown *et al*, 1993).

Los modelos matriciales son muy populares en biología de la conservación porque conllevan una serie de estadísticos útiles para analizar el estatus demográfico de las poblaciones (Schemske *et al*, 1994; Silvertown *et al*, 1996). Así, por ejemplo, el cálculo de la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) a partir de la matriz de transición, permite al ecólogo determinar si las poblaciones están creciendo ($\lambda > 1$), si están en equilibrio ($\lambda = 1$) o si se encuentran decreciendo ($\lambda < 1$; Silvertown *et al*, 1993). Otros estadísticos útiles son, la estructura estable de tamaños (w) estructura en la cual la proporción de individuos en cada categoría es constante a través del tiempo y el valor reproductivo (v) que se refiere al número de descendientes que un individuo promedio en una categoría particular se espera que produzca durante el resto de su vida; Caswell, 2001). Algunos supuestos del modelo son que, las tasas de supervivencia, de crecimiento y fecundidad son constantes a través del

tiempo, que en las poblaciones no existe migración, que el apareamiento es aleatorio y que los individuos de la población tienen genotipos iguales (sin estructura genética; Caswell, 2001).

La popularidad de estos modelos se debe a que es posible proyectar a futuro el crecimiento de las poblaciones a partir de la supervivencia y fecundidad observadas y son conceptualmente la forma más simple de representar la estructura de una población (Ellner y Rees, 2006),

Otra de las aplicaciones prácticas de los modelos matriciales son, los análisis de perturbación retrospectivos y prospectivos. Los primeros expresan la variación en la tasa de crecimiento como función de la variación en las tasas vitales, estiman la variación hacia atrás en el tiempo, lo que observas y mides de t a $t+1$, por ejemplo, experimentos de respuesta de tabla de vida (LTRE, por sus siglas en inglés; Caswell, 2001). Los análisis prospectivos son los denominados de sensibilidad y elasticidad y expresan qué proporción de la variación en la tasa de crecimiento poblacional puede atribuirse a cambios futuros en una o más de las tasas vitales, por lo tanto, éste es el tipo de análisis frecuentemente más utilizado en programas de conservación y manejo de especies (Caswell, 2000).

La sensibilidad, en un sentido demográfico, provee una medida de la respuesta de λ a perturbaciones en las contribuciones a_{ij} . Debido a que las contribuciones se miden en escalas diferentes, la fecundidad se mide como el número promedio de descendientes y el crecimiento, la permanencia, y retrogresión se expresan como probabilidades, resultan poco útiles para comparar distintas poblaciones y son difíciles de interpretar (Link y Doherty, 2002).

En cambio, las elasticidades (e_{ij}) miden el cambio proporcional en la tasa de crecimiento poblacional que resultaría de cambios proporcionales en cada una de las tasas vitales (a_{ij}) (De Kroon *et al*, 2000). Los análisis de elasticidad son muy útiles porque

permiten determinar la contribución relativa de las categorías de tamaño o de edad a la tasa de crecimiento poblacional, así como determinar la contribución relativa de los procesos demográficos sobre la tasa de crecimiento poblacional. Estos análisis también son muy útiles para ubicar a las poblaciones en el triángulo demográfico (Silvertown *et al*, 1993) y explorar, a través de patrones demográficos, la historia de vida de las especies (Silvertown *et al*, 1996; De Kroon *et al*, 2000; Franco y Silvertown, 2004).

Muchos estudios diseñados para evaluar la dinámica poblacional están orientados a planes de manejo sustentable de especies comerciales (Olmsted y Álvarez-Buylla, 1995) y a la conservación de especies raras y/o amenazadas (Valverde, 2001; Mandujano *et al*, 2007; Martorell, 2007; Ramos, 2007; González, 2008).

En las plantas suculentas, la mayoría de los estudios orientados a determinar la dinámica poblacional, se concentran en la familia Cactaceae (**Cuadro 1**), debido principalmente a su importancia ecológica (a menudo son los componentes florísticos fisonómicamente dominantes de diferentes asociaciones vegetales del país, presentan una mediana riqueza de especies, presenta rareza ecológica de gran parte de sus especies) y tienen valor económico (muchas de sus especies, además del valor ornamental, se aprovechan en la construcción, como alimento y como forraje).

Los estudios enfocados en determinar aspectos demográficos de especies raras se pueden clasificar en dos vertientes, la primera se refiere a estudios comparativos entre una especie rara y una común (Esparza-Olguín *et al*, 2005) y la segunda, aquellos estudios que se concentran en una sola especie (Pino *et al*, 2007; Jiménez-Sierra *et al*, 2009; López y Navarro, 2009). Unos pocos rasgos se han observado en común entre las especies raras, como por ejemplo: tasas de crecimiento cercanas a la unidad (**Cuadro 1**), limitaciones en la reproducción, bajos porcentajes de germinación, bajas tasas de reclutamiento, entre otras (Esparza-Olguín, 2004).

Cuadro 1. Algunos estudios demográficos realizados con especies suculentas.

Familia	Especie	Población(es) o localidad(es)	λ	Referencia
Agavaceae	<i>Agave potatorum</i>	Machiche. Xochiltepec.	0.96193 0.91138	Torres, 2009.
Cactaceae	<i>Ariocarpus scaphirostris</i>	Valle de Rayones, Nuevo León.	1.07±0.17	Mandujano <i>et al</i> , 2007.
Cactaceae	<i>Astrophytum myriostigma</i>	Rioverde. Posas de Santa Ana.	0.9894 0.8857	López, 2012.
Cactaceae	<i>Astrophytum ornatum</i>	Agua Salada, Mun. Cadereyta, Querétaro.	1.5557	Zepeda, 2010.
Cactaceae	<i>Echinocactus platyacanthus</i>	Tehuacán-Cuicatlán.	0.9285 1.005	Jiménez-Sierra <i>et al</i> , 2007.
Cactaceae	<i>Mammillaria crucigera</i>	Tehuacán-Cuicatlán.	1.041±0.057 0.977±0.049	Contreras, 2000.
Cactaceae	<i>Mammillaria dixanthocentron</i>	Valerio Trujano, en Cuicatlán, Oaxaca.	1.673±0.292	Ramos, 2007.
Cactaceae	<i>Mammillaria supertexta</i>	Santiago Quiotepec, Oaxaca.	1.088±0.275	Avendaño, 2007.
Cactaceae	<i>Neobuxbaumia macrocephala N. tetetzo N. mezcalensis</i>	Valle de Tehuacán, Puebla.	1.036±0.038 1.037±0.083 1.087±0.062	Esparza-Olguín <i>et al</i> , 2005.
Cactaceae	<i>Opuntia macrorhiza</i>	Boulder County, Colorado	1.018	Keeler Y Tenhumberg, 2011.
Cactaceae	<i>Polaskia chichipe</i>	San Luis Atolotitlán, Puebla.	0.980-1.091 0.982-1.090	Farfán, 2006
Cactaceae	<i>Pterocereus gaumeri</i>	Península de Yucatán, México.	0.9545- 1.0316	Méndez <i>et al</i> , 2004.

Cactaceae	<i>Stenocactus crispatus</i>	Los Ángeles, Tetela, Puebla	1.2 ± 0.26	López y Navarro, 2009.
Cactaceae	<i>Stenocereus eruca</i>	Magdalena, Baja California Sur.	1.002 – 1.034	Clark-Tapia <i>et al</i> , 2005.
Crassulaceae	<i>Echeveria gibbiflora</i>	Pedregal de San Ángel, México, D.F.	0.952 1.343	Larson, 1992.
Crassulaceae	<i>Echeveria longissima</i>	Concepción Buenavista, Oaxaca.	0.813 1.023	Martorell, 2007.
Crassulaceae	<i>Sedum oxypetalum</i>	Ajusco Medio	1.18-1.32	Martínez, 2009

En ocasiones los criterios para la selección de especies por los que se realizan estudios demográficos se basan en el grado de vulnerabilidad de las poblaciones, esto es, si las poblaciones presentan alteraciones significativas debido al disturbio, ya sea: antropogénico (saqueo, destrucción de hábitats, cambio de uso de suelo, entre otros), o bien disturbio originado por causas naturales (huracanes, incendios, entre otros.). Otros criterios para la selección de especies es si éstas presentan un crecimiento lento y ciclos de vida longevos, si presentan una mortalidad elevada durante los estadios juveniles, si tienen distribuciones restringidas o si tienen gran especificidad de hábitats y si tienen poblaciones pequeñas y fragmentadas (Mandujano *et al*, 2007).

5. Materiales y métodos

5.1. Descripción de *Echeveria peacockii*

E. peacockii pertenece a la serie Pruinosae (Walther, 1972) junto con *E. gudeliana* (Véliz y García-Mendoza, 2011), *E. laui*, *E. runyonii*, y *E. shaviana* (Meyrán y López, 2003). La serie se caracteriza por presentar plantas con tallos cortos, rosetas densas de tamaño mediano, hojas muy pruinosas, cincino habitualmente solitario, brácteas planas y

anchas, corola angulada y de color rosa, pruinosas y pétalos agudamente aquillados (Meyrán y López, 2003).

Echeveria peacockii Croucher, Gardener's Chronicle & Agricultural Gazette, ser. nov. 1: 674, 1874. **Bas.** *Echeveria desmetiana* E. Morren, La Belgique Horticole 159. 1874. *Cotyledon peacockii* (Croucher) Baker, Gardener's Chronicle & Agricultural Gazette 2: 258. 1874. *Cotyledon desmetiana* (E. Morren) Hemseley, Biologia Centrali-Americana, vol. 1, p. 389, 1880. *Echeveria subsessilis* Rose, North American Flora 22(1): 19-20. 1905.

Planta herbácea, perenne, generalmente solitaria, roseta de hasta 15 cm de diámetro. **Raíces** fibrosas. **Tallo** erecto de hasta 10 cm de longitud o acaule. **Hojas** dispuestas en roseta, 50 o más, obovado-espátuladas y mucronadas u oblanceoladas y agudas, angostadas en la base, sésiles, de 5 a 6 cm de longitud, 20 a 35 mm de ancho, planas en la cara superior, redondeadas y algo aquilladas en la inferior, pulverulentas, verdes, pruinosas, que le otorgan un aspecto blanquecino a glauco, bordes rojizos (**Figura 1, A**). **Inflorescencias** de hasta 40 cm de longitud, uno a tres o más cincinnos, con pocas brácteas obovado-acuminadas, apresadoras, aquilladas, de 18 mm de longitud, con dos espuelas en la base, pruinosas (**Figura 1, B**). **Flores** 20 a 45 o más; Pedicelos de 3 mm de longitud, gruesos; sépalos apresadores, desiguales, deltoide-oblongos a ovados, agudos, el mayor de 8 mm de longitud. **Corola** pentagonal, de 11 mm de longitud y 6 a 7 mm de ancho en la base; rosa en la base, naranja en el ápice y en el interior (**Figura 1, C**); pétalos ligeramente recurvados en el ápice, aquillados, unidos en la base. **Nectarios** oblicuos, reniformes, de 1.5 mm de ancho. Florece de mayo a junio (Walther, 1972; Meyrán y López, 2003; Pilbeam, 2008).



Figura 1. *Echeveria peacockii*. A: roseta. B: Inflorescencia. C: corola. D: ejemplar depositado en el herbario MEXU con el número: LED071.

El número de localidades reportadas para esta especie son seis, todas en la zona de Tehuacán-Cuicatlán y que incluyen: cerca de San Lorenzo por Tehuacán; 2 Km al norte de Acatepec; Salinas cerca de Tehuacán; El Riego; San Luis Atotlotitlán y Zapotitlán Salinas (Walther, 1972; Meyrán y López, 2003; Pilbeam, 2008).

La determinación de la especie se llevó a cabo utilizando las claves de la literatura especializada (Walther, 1972; Meyrán y López, 2003; Pilbeam, 2008). Se colectó un individuo adulto y se depositó en el herbario MEXU del Instituto de Biología, UNAM, con el número: LED071 (**Figura 1, D**).

Los eventos reproductivos se presentan de manera sincrónica en la población, la producción de inflorescencias comienza en el mes de mayo y prosigue durante junio. Posteriormente en julio y agosto se presentan las últimas flores, cabe recordar que *E.*

peacockii desarrolla inflorescencias en forma de cincino, en el cual, a medida que crece la inflorescencia, las primeras flores maduran primero. Finalmente durante los meses septiembre y noviembre, los frutos maduran y se lleva a cabo la dispersión de semillas.

5.2. Zona de estudio

El estudio se llevó a cabo en el valle de Zapotitlán Salinas, que se encuentra dentro de la provincia florística de Tehuacán-Cuicatlán (Rzedowski, 1981) y se localiza al sureste del estado de Puebla (Arias *et al*, 2000), Pertenece a la provincia de la Mixteca alta y al sistema geográfico Sierra de Zapotitlán (Morín, 2003). El valle está delimitado al norte por los cerros Chacateca y Pajarito, al este por las sierras de Atzingo y Miahuatepec, al sur por el cerro Corral de Piedra y al oeste por el cerro La Mesa y se localiza en un intervalo altitudinal de 1500 a 2300 m. La zona presenta una precipitación promedio anual de 380 mm y una temperatura promedio anual de 21° C (Valiente-Banuet *et al*, 1997; **Figura 2**). El valle está irrigado por el cause del río Zapotitlán, un río con flujo intermitente, que es tributario del sistema del río Salado. Ambos forman parte de la cuenca alta del Papaloapan.

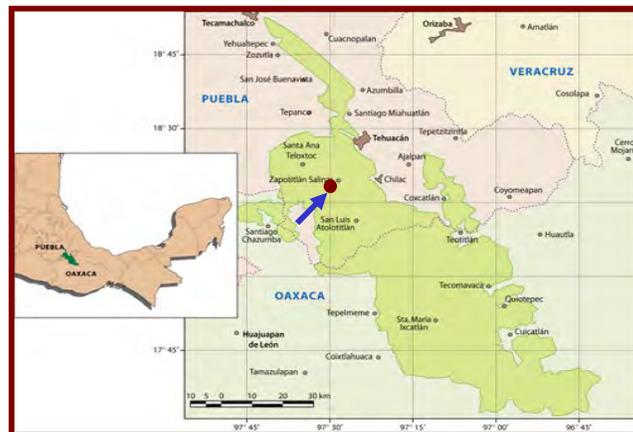


Figura 2. Mapa de la Reserva de la Biósfera “Valle de Tehuacán-Cuicatlán” (en verde). El punto rojizo indicado por la flecha señala la localidad elegida para este estudio y corresponde a Zapotitlán Salinas, Puebla, México.

La población de *E. peacockii* sujeta a estudio se localiza en la Loma de los Cimarrones, en el camino a la cumbre del Cerro Chacateca que se ubica al norte del poblado de Zapotitlán Salinas, Puebla y se localiza a 18° 20'28.9'' N y 97° 28'34.4'' O, a una altitud de 1734 m. El clima es seco Bs, de acuerdo con la clasificación de Köppen modificado por García (1998).

El sitio de estudio se localiza en un sitio abierto con afloramientos de rocas calizas, localmente llamadas “canteras”. La asociación vegetal que predomina es el cardonal de *Cephalocereus columna-trajani* (**Figura 3**), aunque también se presentan componentes de la asociación vegetal de la tetechera de *Neobuxbaumia tetetzo* (Valiente-Banuet *et al*, 2009). Los componentes florísticos que se asocian con el hábitat de *E. peacockii* son: *Agave stricta*, *Agave peacockii*, *Beaucarnea gracilis*, *Cnidusculus tehucanensis*, *Cephalocereus columna-trajani*, *Coryphantha pallida*, *Echinocactus platyacanthus*, *Euphorbia antysiphilitica*, *Hechtia* sp., *Lippia graveolens*, *Mammillaria haageana*, *Mimosa luisana*, *Neobuxbaumia tetetzo* y *Yucca periculosa*, entre otros (**Figura 3**).



Figura 3. Fisonomía general y componentes florísticos asociados con el hábitat de *E. peacockii* en Zapotitlán Salinas, Puebla, México.

5.3 Demografía

Para estimar las tasas vitales, así como la estructura de tamaños de la población y evaluar la dinámica poblacional de la especie de estudio, se llevó a cabo un censo inicial por medio de 45 cuadros permanentes de 9 m² (3 x 3 m) con una separación de 3 m establecidos a lo largo de tres transectos de 100, 60 y 104 m de longitud.

Se marcaron todos los individuos presentes al interior de los cuadros permanentes con etiquetas de aluminio con números progresivos, las etiquetas se sujetaron con cinchos de plástico a ramas del arbusto más cercano. Donde no habían ramas cercanas, se colocaron las etiquetas con un clavo de 2 pulgadas enterrado en el suelo (**Figura 4**).



Figura 4. Ejemplo de marcate de los individuos con etiquetas de aluminio con números consecutivos.



Figura 5. Registro del diámetro de la roseta.

En cada individuo se registró la altura, tomada desde el suelo hasta el ápice de la roseta y se tomaron dos medidas perpendiculares del diámetro de la roseta utilizando un vernier (**Figura 5**), para obtener la cobertura de la roseta por medio de la expresión ($\pi \times r^2$), donde r es el radio y se estimó como la mitad del diámetro promedio. Asimismo, se contó el número de hojas en 36 individuos con diferente diámetro de roseta y altura.

Con la finalidad de determinar si el diámetro de la roseta es un buen descriptor del crecimiento individual y así facilitar la toma de datos en censos futuros, durante los censos realizados a la población se tomaron medidas del diámetro, la altura y para algunos

individuos, el número de hojas. Se realizó un análisis de la relación entre las variables de crecimiento (altura vs diámetro, altura vs número de hojas, diámetro vs número de hojas), con datos obtenidos en el año 2010. Existe una relación lineal y altamente significativa entre las variables métricas de tamaño (**Figura 6**). Dada la facilidad de estimar la cobertura se determinó utilizarla como variable de crecimiento para el modelo poblacional.

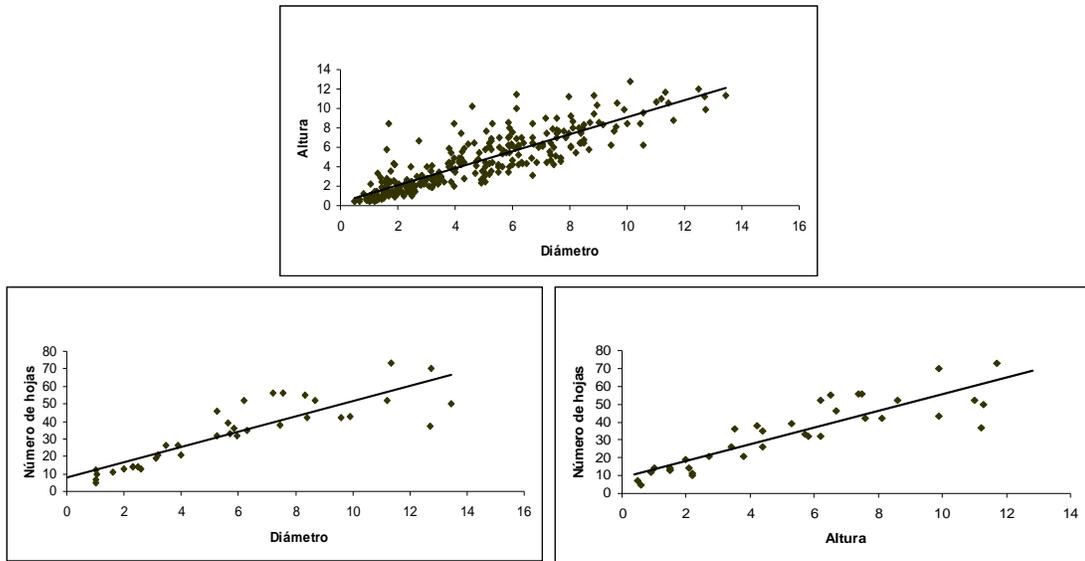


Figura 6. Relación entre la altura y el diámetro de la roseta de *E. peacockii* $r = 0.8737$. Entre el número de hojas y el diámetro de la roseta $r = 0.8687$ y entre el número de hojas y la altura de la planta $r = 0.8783$, para todos los casos $p < 0.0001$.

Con el objetivo de obtener datos para cubrir dos intervalos de proyección de un año cada uno, se efectuaron dos censos posteriores durante el mes de mayo de 2011 y mayo de 2012, donde se registró el diámetro de la roseta de los individuos marcados, siguiendo el método efectuado en el censo inicial. Durante julio y agosto se realizaron visitas a la localidad con una frecuencia de una a dos veces mensuales con la finalidad de registrar nuevos reclutamientos por vía sexual o vegetativa, la producción de inflorescencias y flores, fructificación y la mortalidad.

Para estimar la fecundidad se registró el número de individuos reproductivos, el número de inflorescencias producidas por cada individuo y el número de flores por inflorescencia. Posteriormente, durante la época de fructificación (septiembre), se colectaron aleatoriamente en diferentes individuos adultos fuera de la zona de estudio, 15 infrutescencias. Se colectaron aquellas infrutescencias que presentaban signos de desarrollo de los frutos (corola seca y cerrada), para evitar que las semillas producidas se dispersaran y por lo tanto, obtener errores en los estimados de fecundidad.

Para estimar el número de semillas producidas por fruto, se extrajo la totalidad de las semillas producidas por cada una de las infrutescencias colectadas. Las semillas se colocaron en sobres de papel y se almacenaron en un lugar fresco y seco para su posterior conteo.

Los valores de fecundidad (número promedio de semillas producidas por individuo) se calcularon de la siguiente manera:

1) se tomaron 15 muestras de 132 semillas y se pesaron en una balanza analítica, puesto que las semillas de *E. peacockii* y en general, de las crasuláceas son demasiado pequeñas y numerosas, para ser contadas con precisión. Los pesos de las muestras se promediaron y por medio de una regla de proporciones se calculó el número promedio de semillas por fruto.

2) el promedio de semillas/fruto se multiplicó por el número de frutos producidos por los individuos de cada categoría correspondiente.

3) para determinar la contribución de semillas por cada categoría, el número de semillas se dividió entre el total de individuos registrados en cada una de las categorías.

El crecimiento de los individuos de la población se determinó individualmente considerando la cobertura de la roseta al término del intervalo de proyección, con respecto a la cobertura registrada durante el censo inicial.

La supervivencia se determinó como el número de individuos sobrevivientes al censo final con respecto al censo inicial, es decir en un periodo de un año. La mortalidad se evaluó como el número de individuos muertos y/o desaparecidos durante el intervalo de un año.

Para determinar el tipo de distribución espacial que presenta la población de *E. peacockii* en Zapotitlán Salinas, Puebla, se realizó un muestreo a través de 30 cuadros de 4 m² en tres transectos de diferentes longitudes. Se contabilizaron los individuos presentes en los cuadros y se calculó el promedio, así como la varianza de la muestra. Se utilizó el índice de dispersión varianza/media (Avendaño, 2007), que se define por la siguiente expresión:

$ID = S^2 / X$, donde S^2 es la varianza de la muestra y X , es el promedio de la muestra. Cuando ID es menor que la unidad, el patrón espacial es regular, si ID es igual que uno, la distribución es aleatoria, y si ID es mayor que uno, la distribución es agregada.

5.3.1. Construcción de los modelos de proyección poblacional

Las plantas presentan ciclos de vida complejos, que incluyen crecimiento clonal y disminución de su talla, por lo tanto es más conveniente clasificar a las plantas en categorías de tamaño. Además, el comportamiento demográfico de las plantas está más relacionado con el tamaño que con la edad (Caswell, 1982). Se seleccionaron siete categorías en las cuales se estructuró la población de acuerdo con el la cobertura de la roseta de los individuos (**Cuadro 2**), en otros trabajos demográficos con especies del mismo género también se utiliza la cobertura de la roseta para clasificar a los individuos (*E. longissima* y *E. purpurorum*; Martorell, 2007; Espino *com. pers.* Respectivamente). También se presentan los estadios a los que corresponde cada categoría de tamaño. En la clasificación se incluye una categoría que corresponde a las semillas (**Cuadro 2**).

Cuadro 2. Clasificación de la población de *E. peacockii* en Zapotitlán Salinas, Puebla, México, en categorías de tamaño con base en la cobertura de la planta (tamaño). También se presenta una aproximación del estadio que corresponde a cada categoría de tamaño.

Categoría	Cobertura (cm ²)	Estadio
1	-	Semillas
2	> 0.15 - ≤ 15	Plántulas
3	> 15 - ≤ 30	Juveniles
4	> 30 - ≤ 45	Adultos I
5	> 45 - ≤ 60	Adultos II
6	> 60 - ≤ 90	Adultos III
7	> 90	Adultos VI

En la dinámica poblacional de *E. peacockii*, se consideró utilizar un banco de semillas del 1%, ya que algunas observaciones y datos empíricos sugieren que en general las crasuláceas pueden llegar a formar bancos de semillas (Baskin y Baskin, 1977; Martínez, 2009; Martínez-Villegas *et al*, 2012). Un banco de semillas del 1% se basa en estudios realizados en cactáceas (Rojas-Aréchiga y Batis, 2001).

Se utilizó el modelo de Lefkovitch (1965) para evaluar la dinámica poblacional de *E. peacockii*. El modelo está dado por la siguiente expresión:

$$\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{A} (\mathbf{n}_t)$$

en donde \mathbf{n}_t es un vector de abundancias de las categorías de tamaño de la población al inicio del estudio, \mathbf{A} es una matriz no negativa, cuadrada de $n \times n$ filas y columnas que incluye las probabilidades de transición y los valores promedio de fecundidad (**Figura 6**). Para obtener el tamaño poblacional al tiempo \mathbf{n}_{t+1} , la matriz de transición debe multiplicarse por el vector \mathbf{n}_t , que corresponde a la estructura poblacional inicial observada (Caswell, 2001).

$$\begin{matrix} \mathbf{n}_{t+1} \\ \left(\begin{array}{c} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \\ n_5 \end{array} \right) \end{matrix} = \begin{matrix} \mathbf{A} \\ \left[\begin{array}{ccccc} P_{11} & F_{21} & F_{31} & F_{41} & F_{51} \\ C_{21} & P_{22} & R_{23} & R_{24} & R_{25} \\ 0 & C_{32} & P_{33} & R_{34} & R_{35} \\ 0 & 0 & C_{43} & P_{44} & R_{45} \\ 0 & 0 & 0 & C_{54} & P_{55} \end{array} \right] \end{matrix} \times \begin{matrix} \mathbf{n}_t \\ \left(\begin{array}{c} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \\ n_5 \end{array} \right) \end{matrix}$$

Figura 7. Matriz de transición y vector de abundancias para un organismo hipotético. P indica la probabilidad de permanencia en la misma categoría de tamaño, F representa la fecundidad promedio en cada categoría de tamaño, C es la probabilidad de crecimiento de una categoría a otra categoría superior y R indica la retrogresión de una categoría a una inferior.

Por medio de un cuadro de frecuencias, se calcularon las probabilidades de transición entre categorías y se elaboraron dos diagramas de ciclo de vida de la población de dos años de estudio. Para construir la tabla, los datos demográficos de los censos se cotejaron entre ellos y se determinó el número de individuos que pasaron de una categoría a una inferior (retrogresión), el número de individuos que murieron (mortalidad), y el número de individuos que permanecieron en la misma categoría (permanencia) durante el intervalo de proyección. El número de individuos que transitan entre categorías se expresa como probabilidad, cuyo intervalo es de cero a uno.

Una vez establecida la matriz de transiciones, el siguiente paso fue calcular la tasa de crecimiento, así como la estructura estable de tamaños y el valor reproductivo, que corresponden al eigenvalor dominante de la matriz, y los eigenvectores derecho e izquierdo, respectivamente (Caswell, 2001). Se estimó la tasa de crecimiento poblacional mediante la aplicación PopTools del programa Excel de Windows.

Subsecuentemente, se calculó el intervalo de confianza para las tasa de crecimiento poblacional con una confianza del 95%, por medio del método bootstrap, utilizando la

aplicación Popbio del programa estadístico R (Stubben y Milligan, 2007). Mediante un remuestreo aplicado 1000 veces a las transiciones y a lambda.

5.3.2. Análisis prospectivo

Con el fin de evaluar el efecto de pequeños cambios en las probabilidades de la matriz de transición sobre la tasa de crecimiento poblacional, se obtuvieron matrices de sensibilidad y elasticidad calculadas directamente de la aplicación Popbio del programa estadístico R (Stubben y Milligan, 2007). Las sensibilidades (S_{ij}) miden el cambio absoluto en la tasa de crecimiento que resultaría de un cambio absoluto en cada una de las tasas vitales a_{ij} . Las sensibilidades se calculan a partir de los valores reproductivos y de la estructura estable de tamaños de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$s_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{\langle w, v \rangle}$$

Donde, $\partial \lambda / \partial a_{ij}$ representa el cambio en la tasa de crecimiento con respecto a cada una de las entradas de la matriz. Las sensibilidades proveen una medida de la respuesta de λ a perturbaciones en las contribuciones a_{ij} . Debido a que las contribuciones se miden en escalas diferentes (la fecundidad se mide como el número promedio de semillas producidas, mientras que el crecimiento, la permanencia, y retrogresión se expresan como probabilidades), resultan poco útiles y difíciles de interpretar (Link y Doherty, 2002).

En cambio, las elasticidades (e_{ij}) miden el cambio proporcional en la tasa de crecimiento poblacional que resultaría de cambios proporcionales en cada una de las tasas vitales (a_{ij}) (De Kroon *et al*, 2000). Las elasticidades se calculan a partir de las sensibilidades, así como, de la tasa de crecimiento y de cada elemento a_{ij} de la matriz de transición, de tal forma que:

$$e_{ij} = s_{ij} \left(\frac{a_{ij}}{\lambda} \right)$$

Donde s_{ij} son las sensibilidades, a_{ij} representan las entradas de la matriz y λ es la tasa finita de crecimiento poblacional. Las elasticidades son muy útiles para determinar la contribución relativa de las categorías a la tasa de crecimiento poblacional, así como para determinar la importancia relativa de los procesos demográficos de la población y de las categorías de tamaño en la tasa de crecimiento poblacional. Asimismo, las elasticidades nos permiten ubicar a las poblaciones en el triángulo demográfico (Silvertown *et al.* 1993) para explorar patrones demográficos de historias de vida y compararlos entre las especies.

5.4. Prueba de germinación en laboratorio

Son muy escasos los estudios referentes a la germinación de las semillas de las especies de la familia Crassulaceae, algunos de los factores que afectan la germinación han sido explorados en *Sedum pulchellum* (Baskin y Baskin) y *Sedum oxypetalum* (Martinez-Villegas *et al.*, 2012), sin embargo, no es el caso para *Echeveria*. Por este motivo, así como a la dificultad de obtener estimados precisos de la germinación en condiciones naturales, se efectuó una prueba de germinación en laboratorio en condiciones de temperatura controladas.

Los resultados de este experimento nos permiten conocer las condiciones más adecuadas de temperatura para la germinación y en consecuencia, producir más individuos por esta vía con fines de conservación y aprovechamiento. Las semillas se colectaron de diferentes frutos tomados aleatoriamente de la población, se almacenaron en el laboratorio durante seis meses y posteriormente, se efectuó la prueba de germinación. Se consideraron 8 tratamientos, cada uno de los cuales se replicó cinco veces (**Cuadro 3**). La unidad experimental consistió en una caja Petri con 30 semillas y un sustrato de agar al 1%.

Cuadro 3. Tratamientos de germinación de las semillas de *E. peacockii*.

Tratamiento	
1	15°C temperatura constante
2	20°C temperatura constante
3	25°C temperatura constante
4	25°C temperatura constante c/giberelinas
5	25-30°C temperatura variable
6	20-30°C temperatura variable
7	30°C temperatura constante
8	35°C temperatura constante

Se consideró un tratamiento con giberelinas para promover la germinación suponiendo que las semillas presentarían latencia (Mandujano *et al*, 2007; Amador-Alfárez *et al*, 2013). Las cajas se colocaron en cámaras de germinación con la temperatura fijada para cada tratamiento y se sometieron a condiciones lumínicas de 12 h de luz y 12 h de oscuridad. La germinación se registró cada 2 días por un periodo total de 30 días. Se consideró una semilla germinada cuando la radícula era evidente.

Se realizó una transformación arcoseno de los porcentajes de germinación acumulada y para determinar si existían diferencias entre tratamientos se empleó un análisis de varianza de una vía, con el programa estadístico STATISTICA 8.0; así mismo, se realizó una prueba de Tukey para determinar afinidades o diferencias entre tratamientos.

5.5. Experimento de establecimiento

Para determinar la preferencia de establecimiento de plántulas en campo, se diseñó un experimento en el que las plántulas se introdujeron en tres condiciones de establecimiento: debajo de arbustos, bajo las rocas y en exposición solar directa. Estas condiciones se eligieron con base en observaciones personales realizadas durante los

muestreos, en donde se observó que los individuos de la población se desarrollan en estas tres condiciones. Nuestra hipótesis fue que una mayor proporción de individuos en los estadios de plántula y juvenil sobrevive por la facilitación que proveen arbustos y rocas en comparación con aquellas plantas que se encuentran en exposición solar directa. Cada tratamiento consistió de 20 plántulas con 3 réplicas (60 plántulas por tratamiento), se utilizó suelo del sitio como sustrato para las plántulas.

Las plántulas obtenidas de la prueba de germinación en laboratorio, se transplantaron a charolas de plástico para permitir su crecimiento durante un periodo de cuatro meses y así alcanzar un tamaño que permitiera un mejor manejo de las mismas.

En el campo, se trazaron cuadros permanentes de 50 cm x 50 cm en cada una de las tres condiciones antes mencionadas en donde fueron transplantadas. Para evaluar la supervivencia de las plantas, se realizaron registros cada 15 días en un principio y posteriormente cada mes. Se realizó una prueba Peto y Peto Logrank para evaluar diferencias entre las curvas de supervivencia (Pyke y Thompson, 1986).

Adicionalmente, se trazaron tres transectos para registrar la proporción de individuos que se desarrollan en cada una de las condiciones (bajo arbustos, bajo rocas y en exposición directa). Para determinar si existen diferencias significativas entre las tres condiciones de establecimiento, se realizó una prueba χ^2 comparando una distribución aleatoria (esperada) contra la distribución observada.

5.6. Simulaciones de manejo y protección de la población

Para evaluar el efecto que tendrían algunas modificaciones en las entradas de la matriz de transición y en consecuencia sobre la tasa de crecimiento poblacional, se llevaron a cabo una serie de simulaciones promediando las dos matrices obtenidas en este estudio (matriz promedio). Con estas simulaciones numéricas se pretende contribuir a la

conservación de la población evaluando el efecto positivo o negativo que muestren los diferentes escenarios. Se simularon cuatro condiciones variando: 1) El banco de semillas, 2) la extracción selectiva de individuos, 3) la importancia en el establecimiento de plántulas y 4) en la extracción de semillas con fines de establecimiento de unidades de manejo de vida silvestre (UMA).

1) Para evaluar el efecto que tiene el banco de semillas en la dinámica poblacional de *E. peacockii* en Zapotitlán Salinas, la simulación consistió modificar la entrada de la matriz de transición que corresponde al banco de semillas, es decir, la primera columna y primera fila de la matriz (P_{11}) con una serie de valores hipotéticos que representan incrementos graduales en la permanencia de las semillas. Estos valores van de 0% para un banco inexistente, 1%, 5%, 10%, 20%, 30%, 40%, 50%, 60% y hasta 70%, que indicaría un número muy grande de semillas en el banco.

2) Para simular la extracción selectiva de individuos, se plantearon siete escenarios, cuatro para los individuos de mayor talla y tres para los individuos de categorías de tamaño pequeño. El escenario A, se presenta con fines de comparación (sin simulación). En el primero se simula la extracción de todos los individuos de la categoría 7 (escenario B); en el segundo se simula la extracción de los individuos de las categorías 7 y 6 (escenario C), en el tercero se extraen todos los individuos de las categorías 7, 6 y 5 (escenario D) y finalmente se incluye a la categoría 4 en la extracción (escenario E). También se incluye la remoción de los individuos de la categoría 2 (escenario F), la extracción de las categorías 2 y 3 (escenario G) y por último la remoción de las categorías 2, 3 y 4 (escenario H).

3) Para simular el incremento o decremento en el establecimiento de plántulas partiendo de 0, 100, 200, 300, 400, 500, 600, 700, 800, 900, 1000 y 1100 plántulas establecidas comparado con el número promedio observado en campo que corresponde a 540.5 plántulas. Para tal efecto se modificó la entrada de la matriz que corresponde al

establecimiento de plántulas, es decir, la primera columna, segunda fila de la matriz de transición (C_{21}).

4) Puesto que *E. peacockii* es una planta con un elevado potencial ornamental, se simula el efecto que la extracción de semillas tiene sobre la dinámica de la población, para tal efecto, se redujo gradualmente en 1%, 5%, 10%, 20%, 30%, 40%, 50%, 60%, 70%, 80%, 90% y 100% la fecundidad promedio, los elementos modificados corresponden a F_{12} , F_{13} , F_{14} , F_{15} , F_{16} y F_{17} de la primera fila de la matriz de transición.

5.7. Método de evaluación de riesgo

Se realizó una evaluación de la situación de riesgo de *E. peacockii*, siguiendo el protocolo establecido en el anexo normativo II (Método de evaluación del riesgo de extinción de plantas en México) incluido en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. En este protocolo se establecen cuatro criterios generales con los que se obtiene un puntaje final que es utilizado para asignar la categoría de riesgo de la especie en cuestión (**Cuadro 4**).

Cuadro 4. Criterios establecidos en el método de evaluación del riesgo de extinción de plantas en México (Semarnat, 2010).

1. Índice de rareza.	
<p>Criterio A. Características de la distribución geográfica</p> <p>1) Extensión de la distribución geográfica (0-4 puntos).</p> <p>2) Número de poblaciones o localidades conocidas (0-3 puntos).</p> <p>3) Número de provincias biogeográficas (0-3</p>	<p>Criterio B. Características del hábitat.</p> <p>1) ¿En cuántos tipos de vegetación se presenta? (0-3 puntos).</p> <p>2) ¿El taxón tiene hábitat especializado? (0-1 puntos).</p> <p>3) ¿La permanencia de la población depende de un hábitat primario? (0-1 puntos).</p> <p>4) Si requiere regímenes de perturbación o está asociada</p>

puntos). 4) Representatividad de la distribución del taxón en el Territorio Mexicano (0-1 puntos)	a etapas transitorias en la sucesión? (0-1 puntos). 5) Amplitud del intervalo altitudinal (0-3 puntos)
Suma del puntaje obtenido del criterio A/ 11	Suma del puntaje obtenido en el criterio B/9
Criterio C. Vulnerabilidad biológica intrínseca. <i>C-1. Demografía</i> 1) Número total de individuos (0-3 puntos). 2) Reclutamiento (0-4 puntos) 3) Atributos demográficos (0-7 puntos) <i>C-2. Genética.</i> 1) Variación molecular (0-1 puntos) 2) Estructura genética molecular (0-1 puntos) 3) Cantidad de variación genética (0-1 puntos). 4) Nivel de diferenciación entre poblaciones (0-1 puntos).	<i>C-3. Interacciones bióticas especializadas.</i> 1) Requerimiento de una nodriza para establecimiento (0-1 puntos). 2) Requiere hospedero o forofito específico (0-1 puntos). 3) Requiere un polinizador específico (0-1 puntos). 4) Dispersor específico (0-1 puntos). 5) Mirmecofilia obligada (0-1 puntos). 6) Dependencia estricta de micorriza (0-1 puntos). 7) Afectación por depredadores, patógenos, etc. (0-1 puntos).
Subtotal del Criterio C/23	
II. Índice de impacto antropogénico	
Criterio D. Impacto de la actividad humana. 1) ¿Cómo afecta al taxón la alteración antrópica del hábitat? (-1-1 puntos). 2) Nivel de impacto de las actividades humanas (0-4 puntos). 3) Deterioro en la calidad o extensión del hábitat por cambios globales (0-1 puntos). 4) Impacto del uso sobre el taxón (0-4 puntos). 5) Es cultivado o propagado ex situ (-1-0 puntos).	
Suma del puntaje obtenido del criterio C/10	
Asignación de la categoría de riesgo	
Suma de los puntajes de los cuatro criterios normalizados	Categoría de riesgo
> 2	En Peligro de Extinción (P)
> 1.7 < 2	Amenazada (A)
> 1.5 < 1.7	Sujeta a Protección Especial (Pr)

6. Resultados

6.1 Demografía

6.1.1. Estructura poblacional

En el censo inicial (n_t) se registraron 308 individuos, la población se compone principalmente de individuos de $>0.15<15 \text{ cm}^2$ (**cat. 2**), en segundo lugar de plantas de $>15<30 \text{ cm}^2$ (**cat. 3**), las rosetas de tamaño medio (**cat. 4 y cat. 5**; $>30<45$ y $>45<60 \text{ cm}^2$, respectivamente) y los individuos más grandes (**cat. 6** $>60<90$ y **cat. 7** $>90 \text{ cm}^2$) son menos frecuentes (**Figura 8**). La forma de la curva representa a la llamada “J- invertida”, e indica reclutamiento reciente de nuevos individuos.

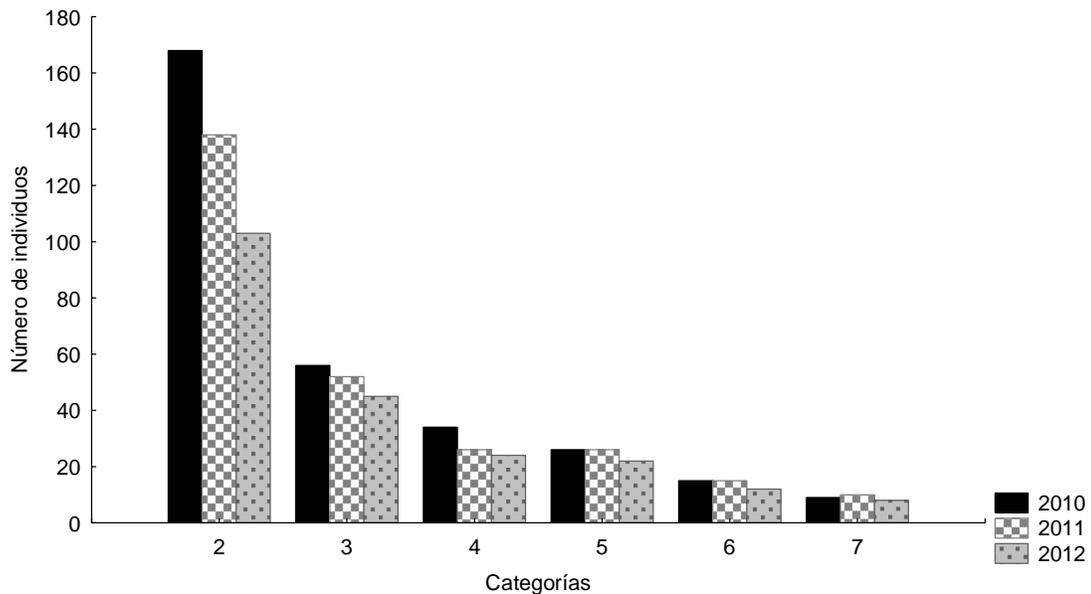


Figura 8. Estructura observada de *E. peacockii* en Zapotitlán Salinas, Puebla, México. Los individuos se registraron en un área de 405m^2 .

6.1.2. Densidad poblacional y distribución espacial

La población de *E. peacockii* tiene una densidad de 1.31 ± 0.19 individuos/ m^2 , es decir **13,100** individuos/ha y una distribución espacial agregada, **ID = 6.84**.

6.1.3. Mortalidad

Durante el intervalo de proyección 2010-2011 y 2011-2012, la categoría 1 (semillas) presentó una mortalidad elevada del 99% en los dos años de estudio (ver discusión). Los individuos de menor talla que corresponden a las categorías 2 y 3 presentan la tasa de mortalidad más elevada en los dos años de estudio (**Figura 9**). Los individuos de las categorías 4 presentaron una mortalidad inferior a la categoría 5. En la categoría 7 no se presentó mortalidad en los dos años de estudio y para la categoría 6 durante 2011-2012 tampoco murieron individuos (**Figura 9**).

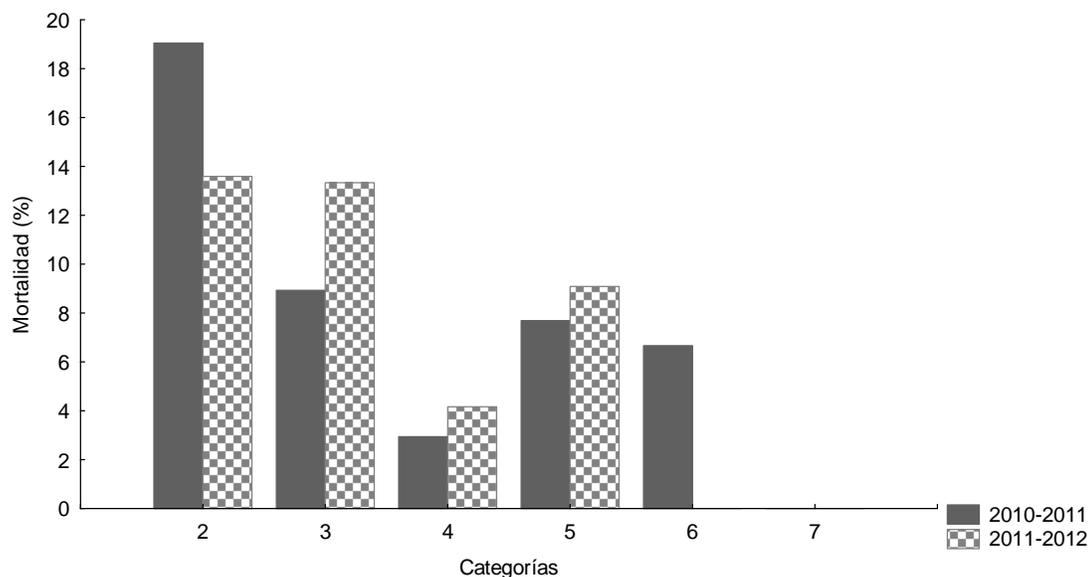


Figura 9. Porcentaje de mortalidad en las diferentes categorías de tamaño de *E. peacockii*, en Zapotitlán Salinas, Puebla, México, para los periodos de estudio 2010-2011 y 2011-2012.

6.1.4 Fecundidad

De acuerdo con la estimación del número de semillas por fruto, para el periodo 2010-2011 cada fruto produjo en promedio 630.78 ± 60 semillas y para 2011-2012 el promedio fue de 438 ± 53 semillas. Como en el caso de la mayoría de las plantas, en *E. peacockii* existe una correlación positiva entre el tamaño de la roseta y la fecundidad, este

patrón se ha observado en otras especies de *Echeveria* (*E. gibbiflora*; Parra *et al*, 1993; *E. longissima*, Martorell, 2007). En la medida en que se incrementa el tamaño de los individuos, éstos son más fecundos. Las categorías 5, 6 y 7 son las que más contribuyen en cuanto a la producción de frutos en la población y el número de frutos que producen cada una de ellas es muy similar (**Figura 10**).

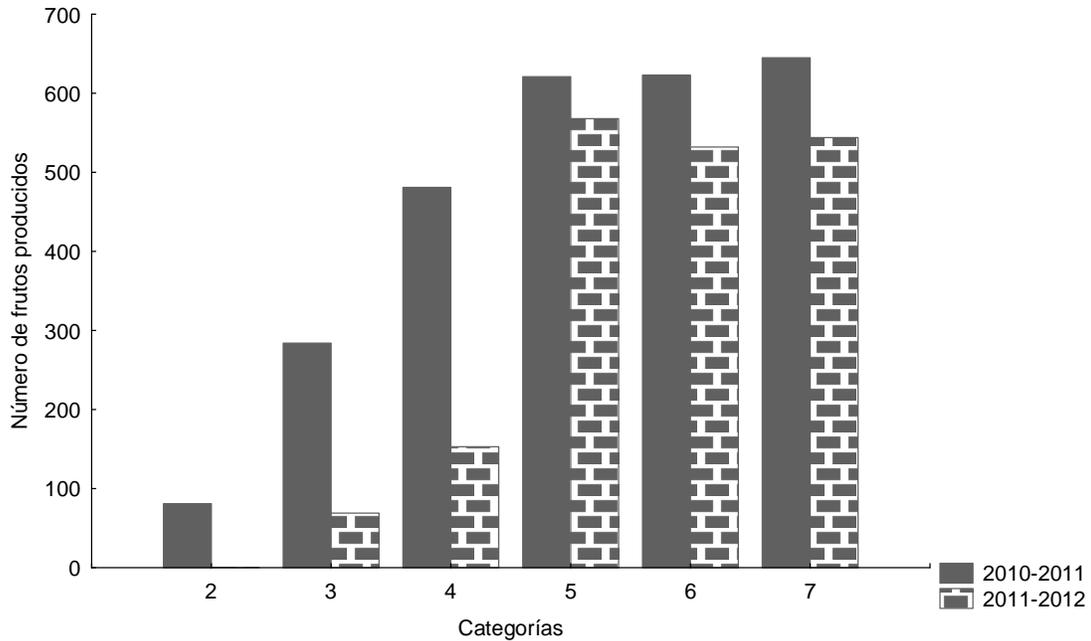


Figura 10. Producción de frutos por categoría de tamaño de la población de *E. peacockii* en Zapotitlan Salinas, Puebla, México, para los dos años de estudio.

El porcentaje de individuos de cada categoría que florecen se incrementa con el tamaño de la roseta (**Figura 11**). Durante 2010-2011 la frecuencia de individuos que florecieron fue mayor que en 2011-2012 y en todas las categorías se presentó floración, aún en la categoría 2 aunque de muy pocos individuos. En 2011-2012 la frecuencia de floración fue menor y no se presentó floración en la categoría 2, lo que indica que es un fenómeno poco probable (**Figura 11**).

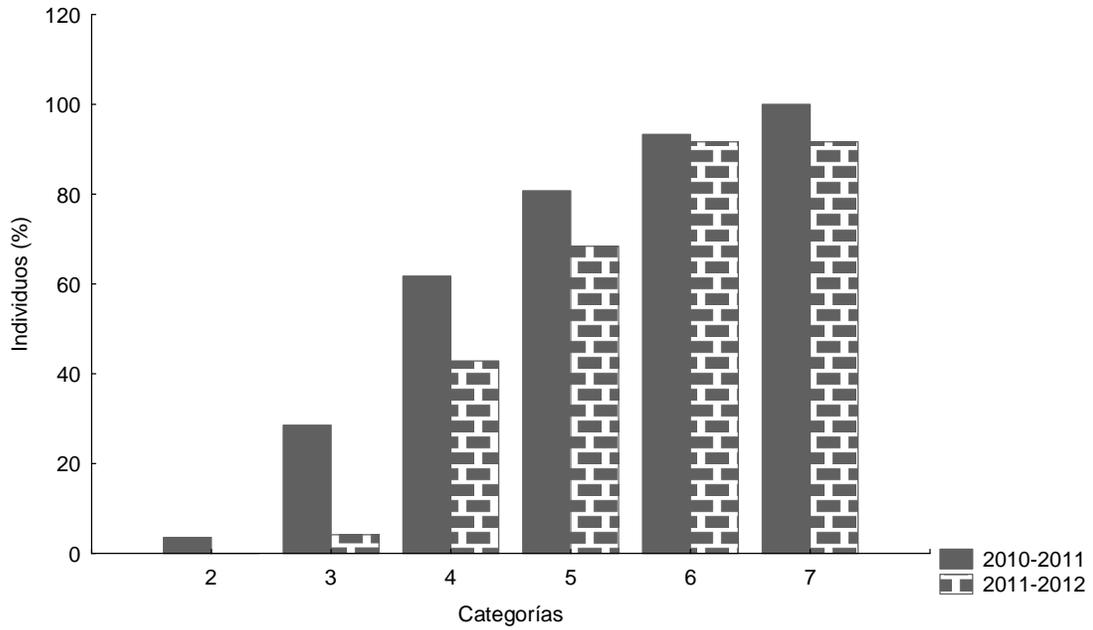


Figura 11. Porcentaje de individuos que florecen en determinada categoría de tamaño de *E. peacockii* en Zapotitlán Salinas, Puebla, México.

6.2. Modelo de proyección poblacional

Las probabilidades de transición y las fecundidades promedio se obtuvieron a partir de una tabla de frecuencias del destino de los individuos de los dos años de estudio censados en un área total de 405m². En 2011-2012 se registró un menor número de plántulas, así como una fecundidad promedio más baja que en el año anterior (**Cuadro 5**).

Cuadro 5. Tabla de frecuencias de los individuos de la población de *E. peacockii*, a) para el periodo 2010-2011 y b) 2011-2012.

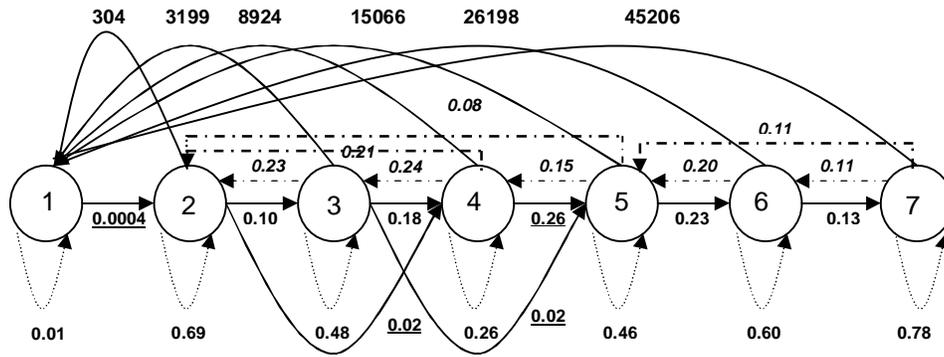
		n_t						
a)		1	2	3	4	5	6	7
n_{t+1}	1	17251.84	304	3199	8924	15066	26198	45206
	2	669	116	13	7	2	0	0
	3	0	17	27	8	0	0	0
	4	0	3	10	9	4	0	0
	5	0	0	1	9	12	3	1
	6	0	0	0	0	6	8	1
	7	0	0	0	0	0	3	7
	qx	1707263	32	5	1	2	1	0
	n_t	1725184.29	168	56	34	26	15	9

		n_{t+1}						
b)		1	2	3	4	5	6	7
n_{t+2}	1	9775.88	0	97	2190	7147	18688	47359
	2	412	66	4	1	0	0	0
	3	0	23	17	8	0	0	0
	4	0	0	17	8	3	0	0
	5	0	0	1	6	7	3	2
	6	0	0	0	0	9	3	1
	7	0	0	0	0	1	6	5
	qx	1008600.12	14	6	1	2	0	0
	n_{t+1}	1018788	103	45	24	22	12	8

6.2.1. Diagramas del ciclo de vida

Con la información recabada de las tablas de frecuencias se elaboraron dos diagramas del ciclo de vida de *E. peacockii* que corresponden a dos años de estudio en Zapotitlán Salinas. En los diagramas se observa que en 2010-2011 se presentaron retrogresiones de hasta tres categorías, mientras que en 2011-2012 las retrogresiones fueron únicamente de solo dos categorías. En 2010-2011 la categoría 2 contribuyó con 304 semillas, pero en 2011-2012 no se presentó contribución. La producción de semillas fue menor en 2011-2012. La probabilidad de permanencia en determinada categoría fue en general menor en 2011-2012 (**Figura 12**).

a)



b)

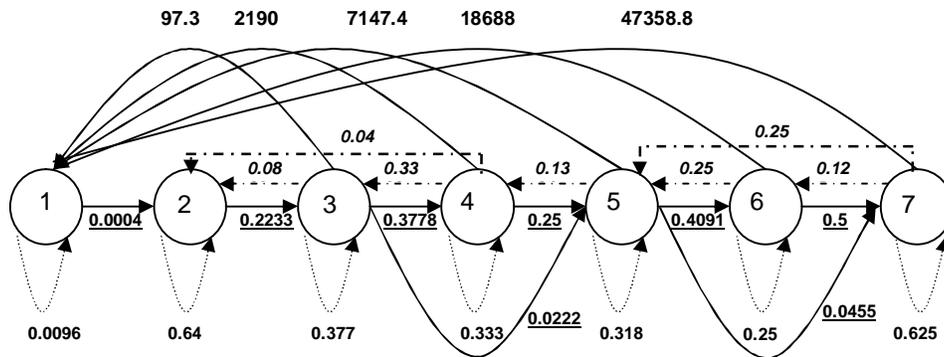


Figura 12. Diagrama del ciclo de vida de *E. peacockii* para los intervalos de proyección a) 2010-2011 y b) 2011-2012. Los círculos representan los nodos de las categorías, las flechas con líneas punteadas debajo de los nodos representan la permanencia en la categoría. Las flechas hacia la derecha representan el crecimiento. Las flechas punteadas hacia la izquierda representan la retrogresión a categorías inferiores. Las flechas hacia la izquierda que convergen en el nodo 1, representan la contribución de semillas de las categorías superiores.

6.2.2. Matrices de transición

Se emplearon las tablas de frecuencias de los datos dos años de estudio para determinar las entradas a_{ij} de las matrices de transición. El eigenvalor dominante de la matriz de transición se estimó directamente de la aplicación Poptools de Excel y

corresponde a $\lambda = 1.234 < \mathbf{1.2742} < 1.303$ para 2010-2011 y de $\lambda = 1.282 < \mathbf{1.2893} < 1.351$ para 2011-2012 (**Cuadro 6**).

Cuadro 6. Matrices de transición para los intervalos de proyección a) 2010-2011 y b) 2011-2012. Se presentan las categorías de tamaños, la estructura estable (w) y el valor reproductivo (v) así como el intervalo de confianza al 95% (IC). La primera categoría corresponde a las semillas, mientras que las restantes seis categorías corresponden a las clases de tamaños en las que se dividió a la población (categorización en el fondo del cuadro).

a)	1	2	3	4	5	6	7	w	v	λ
1	0.0100	304	3199	8924	15066	26198	45206	-	0	1.2742
2	0.0004	0.6905	0.2321	0.2059	0.0769	0	0	0.8221	0.0117	IC=1.234-1.303
3	0	0.1012	0.4821	0.2353	0	0	0	0.1162	0.0412	
4	0	0.0179	0.1786	0.2647	0.1538	0	0	0.0376	0.0864	
5	0	0	0.0179	0.2647	0.4615	0.2000	0.1111	0.0164	0.1619	
6	0	0	0	0	0.2308	0.6000	0.1111	0.0055	0.2727	
7	0	0	0	0	0	0.1333	0.7778	0.0022	0.4262	

b)	1	2	3	4	5	6	7	w	v	λ
1	0.0096	0	97	2190	7147	18688	47359	-	0	1.2893
2	0.0004	0.6408	0.0889	0.0417	0	0	0	0.6669	0.0120	IC=1.282-1.351
3	0	0.2233	0.3778	0.3333	0	0	0	0.1929	0.0348	
4	0	0	0.3778	0.3333	0.1364	0	0	0.0808	0.0695	
5	0	0	0.0222	0.2500	0.3182	0.2500	0.2500	0.0322	0.1839	
6	0	0	0	0	0.4091	0.2500	0.1250	0.0142	0.3032	
7	0	0	0	0	0.0455	0.5000	0.6250	0.0129	0.3966	

Categorización cobertura cm^2

Cat 1	Cat 2	Cat 3	Cat 4	Cat 5	Cat 6	Cat 7
Semillas	> 0.15 - ≤ 15	> 15 - ≤ 30	> 30 - ≤ 45	> 45 - ≤ 60	> 60 - ≤ 90	> 90

Derivada del modelo matricial, las estructuras estables de tamaños (w) se compararon con la estructura observada en los dos años de estudio. Para el periodo 2010-2011 la estructura estable y la observada difiere significativamente $G = 59.3722$, $gl = 5$, $p <$

0.0001 (**Figura 13**), lo que indica que no se ha alcanzado una tasa constante de crecimiento.

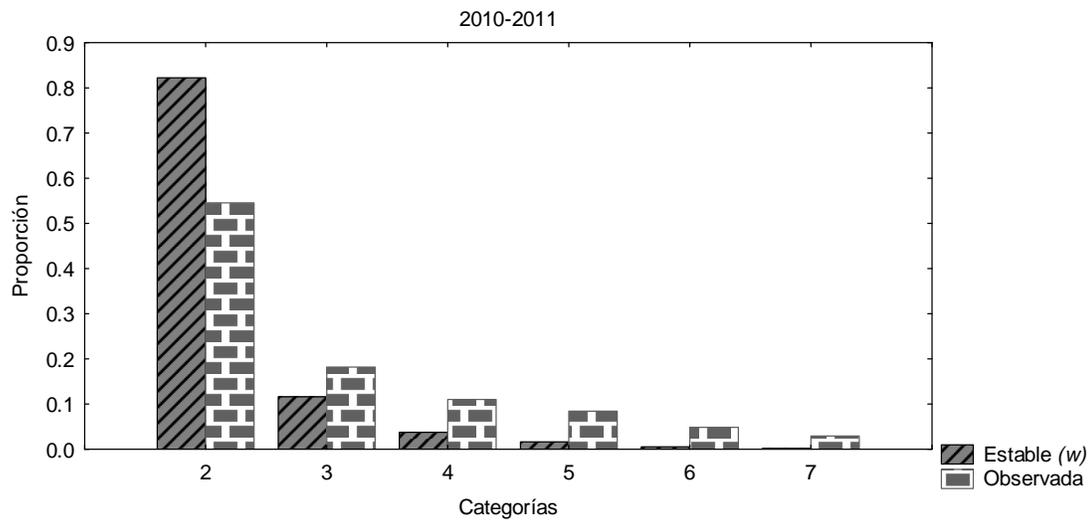


Figura 13. Estructura estable de tamaños y estructura observada durante el periodo 2010-2011.

Y para el periodo de estudio 2011-2012 la estructura estable y la observada también difieren significativamente $G= 22.597, gl=5, p<0.0002$ (**Figura 14**).

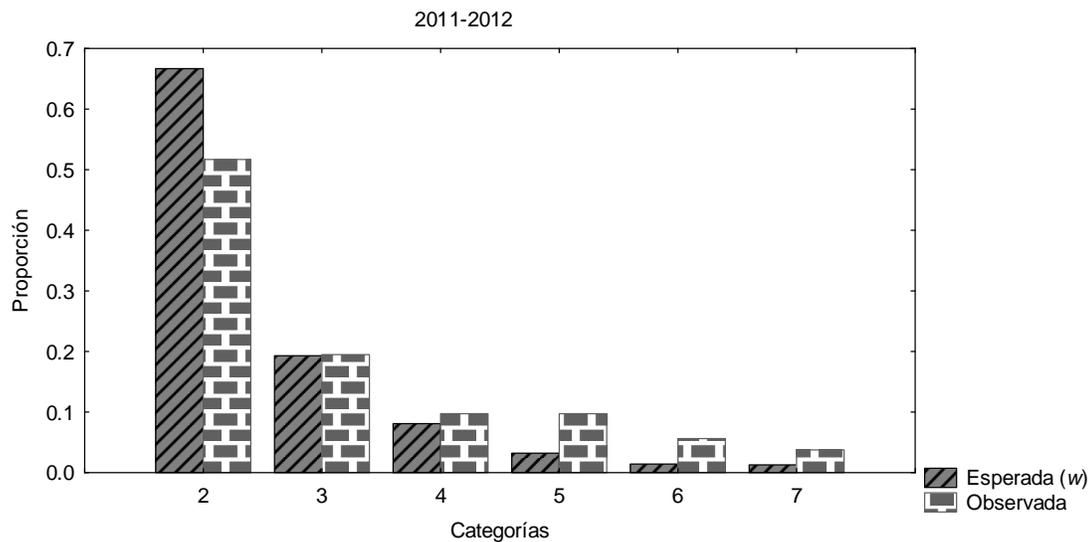


Figura 14. Estructura estable de tamaños y estructura observada durante el periodo 2011-2012.

6.2.3. Análisis prospectivo

Las matrices de elasticidad calculadas (**Cuadro 7**) indican que los valores más altos de elasticidad se presentan en la permanencia de la categoría 2, así como a la transición de semilla a plántula para el periodo 2010-2011. Mientras que, para el periodo 2011-2012, los valores más altos de elasticidad se presentan en la transición de la categoría 2 a la categoría 3 y en la permanencia de las plántulas (categoría 2).

Cuadro 7. Matrices de elasticidad para los intervalos de proyección para a) 2010-2011 y b) 2011-2012, calculadas a partir de las sensibilidades, la matriz de transición y lambda. Los valores subrayados y en negritas son las elasticidades más altas.

Categorización cobertura cm ²						
Cat 1	Cat 2	Cat 3	Cat 4	Cat 5	Cat 6	Cat 7
Semillas	> 0.15 - ≤ 15	> 15 - ≤ 30	> 30 - ≤ 45	> 45 - ≤ 60	> 60 - ≤ 90	> 90

a)	1	2	3	4	5	6	7
1	0.0012	0.0260	0.0387	0.0350	0.0258	0.0149	0.0103
2	0.1507	<u>0.1928</u>	0.0092	0.0026	0.0004	0	0
3	0	0.0998	0.0672	0.0106	0	0	0
4	0	0.0372	0.0525	0.0252	0.0064	0	0
5	0	0	0.0100	0.0479	0.0365	0.0052	0.0012
6	0	0	0	0	0.0316	0.0242	0.0020
7	0	0	0	0	0	0.0136	0.0212

b)	1	2	3	4	5	6	7
1	0.001	0	0.001	0.013	0.017	0.020	0.045
2	0.097	0.101	0.004	0.001	0	0	0
3	0	<u>0.102</u>	0.050	0.018	0	0	0
4	0	0	0.099	0.037	0.006	0	0
5	0	0	0.015	0.073	0.037	0.013	0.012
6	0	0	0	0	0.078	0.021	0.010
7	0	0	0	0	0.011	0.055	0.063

El proceso demográfico al que la tasa de crecimiento poblacional es más sensible es el crecimiento, seguido de la permanencia durante los dos años de estudio (**Figura 15**), la fecundidad y la retrogresión tiene una menor contribución al crecimiento poblacional en los dos años de estudio.

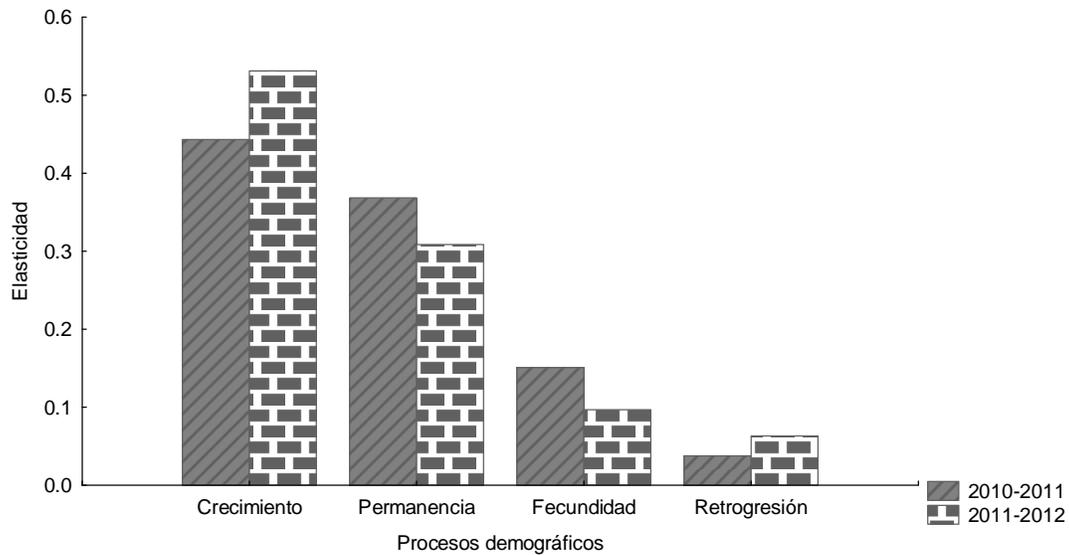


Figura 15. Contribución relativa de los procesos demográficos a la tasa de crecimiento poblacional de *E. peacockii* en Zapotitlán Salinas, Puebla, México, para los periodos de estudio 2010-2011 y 2011-2012.

La contribución por categoría se resume en la figura 16, en donde se puede observar que las categoría 2 es la que más contribuye al crecimiento poblacional en los dos años de estudio y es más relevante durante 2010-2011 (**Figura 16**). Para el periodo 2011-2012 la importancia relativa de las categorías se distribuye más equitativamente entre ellas.

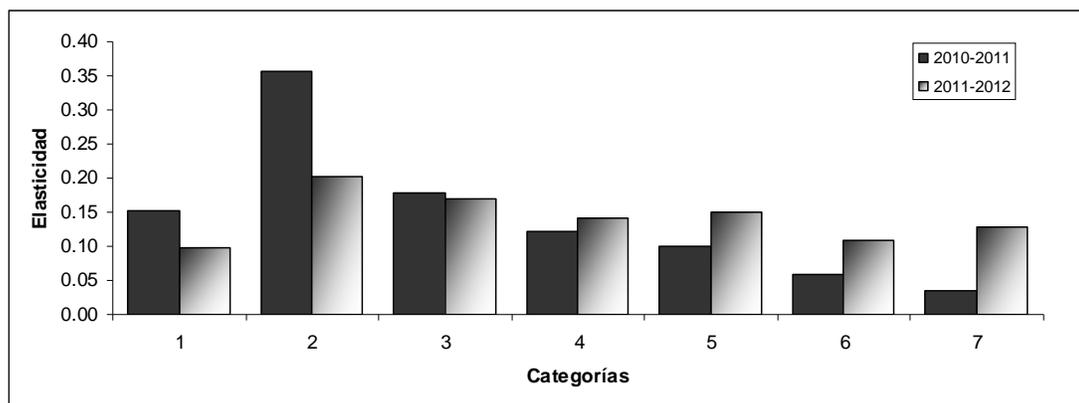


Figura 16. Contribución relativa de las categorías de tamaño a la tasa de crecimiento poblacional de *E. peacockii* en dos años de estudio.

6.2.4. Triángulo demográfico

El valor obtenido de las matrices de elasticidad por proceso demográfico para 2010-2011 fue para el crecimiento 0.481, para la permanencia 0.368 y para la fecundidad 0.151, mientras que para 2011-2012 el crecimiento obtuvo un valor de 0.596, para la permanencia 0.307 y para la fecundidad 0.098. Estos datos permitieron ubicar a *E. peacockii* en el triángulo demográfico (**Figura 17**).

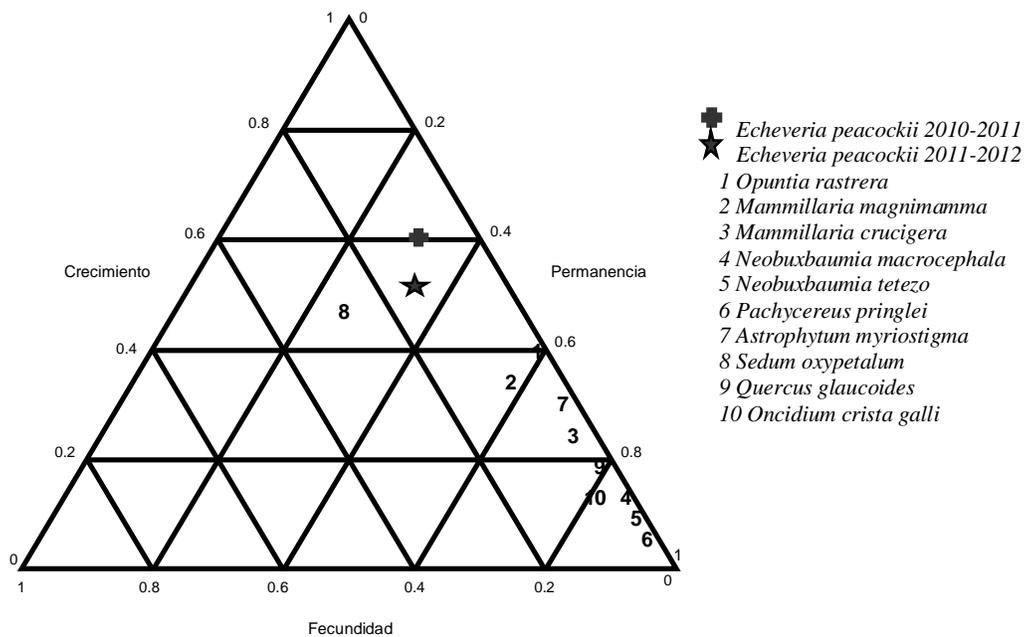


Figura 17. Ubicación de la población de *E. peacockii* en el triángulo demográfico según Silvertown *et al* (1993). Los intervalos de proyección 2010-2011 y 2011-2012 están representados por una estrella y una cruz, respectivamente. En los ejes de cada lado del triángulo se presentan los valores de elasticidad por proceso demográfico la base del triángulo corresponde a la fecundidad, el lado derecho es la permanencia y el lado izquierdo indica el crecimiento. Los números indican la posición de especies de Cactaceae (**1-7**; Rosas y Mandujano, 2002; López, 2012), Crassulaceae (**8**; Martínez, 1997), Fagaceae (**9**; Tlapa, 2005) y Orchidaceae (**10**; Maldonado, 2006) con fines de comparación.

6.3. Prueba de germinación

La prueba de germinación realizada en laboratorio, arrojó que las semillas de *E. peacockii*, en general, presentan buenos porcentajes (arriba del 70%) en un rango de temperatura de entre 20 a 30°C, tanto en el tratamiento con temperaturas constantes, como variables. Los tratamientos realizados presentan diferencias significativas $F = 7.1335$, $gl(7, 120)$, $p < 0.0001$. Los tratamientos de temperatura de 25°C con giberelinas y 25°C sin giberelinas, muestran un comportamiento muy similar tanto en porcentajes de germinación como en velocidad y tiempo de germinación, no existe efecto al incluir giberelinas para promover la germinación en éstas condiciones, por lo cual se le consideró como una réplica del tratamiento que no las consideraba (**Figura 18**). El menor porcentaje se presentó en el tratamiento a una temperatura de 35°C de temperatura constante con el 10% de germinación, así como, a una temperatura de 15°C con un porcentaje final de 46%. Estos dos últimos tratamientos también presentaron la velocidad más baja de germinación, así como un retraso en el comienzo de la germinación (**Figura 18**).

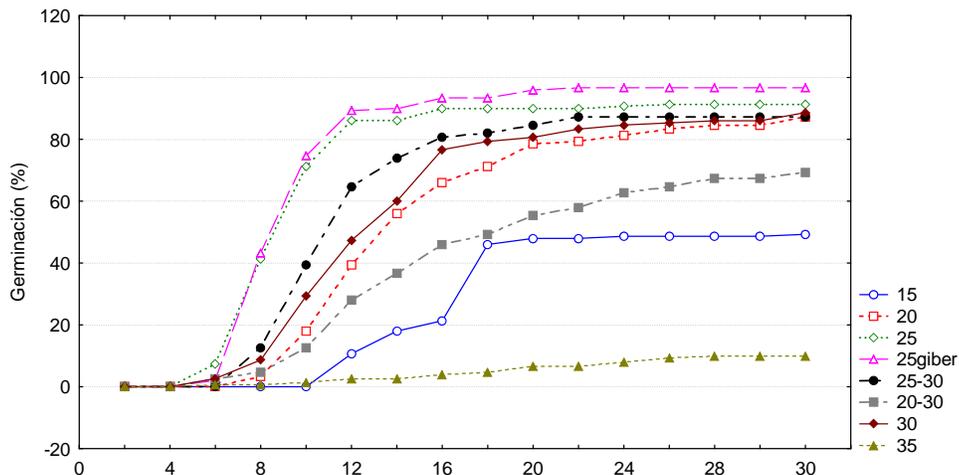


Figura 18. Germinación acumulada de *E. peacockii* durante 30 días de observación.

La prueba de Tukey indica que la diferencia se presenta entre todos los tratamientos de 20-30°C y los tratamientos a 15°C y 35°C (**Figura 19**).

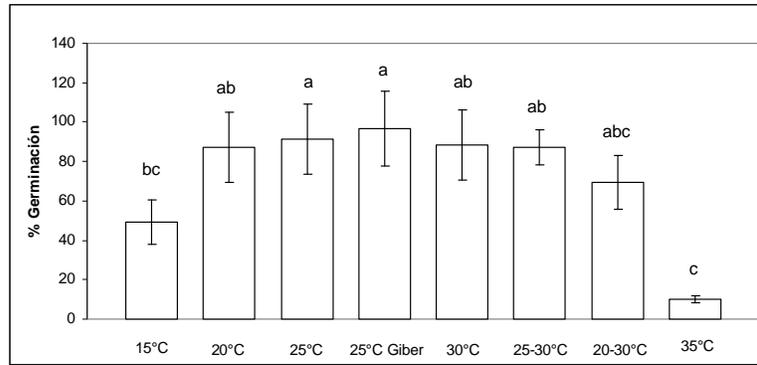


Figura 19. Relación entre tratamientos basada en la prueba de Tukey.

6.4. Preferencias del micrositio de establecimiento

La mayor supervivencia se presentó en las plántulas que se colocaron debajo de arbustos (53%). Las plántulas colocadas debajo de las rocas presentaron una supervivencia final del 35%, mientras que las plántulas en el sitio expuesto sobrevivieron hasta el día 195 con un promedio del 5%, pero finalmente ninguna sobrevivió hasta los 225 días. Los tratamientos arbustos y rocas describen una curva de supervivencia tipo II, mientras que en el sitio expuesto se muestra una curva tipo I. (**Figura 20**). Existen diferencias altamente significativas entre los micrositios de establecimiento de acuerdo con la prueba Peto y Peto Logrank, $\chi^2 = 208.367$, $gl = 2$, $p = 1$.

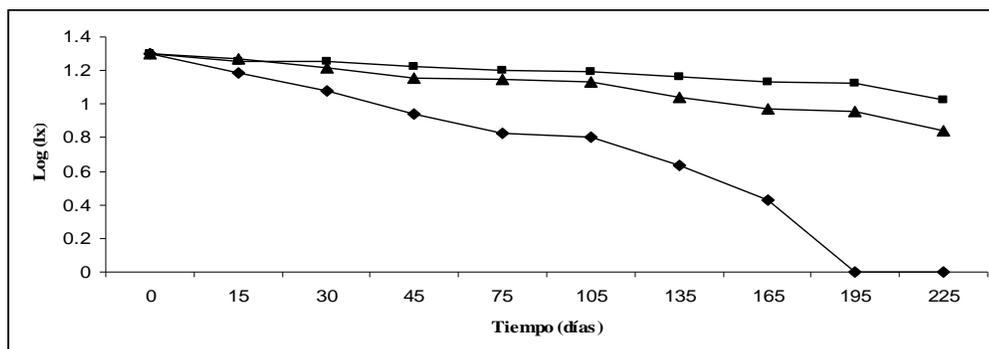


Figura 20. Supervivencia de plántulas de *E. peacockii* introducidas en campo bajo tres condiciones de establecimiento. Los rombos representan al sitio expuesto, los triángulos a los individuos debajo de rocas y los cuadros a los individuos bajo arbustos.

Los resultados del muestreo llevado a cabo en campo con la finalidad de registrar la proporción de individuos que se establecen en estas condiciones se muestran en la figura 21. Contrario a los resultados de la prueba de establecimiento donde la mayor supervivencia se presentó debajo de arbustos, en el campo, la mayor proporción se encontró establecida debajo de las rocas (43.7%), seguida del sitio expuesto con 30.93% y finalmente debajo de los arbustos con una proporción del 25.32% (**Figura 21**).

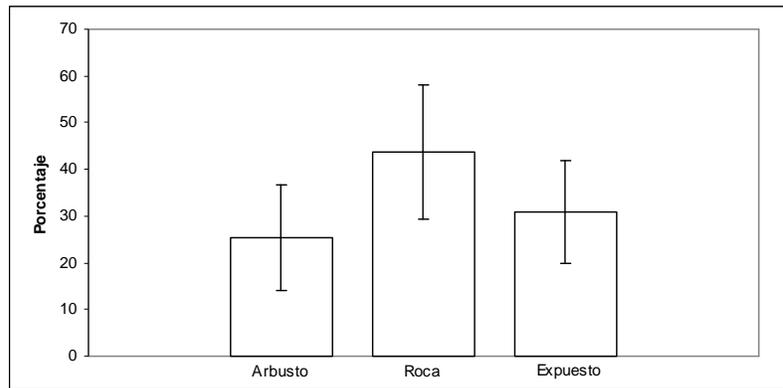


Figura 21. Proporción de plantas de *E. peacockii* registradas en campo habitando en tres condiciones de establecimiento.

Aunque se observa una mayor proporción de individuos establecidos bajo las rocas, la prueba estadística no refleja diferencias significativas $\chi^2 = 5.8159$, $gl = 2$, $p = 0.05458$, es decir, en *E. peacockii* no se encontró evidencia (con base en la muestra analizada) de preferencias para establecerse debajo de arbustos, rocas o en suelo expuesto.

6.5. Simulaciones de manejo y protección de la población

A continuación se presentan los resultados de las simulaciones llevadas a cabo modificando las entradas correspondientes de la matriz de transición promedio.

1.- banco de semillas

El banco de semillas en la dinámica poblacional de *E. peacockii* tiene un gran impacto en la tasa de crecimiento mientras supere un valor del 5% al 70% o más con respecto al definido en este estudio, en este rango, el potencial de crecimiento poblacional se incrementa de 29.6% a 41.7%. Aún con un banco de semillas inexistente (0%) la población mantiene potencial de crecimiento importante del 29% (**Figura 22**).

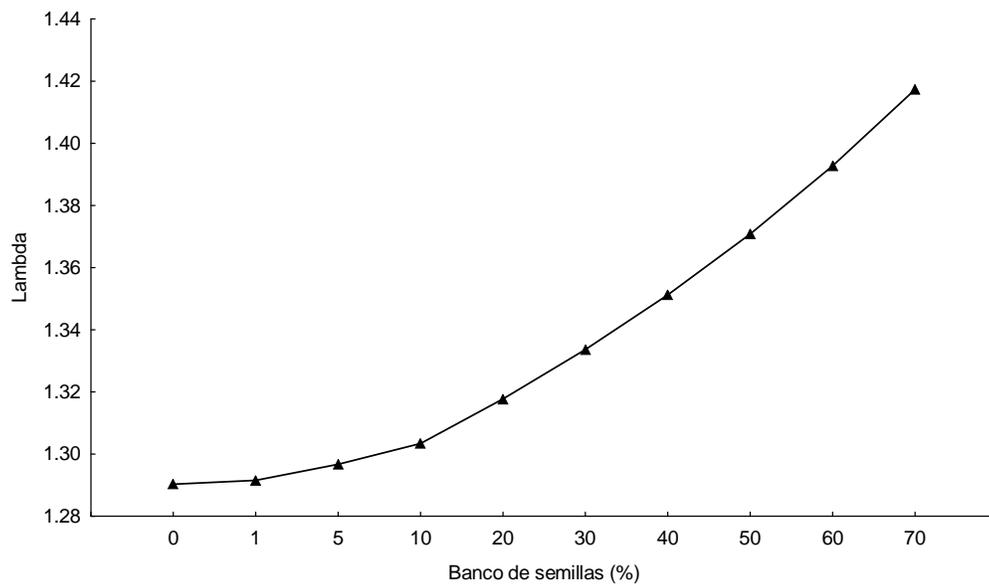


Figura 22. Efecto del incremento en el banco de semillas sobre la tasa de crecimiento poblacional. El porcentaje definido en este trabajo corresponde a un banco de semillas del 1%.

2.- Extracción selectiva de individuos

Se consideraron 7 escenarios posibles de remoción de plantas para evaluar el efecto de una extracción selectiva de individuos en la tasa de crecimiento poblacional, y por lo tanto evaluar si es posible un aprovechamiento sostenible y para evaluar el efecto que produciría una colecta ilegal de individuos (**Cuadro 8**).

Cuadro 8. Escenarios y su significado para la simulación de extracción selectiva de individuos de *E. peacockii* en Zapotitlán Salinas, Puebla, México.

Escenario	Significado
A	Sin modificación
B	Extracción de todos los individuos de la categoría 7
C	Extracción de todos los individuos cat. 7 y 6
D	Extracción de todos los individuos cat. 7, 6 y 5
E	Extracción de todos los individuos cat. 7, 6, 5 y 4
F	Extracción de todos los individuos de cat. 2
G	Extracción de todos los individuos de cat. 2 y 3
H	Extracción de todos los individuos de cat. 2, 3 y 4

La extracción de los individuos de mayor talla genera una disminución en el potencial de crecimiento para la población, en el supuesto que se extrajeran a todos los individuos de la categoría 7, la tasa de crecimiento disminuye hasta 1.265, mientras que si se extraen a todos los individuos de las categorías 7 y 6, la tasa de crecimiento se reduce a 1.247, el escenario D (extracción de cat. 7, 6 y 5) indica que lambda cae a 1.216, por último el escenario E, muestra que la remoción de los individuos de las categorías 7, 6, 5 y 4 se traduce en un potencial de crecimiento de 1.178 (**Figura 23**). Mientras que la extracción de los individuos de menor talla presenta una disminución del potencial de crecimiento más acentuado, tan solo el extraer todas las plántulas induce una reducción del 29.1% a 16.8% de crecimiento, los escenarios G y H demuestran que las categorías de menor talla tienen una importancia mayúscula en la población, puesto que, la tasa de crecimiento disminuye a 10.8% y 7.4% respectivamente (**Figura 23**).

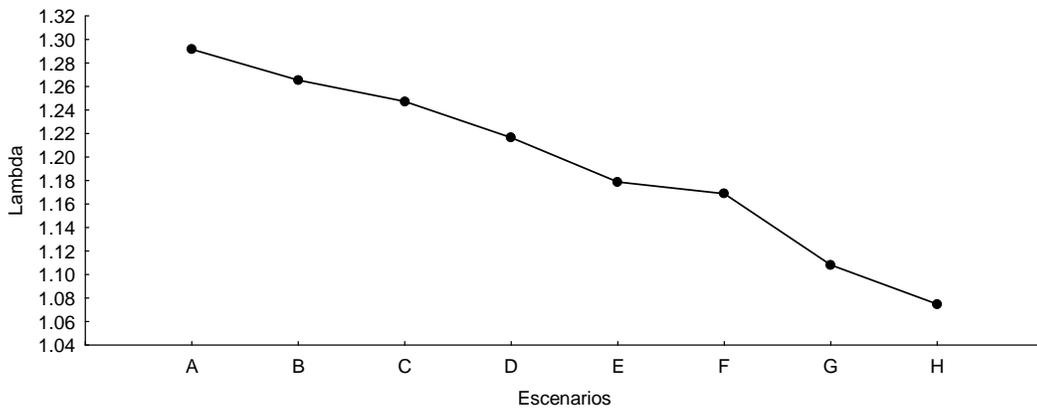


Figura 23. Efecto de la extracción selectiva de individuos sobre la tasa de crecimiento poblacional.

3.- Establecimiento de plántulas

El único escenario en el que la tasa de crecimiento decae a un valor inferior a la unidad y la población decrece, se presenta cuando en la población no se establece ninguna plántula (0%, $\lambda = 0.943$), mientras que con porcentajes de establecimiento que van de 18.5% a 37%, con respecto al observado, la población presenta tendencias de crecimiento. Cuando se supera el establecimiento registrado, la tasa de crecimiento aumenta considerablemente de 33.2% a 43.3%. Duplicando el establecimiento, se alcanza un crecimiento poblacional del 45.5% (**Cuadro 9**).

Cuadro 9. Efecto del establecimiento de plántulas sobre la tasa de crecimiento poblacional. Se presenta el número de plántulas y el porcentaje que corresponde respecto al registrado en las tablas de frecuencias (en negritas y cursiva), También se presenta el valor que se introduce en la matriz y la salida de la misma que corresponde a la tasa de crecimiento (lambda).

Plántulas	Porcentaje respecto al registrado	Entrada C_{21}	λ
0	0	0	0.943
100	18.5	0.00008	1.106
200	37.0	0.00017	1.174
300	55.5	0.00025	1.224
400	74.0	0.00033	1.265
500	92.5	0.00042	1.300
540.5	100.0	0.00045	1.292
600	111.0	0.00050	1.332
700	129.5	0.00059	1.360
800	148.0	0.00067	1.386
900	166.5	0.00075	1.411
1000	185.0	0.00084	1.433
1100	203.5	0.00092	1.455

4.- Cosecha de semillas

Una disminución en la fecundidad presenta un efecto negativo en la tasa de crecimiento poblacional. Sin embargo, la población sigue creciendo, aún con una disminución de hasta el 80% de su fecundidad (**Figura 24**), escenario que es improbable de ocurrir a menos que se presentara una extracción intensa de semillas. El único escenario que presenta una amenaza real a la población es si la fecundidad de los individuos se redujera en un 90 a 100%, lo que se presume muy improbable por causas naturales.

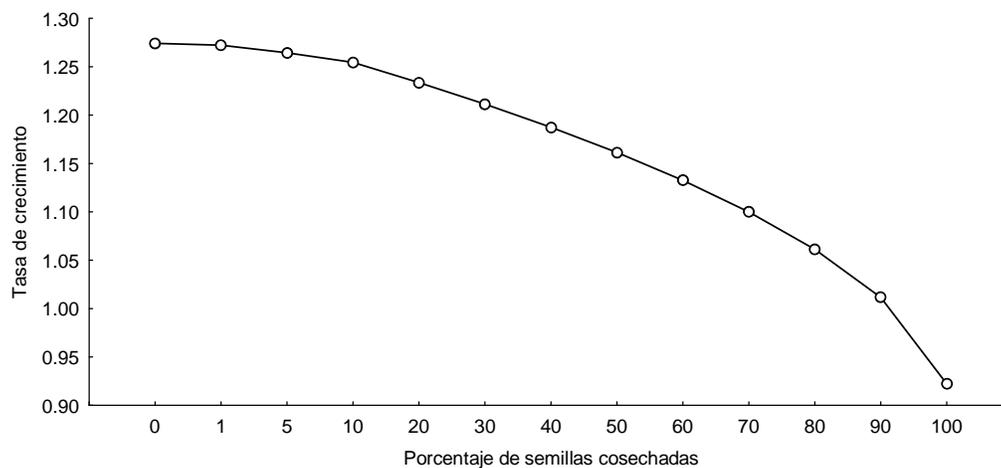


Figura 24. Efecto de la cosecha de semillas sobre la tasa de crecimiento poblacional. 0% indica que no se cosechan semillas y la tasa de crecimiento es la obtenida en la matriz promedio.

6.6 Aplicación del método de evaluación de riesgo (MER)

A partir de los datos y observaciones obtenidos en este estudio, además de la consulta de literatura especializada, se realizó un análisis del riesgo de extinción para *Echeveria peacockii*, siguiendo el protocolo establecido en el anexo normativo II (Método de evaluación del riesgo de extinción de plantas en México), incluido en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. En este protocolo se establecen cuatro criterios generales con los que se obtiene un puntaje final que es utilizado para asignar la categoría de riesgo de la especie en cuestión. Los puntajes tanto por criterio, el estandarizado, que es la división de los puntos obtenidos entre el máximo de puntos posible y el total, que representa la suma del puntaje estandarizado, se muestran en el **Cuadro 10**. De acuerdo con el puntaje obtenido, *E. peacockii* debe considerarse como una especie en peligro de extinción. El criterio A (características de la distribución geográfica es el que más contribuye al puntaje total seguido por las características del hábitat (criterio B), la vulnerabilidad biológica intrínseca y el impacto de la actividad humana (criterios C y D, respectivamente) contribuyen con menos de la mitad del total.

Cuadro 10. Puntaje obtenido en la evaluación de riesgo para *E. peacockii*.

	Criterio	Puntaje por criterio	Estandarizado	Puntaje obtenido
A	Características de la distribución geográfica	9/11	0.8182	2.152
B	Características del hábitat	5/9	0.5555	
C	Vulnerabilidad biológica intrínseca	11/23	0.4783	
D	Impacto de la actividad humana	3/10	0.3333	

7. Discusión

7.1. Demografía

La estructura poblacional observada indica que ha habido reclutamiento de individuos en los últimos años, en donde los primeros estadios presentan mayor abundancia relativa y decrece conforme aumenta el tamaño de la planta. El reclutamiento de nuevos individuos en *E. peacockii* es principalmente de carácter sexual (por semilla), aún cuando muchas especies de la familia tienen como estrategia principal la reproducción clonal (Pérez-Calix y Franco, 2004). Al inicio del estudio se observó que cerca del 4% de los individuos brotaban de otros (clones) y se consideraron a los brotes como individuos independientes, durante los dos años de estudio no se registraron nuevos reclutamientos clonales; atribuimos este efecto a que en algún periodo de tiempo anterior al estudio se presentó un evento climático muy estresante que forzara las plantas a este comportamiento (por ejemplo una helada).

La estructura observada es de tipo “j-invertida” que de acuerdo con Fiske *et al* (2008), es la estructura más propensa a errores en la estimación de la tasa de crecimiento mediante la utilización de modelos matriciales, especialmente con probabilidades de supervivencia del 0.5 o inferior, sin embargo, estos autores sostienen también que, en la medida que se incrementa la muestra (más de 50 individuos) y/o aumenta la probabilidad de supervivencia (mayor a 0.5) el error disminuye a niveles cada vez menos significativos.

Al comparar las estructuras observadas n_t , n_{t+1} , y n_{t+2} se establece que no existen diferencias significativas entre ellas, es decir, los individuos de una determinada categoría de tamaño que mueren o transitan a otras categorías, son repuestos por otros individuos en el transcurso de un año. Cabe señalar que, la estructura poblacional observada (n_t) y la estructura esperada, derivada del modelo de proyección poblacional, presentan diferencias

significativas, lo que indica que la población no ha alcanzado la estructura estable de tamaños (w), y por lo tanto, la población no crece a una tasa constante.

Durante 2010-2011, 13.31 % del total de individuos censados murieron en el transcurso de un año, mientras que en 2011-2012, la mortalidad fue de 10.74%. La mortalidad más elevada se registró en la categoría 2 (plántulas) en los dos años de estudio, en los trabajos de Martorell (2007) y Espino (no publicado) con especies de *Echeveria*, así como en *Astrophytum myriostigma* (López, 2012) también se establece este resultado, que concuerda con las observaciones de algunos autores que consideran que el estadio de plántula es el más vulnerable en el ciclo de vida de las plantas suculentas (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). En general, la mortalidad decrece con el aumento de tamaño, con excepción de la categoría 4 que presentó una mortalidad inferior a la categoría superior en los dos años de estudio. La categoría 7 que representa a los individuos más grandes en cuanto la cobertura de la roseta no presentó mortalidad en los dos años de estudio, debido a que por su talla acumulan más nutrientes y agua en sus tejidos con respecto a los individuos de categorías inferiores (Martorell, 2007), esto no significa que las plantas más grandes sean inmortales sino que el intervalo de tiempo del estudio no es sensible para registrar estos eventos.

La causa de mortalidad en la población se asocia principalmente a la desecación, puesto que en las zonas semiáridas el mayor factor limitante es la cantidad de agua disponible ya que durante las visitas a la población (más de 20) se observaban a las plantas completamente secas en su sitio. No se observó depredación, pero sí herbivoría por parte de larvas de *Callophris xami* (*obs. pers.*) que de acuerdo con algunos autores se distribuye en una amplia zona de México, principalmente en los estados centrales e incluyen al Valle de Tehuacán y tiene como huésped, entre otros a *Echeveria gibbiflora* (Cordero, 1993) y *Sedum allantoides* (Ziegler y Escalante, 1964) que es una crasulácea que ocurre en la zona

de Zapotitlán Salinas. Las larvas de éste lepidóptero consumen principalmente las hojas y en raras ocasiones el tallo del huésped, muchas larvas en una sola planta pueden llegar a ocasionar la muerte del individuo (Ziegler y Escalante, 1964), pero en *E. peacockii* no se observó este comportamiento.

Para el caso de la categoría 1, se consideró que 99% de la producción total de semillas son depredadas y/o al ser dispersadas se establecen en sitios inadecuados para su germinación por lo que se pierden y no forman un banco de semillas, esta proporción está basada en estudios realizados para algunas especies de Cactaceae (Rojas-Aréchiga y Batis, 2001).

Las retrogresiones (reducción del tamaño de la roseta) se atribuyen a la herbivoría así como a la desecación, lo que se traduce en regresiones de una categoría superior a una inferior, durante el intervalo de proyección 2010-2011, se presentaron retrogresiones de 1, 2 y hasta 3 categorías, que representan una disminución de la cobertura de la roseta muy significativa, aparentemente es un fenómeno común en especies de Crassulaceae (Larson, 1992; Martorell, 2007; Espino, *com. pers.*). Durante la época de lluvias, los individuos crecen en cobertura considerablemente y en la época seca la cobertura de la roseta disminuye considerablemente también, por lo que los censos se realizaron al inicio de la temporada lluviosa.

La producción de inflorescencias, flores y frutos en la población estudiada de *E. peacockii*, es de manera sincrónica y se presenta un solo evento al año, sin embargo no es el caso para la dispersión de semillas, debido al carácter indeterminado de la inflorescencia que es de tipo cincino o racimo simple, produce flores basales que maduran más rápidamente que aquellas en el ápice de la inflorescencia, como en el caso de *Dudleya multicaulis* (Jones *et al*, 2010), por lo tanto, los frutos basales dispersan sus semillas antes y los apicales hasta dos meses después, sin embargo ésta se presenta al concluir la época de

lluvias por lo que las semillas permanecen en el suelo hasta la temporada siguiente, un comportamiento también observado en *Sedum oxypetalum* (Martínez-Villegas *et al*, 2012).

Existe variación en cuanto al número de inflorescencias producidas por los individuos de la población, estas varían de 1 para los individuos de menor talla, hasta 5 para los más grandes. Así mismo, existe una gran variación en el número de flores producidas desde 3 hasta 45 por inflorescencia y por lo tanto también en la producción de frutos, sin embargo, la producción de semillas por fruto presentó poca variación en los dos años de estudio, un resultado similar al observado en *Dudleya multicaulis* (Jones *et al*, 2010).

La categoría 2 (plántulas) presentó cinco individuos que florecieron de un total de 168, un resultado similar se presentó en *Astrophytum myriostigma* (López, 2012). En *E. peacockii*, esto se debe a que al igual que otras especies cuyas hojas están dispuestas en roseta, puede perder muchas de sus hojas (como se mencionó anteriormente), principalmente las basales que son las más grandes, es un fenómeno que debe considerarse en estudios posteriores al momento de estructurar a las poblaciones principalmente por estadio. Atribuimos este efecto a que en el año anterior al inicio del estudio estas cinco plantas presentaban una talla más grande, para el año en el que se inició este estudio, éstas últimas ya habían disminuido su tamaño y florecieron, cabe mencionar que éste fenómeno es improbable ya que únicamente 5 de un total de 168 individuos florecieron en 2010-2011 y en 2011-2012 este suceso no se presentó.

La distribución espacial de *E. peacockii* en Zapotitlán es agregada, este patrón de distribución concuerda con muchos otros observados para especies de plantas que se desarrollan en ambientes áridos y semiáridos, entre las cuales se mencionan, *Mammillaria dixanthocentron* (Ramos, 2007), *Mammillaria supertexta* (Avendaño, 2007), *Ariocarpus scaphirostris* (Mandujano *et al*, 2007) *Astrophytum myriostigma* (López, 2012), entre

otras. Los principales factores que pueden generar este tipo de distribución en *E. peacockii* son: 1) La dispersión de semillas que es principalmente por gravedad (barocoria) y secundariamente por viento (anemocoria) también observado en *E. gibbiflora* (Parra *et al*, 1993). Las semillas de *E. peacockii* son diminutas, los frutos maduros (polifolículos) se abren en una sutura y dejan caer las semillas al suelo, no todas las semillas caen al mismo tiempo, el viento puede dispersar las semillas, pero generalmente a distancias muy cortas, ya que las semillas del género *Echeveria* no presentan estructuras especializadas que les permitan una mayor eficiencia de dispersión por viento, por ejemplo en *E. gibbiflora* el promedio dispersión es de 1.07 m (Parra *et al*, 1993).

Al igual que muchas especies de zonas áridas y semiáridas, las plántulas de *E. peacockii* requieren de la facilitación que proveen grupos de especies vegetales más resistentes a los ambientes áridos, entre estos se pueden mencionar: plantas del género *Prosopis*, *Mimosa*, *Acacia*, *Cnidusculus*, entre otras. Estas plantas protegen de la fuerte insolación a las plántulas e incrementan la probabilidad de germinación y supervivencia de las plántulas al generar una sombra que reduce las altas temperaturas, insolación, y pérdida de humedad por evaporación (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991), así, aunque la dispersión de las semillas sea aleatoria, únicamente aquellas semillas que encuentren las condiciones adecuadas para germinar lo harán, en el hábitat de *E. peacockii* estas condiciones las proveen tanto arbustos como rocas y las plantas tienden a agregarse alrededor de éstas.

7.2. Modelos de proyección poblacional

El análisis de la matriz de transición indica que el crecimiento proyectado para la población de *E. peacockii* ubicada en Zapotitlán Salinas, es de 27% ($\lambda = 1.274$, IC=1.234-1.303) para el periodo 2010-2011 y de 28% ($\lambda = 1.289$, IC = 1.282-1.351) para 2011-2012. Esta tasa de crecimiento difiere a lo esperado en la hipótesis de trabajo en la que se

predecía una tasa de crecimiento inferior a la unidad y por lo tanto un decrecimiento poblacional.

Asimismo es superior a las tasas de crecimiento proyectadas en otros estudios en plantas suculentas (**Cuadro 1**) como por ejemplo, *Agave potatorum* (Torres, 2009), *Ariocarpus scaphirostris* (Mandujano *et al*, 2007), *Astrophytum myriostigma* (López, 2012), *Echinocactus platyacanthus* (Jiménez-Sierra *et al*, 2007), *Mammillaria crucigera* (Contreras, 2000), *Mammillaria magnimamma* (Valverde *et al*, 2004), *Mammillaria supertexta* (Avendaño, 2007), *Neobuxbaumia macrocephala*, *N. tetetzo* y *N. mezcalensis* (Esparza-Olguín *et al*, 2005), *Opuntia macrorhiza* (Keeler y Tenhumberg, 2011), *Polaskia chichipe* (Farfán, 2006), *Pterocereus gaumeri* (Méndez *et al*, 2004), *Stenocereus eruca* (Clark-Tapia *et al*, 2005) y *Echeveria longissima* (Martorell, 2007).

Mientras que para otras especies su tasa de crecimiento se equipara o es mayor a la registrada en este estudio, como en *Astrophytum ornatum* (Zepeda, 2010), *Echeveria gibbiflora* (Larson, 1992), *Mammillaria dixanthocentron* (Ramos, 2007), *Stenocactus crispatus* (López y Navarro, 2009) y *Sedum oxypetalum* (Martínez-Romero, 1997).

No existen estudios específicos para especies de la familia Crassulaceae que permitan establecer la proporción de semillas que formen un banco, así como, la proporción de semillas que son depredadas, tampoco se sabe que organismo u organismos son los depredadores de semillas de crasuláceas. Por lo tanto, el banco de semillas, que corresponde a la entrada P_{11} de la matriz de transición, es la más difícil de determinar y se desconoce el destino de la mayoría de ellas, tal vez por este motivo en muchos estudios demográficos se ignora a ésta categoría (Martorell, 2007), o como es el caso de éste estudio, se asigne un valor arbitrario. En la matriz de transición se consideró que únicamente el 1% de las semillas totales producidas se encuentra en el banco.

Existen algunas evidencias empíricas que apoyan la hipótesis de que *E. peacockii* y en general, las crasuláceas, pueden formar bancos de semillas. De acuerdo a los criterios propuestos por Rojas-Aréchiga y Batis (2001) para cactáceas, estas características son:

1) El requerimiento de luz para germinar: que no se ha evaluado en *E. peacockii*, sin embargo, en *Sedum oxypetalum* (Martínez-Villegas *et al*, 2012), *Echeveria laui* (Piña-Poujol *et al*, 2007) y en *E. purpusorum* que habita también en Zapotitlán Salinas (Espino *et al*, en preparación), las semillas son fotoblásticas positivas. Este resultado hace suponer que *E. peacockii* presenta también semillas de esta naturaleza debido al efecto filogenético, así como a una posible convergencia como respuesta adaptativa a ambientes similares.

2) Un tamaño pequeño: En general las semillas de las crasuláceas son diminutas, para el caso de *E. peacockii*, éstas son de aproximadamente 650 micras.

3) Observaciones personales indican que las semillas de *E. peacockii* requieren de un periodo de postmaduración, ya que, inmediatamente después de la colecta de semillas, se realizó una prueba exploratoria con el objetivo de evaluar si las semillas presentaban latencia. El resultado de la prueba fue un porcentaje muy pobre de germinación (cerca del 4%). Aparentemente las semillas requieren de mayor pérdida de humedad después de la dispersión (semillas ortodoxas), puesto que meses después de la colecta se realizó la prueba de laboratorio obteniéndose porcentajes muy superiores (hasta 96%).

Otra evidencia del requerimiento de un periodo de postmaduración es la observación de germinación en campo anterior a la época de dispersión, es decir, durante la época de lluvias se observaron plántulas no registradas durante el censo inicial que se presume, son resultado de semillas dispersadas el año anterior, puesto que los individuos reproductivos se encontraban apenas produciendo las flores, como es el caso de *Sedum oxypetalum* (Martínez-Villegas *et al*, 2012).

Para la gran mayoría de crasuláceas, desconoce si las semillas pierden su viabilidad después de 1 año; el intervalo mínimo requerido para considerar un banco de semillas. Baskin y Baskin (1977) realizaron un estudio sobre la germinación de *Sedum pulchellum* (Crassulaceae) y concluyen que no todas las semillas producidas de *S. pulchellum* germinan en un determinado año, debido principalmente a que requieren de condiciones ambientales muy particulares para germinar, especialmente la temperatura. Determinaron que las semillas aún germinan después de 3 años de permanecer en el banco de semillas. *Sedum oxypetalum* es una especie que también forma bancos de semillas (Martínez-Villegas *et al*, 2012).

El gráfico del ciclo de vida muestra un gran dinamismo, puesto que se presentó crecimiento en todas las categorías, incluso en las categorías 2 y 3 se presentaron saltos de hasta dos categorías durante el intervalo de proyección 2010-2011, también se presentaron regresiones de hasta tres categorías, este es el caso de la categoría 5, en la cual algunos individuos regresaron a la categoría 2.

La dinámica observada muestra que en general las probabilidades de permanencia en determinada categoría son más altas que las de crecimiento, y éstas a su vez, tienen valores mayores que las probabilidades de retrogresión. Este dinamismo observado difiere al observado en especies de cactus y otras plantas de zonas semiáridas, causado principalmente por que existen diferencias en algunos atributos de historia de vida entre las crasuláceas y otras plantas suculentas. Algunas cactáceas por ejemplo, frecuentemente reclutan individuos vía clonal (*Ferocactus robustus*; Carrillo *et al*, 2005), una gran proporción de crasuláceas también lo hacen, pero no es el caso de *E. peacockii*, donde una muy baja proporción de individuos producen clones. Otra diferencia se presenta en la fecundidad, la cantidad de semillas por fruto que producen muchas crasuláceas son varios órdenes de magnitud mayores que en muchas cactáceas, *Astrophytum myriostigma* por

ejemplo, produce en promedio 33.75 semillas por fruto (López, 2012), en *Mammillaria gaumeri* se reportan 50 semillas/fruto (Cervera *et al*, 2006), mientras que en este estudio se registró un promedio de 630.78 semillas/fruto, sin embargo hay que mencionar también que muchas otras plantas producen cantidades similares o superiores tales como *Coryphantha werdermannii* con 630.33 semillas/fruto (Portilla, 2007).

Se puede mencionar también la diferencia en la duración del ciclo de vida, aunque no se ha determinado con exactitud el tiempo de vida de las crasuláceas se estima que no es tan duradero como por ejemplo el de algunas cactáceas (Becerra, 2000)

7.3. Análisis de elasticidad y triángulo demográfico

Resultado del análisis de elasticidad, se desprende que el crecimiento es el proceso demográfico más relevante en contribuir al crecimiento de la población, seguido de la permanencia en una determinada categoría. La fecundidad y la retrogresión contribuyen en menor grado. *E. peacockii* es una hierba perenne iterópara que habita en zonas abiertas y en el triángulo demográfico de Grime se comporta como tal, puesto que, estas especies tienden a ocupar la porción media del triángulo (**Figura 17**) debido a que presentan valores bajos de elasticidad en la fecundidad, además de valores medios en crecimiento y permanencia (Silvertown *et al*, 1993).

Debido a los pocos estudios dirigidos a evaluar la dinámica de poblaciones de especies de la familia Crassulaceae, no es posible establecer comparaciones generales y establecer patrones demográficos, en particular del género *Echeveria*. Sin embargo, de los pocos trabajos realizados se puede establecer que, al parecer el proceso demográfico más significativo en la tasa de crecimiento poblacional esta representado en primer lugar, por el crecimiento y en segundo la permanencia. En tercer lugar se encuentra la fecundidad, y por último, la retrogresión. Este comportamiento es muy similar a los encontrados en *E.*

gibbiflora (Larson, 1992), *E. longissima* (Martorell, 2007), *E. purpurorum* (Espino, *com. pers.*), *Astrophytum ornatum* (Zepeda, 2010), lo que pudiera representar un patrón demográfico para pequeñas suculentas de zonas áridas.

Este resultado difiere de la gran mayoría de estudios de poblaciones de cactáceas y otras suculentas de ciclos de vida longevos, en donde la permanencia es el proceso dominante, y en donde el crecimiento es poco significativo. Aunque las cactáceas presentan gran variación en estrategias de historia de vida, como patrón general puede mencionarse, que la supervivencia es el proceso demográfico más importante, mientras que la fecundidad y el crecimiento son los procesos que contribuyen en menor grado al crecimiento de las poblaciones de estas especies (Ezparza-Olguín *et al*, 2005). De acuerdo con Franco y Silvertown (2004) algunas cactáceas se comportan como hierbas iteróparas de hábitats abiertos, otras como arbustos y algunas más como árboles (**Figura 17**). El reclutamiento de plántulas es más importante en herbáceas que en especies leñosas, la retrogresión ocurre únicamente en herbáceas. En especies leñosas la permanencia es más común que en hierbas, en general, el crecimiento es un proceso demográfico más importante que la fecundidad tanto para herbáceas como para leñosas (Silvertown *et al*, 1993),.

Sin embargo, algunas consideraciones tienen que mencionarse, como por ejemplo, que el número de clases o estadios elegidos para estructurar a la población influencia la contribución relativa a la tasa de crecimiento (Enright *et al*, 1995). Al reducir el número de clases se incrementa la importancia de la permanencia o supervivencia en la dinámica poblacional, puesto que la probabilidad de transitar a categorías inferiores (retrogresión) o superiores (crecimiento) se reduce significativamente. Por el contrario incrementado el número de clases, la probabilidad de retrogresión y/o crecimiento se incrementa

considerablemente dando como resultado una mayor importancia del crecimiento como el proceso demográfico más significativo en la tasa finita poblacional (Enright *et al*, 1995).

La importancia relativa de los parámetros demográficos es muy sensible a cambios en la dimensión de la matriz de transición (Salguero-Gómez y Plotkin, 2010) particularmente en herbáceas perennes, por lo tanto, la demografía comparada debe considerar este efecto. En este sentido, en este trabajo se utilizaron siete categorías para estructurar a la población y se eligieron considerando diferentes esfuerzos reproductivos observados en diferentes tallas, así como considerar un banco de semillas y una categoría de plántulas, en *E. longissima* se utilizaron cinco categorías y no se consideró un banco de semillas, además de es una planta que no supera los 5 cm en diámetro (Martorell, 2007). Sin embargo, consideramos necesario estandarizar las dimensiones de la matriz de transición con el objetivo de facilitar la demografía comparada entre poblaciones y especies preferentemente del mismo género.

Hay que considerar que el análisis de elasticidad por sí solo, en ocasiones, puede no ser del todo confiable al momento de diseñar estrategias de conservación, puesto que una perturbación intensa en una transición de historia de vida con una elasticidad pequeña, puede tener un efecto mayor en la tasa de crecimiento que, una minúscula perturbación en una transición con una elasticidad mayor (Silvertown *et al*, 1996). También es común que diferentes poblaciones de la misma especie presenten diferentes valores de elasticidad en los parámetros demográficos (crecimiento, supervivencia y fecundidad), pero su ubicación en el triángulo demográfico puede ser más o menos cercana (Silvertown *et al*, 1996).

7.4. Preferencias del micrositio de establecimiento

Las rocas y arbustos parecen favorecer el establecimiento de los individuos en la población de *E. peacockii*, al permitir mayores condiciones de humedad necesarias para la

germinación de las semillas y una menor insolación que favorece la sobrevivencia y el posterior establecimiento de las plántulas, un patrón similar al de *E. longissima* (Martorell, 2007) y *Mammillaria pectinifera* (Peters, 2008).

El experimento de supervivencia de plántulas indica que, una mayor proporción de plántulas sobrevive debajo de arbustos, otra proporción menor puede sobrevivir debajo de rocas y finalmente la probabilidad de que una plántula sobreviva en un sitio completamente expuesto es muy baja. En lo que respecta a la proporción observada de individuos establecidos en las tres condiciones antes mencionadas, la prueba estadística no muestra una diferencia con respecto a alguna preferencia. Una hipótesis orientada a explicar este fenómeno implica que las plántulas protegidas de la insolación bajo rocas y arbustos crezcan hasta una talla en la cual la fuerte insolación ya no represente una amenaza letal para esos individuos, mayores estudios deberán realizarse para corroborar esta hipótesis.

7.5. Conservación y manejo de *E. peacockii*

Las observaciones y resultados obtenidos, indican que *E. peacockii* presenta algunas de las características extrínsecas e intrínsecas de las especies vulnerables. Entre estas características se pueden mencionar:

1) Alta especificidad de hábitat, puesto que se ha observado que los individuos de la población se establecen exclusivamente en los afloramientos de roca caliza presentes en la zona. 2) Bajo reclutamiento por vía sexual, a pesar de que la producción de semillas por parte de los individuos de la población es muy grande, con respecto a éste número, el porcentaje de germinación es muy limitado en condiciones naturales, por lo tanto el establecimiento de plántulas resulta ser muy bajo. 3) Reclutamiento vegetativo muy bajo, *E. peacockii* presenta niveles muy bajos de reclutamiento asexual y al parecer es

esporádico presentándose sólo en algunos años. 4) Mortalidad elevada en los primeros estadios del ciclo de vida.

Los resultados obtenidos muestran que la población presenta indicios de vulnerabilidad, sin embargo, también muestran tendencias positivas, como tasas de crecimiento poblacional mayores a la unidad, lo que indica crecimiento, la tasa de crecimiento individual es mayor que en otras especies de otras familias vulnerables, así como la producción masiva de semillas, un banco de semillas, germinación y establecimiento muy bajos, pero suficientes para mantener a la población creciendo, una mortalidad reducida en estadios intermedios y avanzados.

En cuanto al posible manejo de la población, los análisis de elasticidad indican que la contribución de todas las categorías es importante para el crecimiento poblacional, por lo tanto no es recomendable extraer individuos establecidos de la población de ninguna categoría, aún y cuando las simulaciones numéricas realizadas en este estudio referentes a la extracción selectiva indican que aún removiendo de la población a todos los individuos de las categorías más grandes (Cat. 5, 6 y 7) la población tiene potencial de crecimiento, es solo hasta que se extraen todos los individuos de las categorías 4, 5, 6 y 7, en que la tasa de crecimiento disminuye a un valor inferior a la unidad. Particularmente importante fue la contribución del establecimiento de plántulas (categoría 2) a la tasa de crecimiento y es muy sensible a perturbaciones como se demostró en los análisis de elasticidad y las simulaciones numéricas realizadas, en este sentido la conservación debe enfocarse a favorecer el establecimiento de plántulas.

Un posible programa de manejo sustentable de la población, requeriría la colecta de una pequeña fracción de las semillas, germinarlas en viveros de unidades de manejo de vida silvestre (UMAs) y mantenerlas como plantas madre para obtener semilla, las simulaciones referentes a la cosecha de semillas indica que la extracción de éstas tiene un

efecto poco significativo en la tasa de crecimiento poblacional. Adicionalmente, como se mencionó con anterioridad, se puede obtener un buen rendimiento con un rango de temperatura de 20-30°C. Así, las plántulas obtenidas pueden venderse cuando alcancen un tamaño comercial, que puede ser en un lapso de 1 a 2 años, que en general supera el tiempo requerido para otras suculentas. La propagación sexual tiene ventajas, pues se puede mantener variación genética y se disminuye la depresión por endogamia, así la comunidad de Zapotitlán Salinas puede obtener recursos sin alterar el hábitat de *E. peacockii*.

La prueba de germinación realizada en condiciones de laboratorio proporciona una aproximación sobre los requerimientos de las semillas para germinar en su hábitat, en condiciones de laboratorio se observó que la temperatura de 20-30°C presentó los mayores porcentajes de germinación, este rango de temperatura coincide con las temperaturas presentes en el hábitat de *E. peacockii* durante la temporada de lluvias, sin embargo, en campo, la germinación es muy inferior, a la registrada en laboratorio. A 35°C se presentó el menor porcentaje, lo que indica que se encuentra cercana a la temperatura máxima de germinación.

A pesar de que la población por si misma es capaz de mantenerse (al menos en el corto plazo), el mayor riesgo lo representan las actividades humanas como es la destrucción de su hábitat, como se mencionó con anterioridad, la especie requiere de hábitats muy particulares, por lo que la destrucción de éstos, constituye una seria amenaza a la permanencia en el tiempo de las poblaciones.

Los cuatro criterios generales establecidos en el MER pueden contribuir de distintas formas en las diversas especies dependiendo de sus características, es decir, para algunas especies raras, principalmente cactáceas, su distribución geográfica restringida y las características biológicas intrínsecas pueden ser determinantes para asignarles una categoría de riesgo, tal es el caso de *Turbincarpus pseudomacrochele* (Jiménez-Sierra et

al, 2008), mientras que en otras además de la distribución y la susceptibilidad intrínseca, se adiciona el deterioro de sus hábitats por actividades humanas como en el caso de *Astrophytum asterias* (Martínez-Ávalos *et al*, 2004), *Ferocactus robustus* (Carrillo *et al*, 2005) y *Mammillaria huitzilopochtli* (Flores y Manzanero, 2005). En el caso de *E. peacockii*, el criterio referente a la distribución geográfica es el que más contribuye al puntaje obtenido, en segundo lugar el apartado referente a las características de su hábitat. La vulnerabilidad biológica intrínseca y el impacto de la actividad humana contribuyen con menos de la mitad del puntaje obtenido. De acuerdo con el puntaje obtenido en el MER, *E. peacockii* debe ser catalogada como especie en peligro de extinción. Este resultado está basado en la información recabada en este trabajo y en la literatura especializada. Se desconocen muchas de las características intrínsecas de la especie, en particular la variación genética de las poblaciones y qué tanta es la diferenciación genética entre las mismas. Otro aspecto que no es muy claro es la distribución que presenta la especie, se conocen algunas localidades, basadas en información de ejemplares de herbario, pero se desconoce la abundancia dentro de éstas.

Se recomienda ampliar el estudio tanto espacial (otras poblaciones) como temporal (obtener datos de más años) para poder integrar la información y mejorar el entendimiento de esta especie.

8. Conclusiones

- La población de *Echeveria peacockii* en Zapotitlán Salinas se encuentra creciendo a una tasa del 27% y 28% anual.
- La estructura poblacional indica reclutamiento reciente de nuevos individuos y se compone principalmente de plántulas y de plantas de talla pequeña, los adultos son más escasos.

- El crecimiento en primer lugar y la permanencia en segundo son los procesos demográficos más relevantes para la población.
- La categoría 2 (plántulas) presenta la mayor importancia, sin embargo, todas las categorías contribuyen al crecimiento de la población.
- Se obtienen altos porcentajes de germinación en distintas condiciones de temperatura, lo que es un indicio positivo para un aprovechamiento sustentable.
- *E. peacockii* aparenta tener una preferencia de establecimiento al menos en Zapotitlán Salinas, Puebla.
- Se sugiere ampliar el estudio en otras poblaciones y considerar diferentes años, para integrar la variación espacial y temporal.
- La principal amenaza a la especie es la destrucción de su hábitat, debido a actividades antropogénicas.
- *E. peacockii* se encuentra en peligro de extinción de acuerdo al método de evaluación de riesgo (MER).

9. Literatura citada

Álvarez, R., Godínez-Álvarez, H., Guzmán, U. y Dávila, P. 2004. Aspectos ecológicos de dos cactáceas mexicanas amenazadas: implicaciones para su conservación. Boletín de la Sociedad Botánica de México.

Amador-Alfárez, K. A., Díaz-González, j., Loza-Cornejo, S. y Bivián-Castro, E. Y. 2013. Efecto de diferentes reguladores de crecimiento vegetal sobre la germinación de semillas y desarrollo de plántulas de dos especies de *Ferocactus* (Cactaceae). Polibotánica.

- Arias T, A. A., Valverde V, M. T. y Reyes S, J. 2000. Las plantas de la región de Zapotitlán Salinas, Puebla. Instituto Nacional de Ecología.
- Avendaño C, T. de J. 2007. Dinámica poblacional de *Mammillaria supertexta* Mart. ex Pfeiff. En el Valle de Cuicatlán, Oaxaca, México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca.
- Baskin, J. M., y Baskin, C. C. 1977. Germination Ecology of *Sedum pulchellum* Michx. (Crassulaceae). American Journal of Botany.
- Becerra, R. 2000. Las cactáceas, plantas amenazadas por su belleza. Biodiversitas.
- Carrillo A, I. G., Golubov, J., Rojas-Aréchiga, M. y Mandujano, M. C. 2005. Distribución y estatus de conservación de *Ferocactus robustus* (Pfeiff.) Britton & Rose. Cactáceas y Suculentas Mexicanas.
- Carrillo R, P. 2009. Estudios Sistemáticos en el Clado Acre (Crassulaceae). Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología. A. C.
- Caswell, H. 1982. Stable Population Structure and Reproductive Value for Populations With Complex Life Cycles. Ecology.
- Caswell, H. 2000. Prospective and Retrospective Perturbation Analyses: Their roles in conservation biology. Ecology.
- Caswell, H. 2001. Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation. Sinauer Associates. Sunderland.
- Cervera, J. C., Andrade, J. L., Simá, J. L. y Graham, E. A. 2006. Microhabitats, germination, and establishment for *Mammillaria gaumeri* (Cactaceae), A rare species from Yucatan. International Journal of Plant Sciences.

- Contreras M, C. 2000. Dinámica Poblacional de *Mammillaria crucigera* (Cactaceae), Una especie rara de la región Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM:
- Cordero, C. 1993. The courtship behavior of *Callophrys xami* (Lycaenidae). Journal of Reserch on the Lepidoptera.
- Cronquist, A. 1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. Colombia University Press.
- Clark-Tapia, R., Mandujano, M. C., Valverde, T., Mendoza, A. y Molina-Freaner, F. 2005. How important is clonal recruitment for population maintenance in rare plant species?: The case of the narrow endemic cactus, *Stenocereus eruca*, in Baja California, México. Biological Conservation.
- De Kroon, H., Van Groenendael, J. y Ehrlén, J. 2000. Elasticities: A review of methods and model limitations. Ecology.
- De Souza M, M., Maia, F. C. y Pérez, M. A. 2006. Bancos de semillas en el suelo. Agriscientia.
- Ellner, S. P. y Rees, M. 2006. Integral Projection Models for Species with Complex Demography. The American Naturalist.
- Engler, A. y Prantl K. 1930. Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Zweite Auflage. Duncker & Humblot.
- Enright, N. J., Franco, M. y Silvertown, J. 1995. Comparing plant life histories using elasticity analysis: the importance of life span and the number of life-cycle stages. Oecologia.
- Esparza-Olguín L. 2004. ¿Qué sabemos de la rareza en especies vegetales? Un enfoque genético-demográfico. Boletín de la Sociedad Botánica de México.

- Esparza-Olguín L., Valverde, T., Mandujano, M. C. 2005. Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degree of rarity. *Population Ecology*.
- Farfán H, B. 2006. Evaluación del efecto del manejo silvícola en la dinámica poblacional de *Polaskia chichipe* (Glosselin) Backerberg en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. UNAM.
- Fiske, I. F., Bruna, E. M. y Bolker, B. M. 2008. Effects of sample size on estimates of population growth rate calculated with matrix models. *PloS One*.
- Flores, J. 2003. Establecimiento natural de plántulas de *Beaucarnea gracilis*, especie amenazada del Valle de Tehuacán, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*.
- Flores M, A. y Manzanero M, G. I. 2005. Método de evaluación de riesgo de extinción de *Mammillaria huitzilopochtli* D. R. Hunt. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*.
- Franco, M. 1990. *Ecología de poblaciones*. Ciencias.
- Franco, M. y Silvertown, J. 2004. A Comparative Demography of Plants Based Upon Elasticities of Vital Rates. *Ecology*.
- García, E. 1998. *Cartas de climas de México*. Conabio.
- García R, I. 2003. Relaciones interespecíficas del género *Pachyphytum* (Crassulaceae), empleando marcadores genéticos AFLP. Tesis de Maestría. Universidad de Colima.
- González L, E. J. 2008. Modelación de la dinámica poblacional de cactáceas endémicas del Valle de Tehuacán a lo largo de un gradiente de disturbio antropogénico crónico. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas. UNAM.
- Hernández, H. 1994. The geographical distribution of Mexican endangered cacti, with special reference to the Chihuahuan desert species. *IOS Bulletin*.
- Jiménez-Sierra, C., Mandujano, M. C. y Eguiarte, L. E. 2007. Are populations of the candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus*) in the desert of Tehuacán, Mexico at

risk? Population projection matrix and life table response análisis. *Biological Conservation*.

Jiménez-Sierra, C., Matias-Palafox, M. L., Loraine, M. y Vázquez-Días, E. 2008.

Evaluación del riesgo de extinción de las poblaciones naturales de *Turbinicarpus pseudomacrolepis* (Backeb.) Buxb. & Backeb. (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*.

Jiménez-Sierra, C., Matias-Palafox, M. L., Jiménez S, M. G. 2009. Aspectos demográficos

y reproductivos de *Pachycereus weberi* (J. M. Coult.) Backeb. (Cactaceae) en una nueva localidad en el Estado de Hidalgo, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*.

Jones, C. E., Shropshire, F. M., Allen, R. L y Atallah, Y. C. 2010. Pollination and

reproduction in natural and mitigation populations of the many-stemmed *Dudleya*, *Dudleya multicaulis* (Crassulaceae). *Madroño*.

Jordan, P. W., y Nobel, P. S. 1979. Infrequent establishment of seedlings of *Agave deserti*

(Agavaceae) in the north western Sonoran Desert. *American Journal of Botany*.

Jordan, P. W., y Nobel, P. S. 1981. Seedling establishment of *Ferocactus acanthodes* in

relation to drought. *Ecology*.

Jordan, P. W. y Nobel, P. S. 1982. Height distributions of two species of cacti in relation to

rainfall, seedling establishment, and growth. *Botanical Gazette*.

Judd, W., Campbell C., Elizabeth K. y Stevens P. 1999. *Plant Systematic a Phylogenetic*

Approach. Sinauer Associated, Inc.

Keeler, K. H. y Tenhumberg, B. 2011. Population dynamics of the western prickly pear,

Opuntia microrhiza (Cactaceae). *The Southwestern Naturalist*.

Larson G, J. 1992. Estudio demográfico de *Echeveria gibbiflora* DC. (Crassulaceae) en el

pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.

- Lefkovich, L. P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*.
- Link, W. A. y Doherty, P. F. 2002. Scaling in sensitivity analysis. *Ecology*.
- López F, D. y Navarro C, M del C. 2009. Estudio demográfico de *Stenocactus crispatus* (Cactaceae) en Los Ángeles Tetela, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*.
- López F, D. 2012. Demografía de *Astrophytum myriostigma* Lem. (Cactaceae). Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Maldonado F, C. 2006. Patrón de distribución espacial y dinámica poblacional de *Oncidium crista galli*, una especie de orquídea epífita de Chiapas. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca.
- Mandujano, M. C., Golubov, J. y Rojas-Aréchiga, M. 2007. Efecto del ácido giberélico en la germinación de tres especies del género *Opuntia* (Cactaceae) del Desierto Chihuahuense. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*.
- Mandujano, M. C., Verhulst M, J. A., Carrillo-Angeles, I. G., y Golubov, J. 2007. Population dynamics of *Ariocarpus scaphirostris* bödeker (Cactaceae): evaluating the status of a threatened species. *International Journal of Plant Sciences*.
- Martínez-Avalos, J. G., Mandujano, M. C., Golubov, J., Soto, M. y Verhulst, J. 2004. Análisis del método de evaluación del riesgo (MER) del “Falso peyote” (*Astrophytum asterias* (Zucc) Lem.) en México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*.
- Martínez G, E. 2006. Dinámica poblacional de *Tillandsia makoyana* Baker (Bromeliaceae) en la selva baja caducifolia de la Reserva de la Biósfera Sierra de Huahutla, Morelos. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas. Instituto de Ecología. UNAM.

- Martínez-Romero, E. 1997. Estudio demográfico de *Sedum oxypetalum* H.B.K. (Crassulaceae) en Lomas del Seminario, Ajusco Medio, D. F. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Martínez V, J. A. 2009. Germinación de *Sedum oxypetalum* H. B. K. (Crassulaceae) en ambientes contrastantes del Ajusco Medio, D. F. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Martínez-Villegas, J. A., Orozco-Segovia, A., Sánchez-Coronado, M. E. y Pisanty, I. 2012. Germination of *Sedum oxypetalum* (Crassulaceae) in a primary lava-field shrubland. *Plan Ecology*.
- Martorell, C. 2007. Detecting and managing an overgrazing-drought synergism in the threatened *Echeveria longissima* (Crassulaceae): the role of retrospective demographic analysis. *Population Ecology*.
- Méndez, M., Durán, R., Olmsted, I. y Oyama, K. 2004. Population Dynamics of *Pterocereus gaumeri*, a Rare and Endemic Columnar Cactus of México. *Biotropica*.
- Méndez, M., Dorantes, A., Dzib, Gabriel., Argáez, J., y Durán, R. 2006. Germinación y establecimiento de plántulas de *Pterocereus gaumeri*, una cactácea columnar, rara y endémica de Yucatán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*.
- Méndez-Larios, I., Ortíz, E., y Villaseñor, J. L. 2004. Las Magnoliphyta endémicas de la porción xerofítica de la provincia florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica*.
- Meyrán, J. 1988. La Clasificación Genérica de las Crasuláceas Mexicanas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*.
- Meyrán, J y López L. 2003. Las Crasuláceas de México. *Sociedad Mexicana de Cactología A.C.*

- Monroy A, A., Estevez T, J., García S, R., y Ríos G, R. 2007. Establecimiento de plantas mediante el uso de micorrizas y de islas de recursos en un matorral xerófilo deteriorado. Boletín de la Sociedad Botánica de México.
- Morín, V. C. A. 2003. Estudio florístico de las terrazas aluviales del Río El Salado en el Valle de Zapotitlán, Puebla. Tesis de licenciatura. FES Iztacala. UNAM.
- Mort, M. E., Soltis D. E., Soltis, P. S., Fransisco-Ortega J. y Santos-Guerra A. 2001. Phylogenetic Relationship and Evolution of Crassulaceae Inferred from MATK Secuence Data. American Journal of Botany.
- NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010.
- Olmsted, I., y Álvarez-Buylla, E. R. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. Ecological Applications.
- Parra, V., Vargas, C. F. y Eguiarte, L. E. 1993. Reproductive biology, pollen and seed dispersal, and neighborhood size in the hummingbird-pollinated *Echeveria gibbiflora* (Crassulaceae). American Journal of Botany.
- Padilla R, F. M. 2008. Factores limitantes y estrategias de establecimiento de plantas leñosas en ambientes semiáridos. Implicaciones para la restauración. Ecosistemas.
- Paredes F, M., Lira S, R. y Dávila A, P. D. 2007. Estudio etnobotánico de Zapotitlán Salinas, Puebla. Acta Botánica Mexicana.
- Peters R, E. M. 2008. Distribución geográfica, demografía y conservación de *Mammillaria pectinifera* (Rümpel) F.A.C. Weber (Cactaceae). Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología. UNAM.
- Pérez-Calix, E. e I. S. Franco Martínez. 2004. Crasuláceas. En: A. J. García-Mendoza, M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas, Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología,

UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund.

- Pérez-Calix, E. 2008. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Crassulaceae. Fascículo 156. Instituto de Ecología, A. C. Centro Regional del Bajío.
- Pilbeam, J. 2008. The Genus *Echeveria*. British Cactus And Succulent Society. London. England.
- Pino, J., Picó, F. X., De Roa, E. 2007. Population dynamics of the rare plant *Kosteletzkya pentacarpos* (Malvaceae): a nine-year study. Botanical Journal of the Linnean Society.
- Piña-Poujol, P., Valverde, T. y Reyes-Santiago, J. 2007. Propagación de la especie en peligro de extinción *Echeveria laui* con fines de conservación. Cactáceas y Suculentas Mexicanas.
- Portilla A, R. M. 2007. Estudio demográfico de tres poblaciones de *Coryphantha werdermanni* (Cactaceae) en tres condiciones contrastantes de disturbio. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Pyke, D. A. y Thompson, J. N. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. Ecology.
- Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity. En The Biological aspects of rare plant conservation. H. Synge. Wiley.
- Ramos L, A. L. 2007. Estudio poblacional de *Mammillaria dixanthocentron* Backeb. ex Mottram en el Valle de Cuicatlán, Oaxaca. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional. Centro interdisciplinario de investigación para el desarrollo integral regional unidad Oaxaca.

- Roeland C. H. J., Van Ham. y 't Hart H. 1998. Phylogenetic Relationships in the Crassulaceae Inferred From Chloroplast DNA Restriction-Site Variation. *American Journal of Botany*.
- Rojas-Aréchiga, M. y Batis, A. I. 2001. Las semillas de cactáceas...¿forman bancos en el suelo?. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*.
- Rosas B, M. D. y Mandujano S, M. C. 2002. La diversidad de historias de vida de cactáceas, aproximación por el triángulo demográfico. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*.
- Rzedowski, J. 1981. *Vegetación de México*. Limusa. México.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana*.
- Salguero-Gómez, R. y Plotkin, J. B. 2010. Matrix Dimension Bias Demographic Inferences: Implications for Comparative Plant Demography. *The American Naturalist*.
- Schemske, D. W., Husband, B. C., Ruckelshaus, M. H., Goodwillie, C., Parker, I. M. y Bishop, J. G. 1994. Evaluating Approaches to the Conservation of Rare and Endangered Plants. *Ecology*.
- Semarnat. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I. y Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography – relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*.

- Silvertown, J., Franco, M. y Menges, E. 1996. Interpretation of Elasticity Matrices as an Aid to the Management of Plant Populations for Conservation. *Conservation Biology*.
- Söderström, L., Séneca, A. y Santos, M. 2007. Raritty patterns in members of the Lophoziaceae/Scapaniaceae complex occurring North of the Tropics-Implications for conservation. *Biological Conservation*.
- Stubben, C. y Milligan, B. 2007. Estimating and Analyzing Demographic Models Using the popbio Package in R. *Journal of Estatistical Software*.
- Suárez M, M. E. 2006. Afinidades Geográficas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán analizando las Asteraceae Mexicanas. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas. FEZ Iztacala. UNAM.
- Thiede, J. 1995. Cuantitative phytogeography, richness, and evolution of American Crassulaceae. En Henk't Hart y Urs Eggli (Eds.). *Evolution and Systematics of the Crassulaceae*. Leiden: Backhuys.
- Tlapa A, M. 2005. Dinámica poblacional de *Quercus glaucoides* en una localidad del Valle de Valsequillo, Puebla. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas. Instituto de Ecología, UNAM.
- Torres G, I. 2009. Dinámica poblacional de dos morfos de *Agave potatorum* Zucc. en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán: bases para su manejo sustentable. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas. CIECO, UNAM.
- Tuljapurkar, S., Caswell, H. 1996. *Structured-Population Models In Marine, Terrestrial, And Freshwater Systems*. Champman & Hall.
- Vadillo, G., Suni, M. y Cano, A. 2004. Viabilidad y germinación de semillas de *Puya Raymondii* Harms (Bromeliaceae). *Revista Peruana de Biología*.

- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Arizmendi, M. C., y Dávila, P. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala* in the Tehuacan Valley, central Mexico. American Journal of Botany.
- Valiente-Banuet, A. y Ezcurra, E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetezo* and the nurse plant *Mimosa luisiana* in the Tehuacán Valley, México. Journal of Ecology.
- Valiente-Banuet, A., Solis, L., Dávila, P., Arizmendi, M. C., Silva P, C., Ortega R, J., Treviño C, J., Rangel-Landa, S., y Casas, A. 2009. Guía de la Vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. UNAM.
- Valverde Valdés, M. T. 2001. Dinámica poblacional de *Mammillaria crucigera* y *Neobuxbaumia macrocephala* en la región de Tehuacán-Cuicatlán. Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias, Informe final SNIB CONABIO proyecto No. R129.
- Van Mantgem, P. J. y Stephenson, N. L. 2005. The accuracy of matrix population model projections for coniferous trees in the Sierra Nevada, California. Journal of Ecology.
- Véliz Pérez, M. E. y García-Mendoza, A. J. 2011. *Echeveria gudeliana*, nueva especie de Crassulaceae de Mesoamérica. Cactus-Adventures International.
- Walther, E. 1972. *Echeveria*. California Academy of Sciences. San Francisco.
- Zar, J. H. 1984. Bioestatistical Analysis. Second Edition. Prentice Hall.
- Zepeda M, V. N. 2010. Ecología de poblaciones y asociación nodriza-protegido de *Astrophytum ornatum* (D. C.) F. A. C. Weber ex Britton & Rose (Cactaceae) en Querétaro, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.

Ziegler, J. B. y Escalante, T. 1964. Observations of the life history of *Callophrys xami* (Lycaenidae). *Journal of the Lepidopterist Society*.

Zuidema, P. A. y Franco, M. 2001. Integrating vital rate variability into perturbation analysis: an evaluation for matrix population models of six plant species. *Journal of Ecology*.