



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

BIOLOGÍA AMBIENTAL

**EVALUACIÓN DEMOGRÁFICA Y DINÁMICA POBLACIONAL DE *Echeveria purpusorum* BERGER (CRASSULACEAE) EN LA RESERVA DE LA BIÓSFERA**

**TEHUACÁN-CUICATLÁN**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

PRESENTA:

**GABRIELA DE JESÚS ESPINO ORTEGA**

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

COMITÉ TUTOR: M. en C. IRENE PISANTY BARUCH  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.  
DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS  
CIEco, UNAM.

**MÉXICO, D.F. OCTUBRE, 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

**EVALUACIÓN DEMOGRÁFICA Y DINÁMICA POBLACIONAL DE *Echeveria purpurorum* BERGER (CRASSULACEAE) EN LA RESERVA DE LA BIÓSFERA**

**TEHUACÁN-CUICATLÁN**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

PRESENTA:

**GABRIELA DE JESÚS ESPINO ORTEGA**

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

COMITÉ TUTOR: M. en C. IRENE PISANTY BARUCH  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.  
DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS  
CIEco, UNAM.

**MÉXICO, D.F. OCTUBRE, 2013**

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

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, en su sesión ordinaria del día 03 de junio de 2013, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (Biología Ambiental)** del Posgrado en Ciencias Biológicas de la alumna: **ESPINO ORTEGA GABRIELA DE JESÚS** con número de cuenta 94390924, con la tesis titulada "**EVALUACIÓN DEMOGRÁFICA Y DINÁMICA POBLACIONAL DE *Echeveria purpusorum* Berger (Crassulaceae) en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán.**" bajo la dirección de la **DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA:**

Presidente: DR. EDUARDO MORALES GUILLAUMÍN  
Vocal: DRA. MARIANA HERNÁNDEZ APOLINAR  
Secretario: M EN C. IRENE PISANTY BARUCH  
Suplente: DR. FRANCISCO ELIZANDRO MOLINA FREANER  
Suplente: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS

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

**ATENTAMENTE**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 04 de septiembre de 2013.

*M. del Coro Arizmendi*  
**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
**COORDINADORA DEL PROGRAMA**

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, por darme la oportunidad de llevar a cabo mis estudios de maestría.

Al **CONACYT** por brindarme una beca como apoyo económico con CVU: 348082 y número de becario: 239933 para la realización de éste proyecto.

A la Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa, mi tutora principal. Por el interés que puso en mi proyecto. Por su ayuda y apoyo para realizar mi maestría.

A la M. en C. Irene Pisanty Baruch, miembro de mi comité tutor, quien me orientó y aportó muchas ideas a mi proyecto y por la revisión exhaustiva para mejorar mi tesis.

Al Dr. Miguel Martínez Ramos, miembro de mi comité tutor, por sus recomendaciones y apropiadas sugerencias durante toda la maestría.

## **AGRADECIMIENTOS PERSONALES**

Agradezco a Dios por permitirme lograr esta meta. Por darme la paz y el entusiasmo que necesitaba para seguir adelante.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por el conocimiento y formación tanto profesional como personal que he recibido de ella.

A la Dra. Ana por el impulso que me dio y por su apoyo en los momentos más difíciles de mi vida. Se convirtió en una gran amiga con la que me encanta platicar.

A la Dra. Mariana Hernández Apolinar, por su gran ayuda y adecuadas recomendaciones. Por su amabilidad y confianza cuando más lo necesitaba.

Al Dr. Eduardo Morales Guillaumín, por sus consejos, y los importantes aportes que hizo a mi trabajo. Por el impulso que me dieron sus comentarios.

Al Dr. Francisco Molina Frenner, por sus observaciones y por su gran ayuda para terminar adecuadamente y a tiempo mi trabajo.

Y por supuesto a toda mi familia porque sin su apoyo nunca hubiera llegado hasta aquí. A mis papás por su apoyo incondicional. Por sacarnos adelante, por su paciencia, inmenso amor y dedicación a la familia. Y por todos los buenos ejemplos que nos han dado.

A mis hermanos, por su gran amor hacia mi, porque me han apoyado, escuchado y aconsejado y siempre han sido un gran ejemplo para mí.

A Luis por acompañarme y compartir este trabajo conmigo. Por alegrar mis salidas a campo. Por impulsarme a seguir siempre adelante y a no darme por vencida. Y por su gran apoyo para la realización de este proyecto.

A mis compañeros y amigos de la maestría: Diana, Emanuel, Adrián, Jaime, Ángel Alejandra, Paco, Eli y Luz por darme ánimos, por las pláticas y por los buenos momentos que pasamos juntos.

## Dedicatoria

Dedico este trabajo con todo mi amor a Dios y a mi familia que es la mayor bendición que tengo y son el mejor apoyo para compartir triunfos y caídas, alegrías y tristezas. A mi papá porque eres ejemplo de lucha, responsabilidad y entrega. Por enseñarme el camino correcto y por tú gran amor y apoyo en todos los sentidos. A mi mamá, te debo más que la vida. Por ser un gran ejemplo como madre y como ser humano, por ser una gran amiga. Por hacerme una persona de bien. Y porque si tengo un hermosa familia es gracias a ti. Los amo mucho.

A Ale porque gracias a tu ejemplo seguí el camino de la superación y porque has traído a mi vida dos de mis más grandes alegrías. A Vero porque eres un gran ejemplo para mí y siempre me has apoyado. Me das mucha paz, y me has dado a un gran amigo. A Viole, gracias. Te debo tanto que se que sin tu apoyo no lo hubiera logrado. Eres luchadora y persistente para lograr tus metas y eso me enseña a ser como tú. A Lupis, eres mi más grande apoyo y fuiste la mejor compañía durante la maestría. Siempre sabes que decir pues estás llena de sabiduría y me encanta compartirlo todo contigo, eres mi mejor consejera y amiga.

A Dana, Sharon y Vic porque son la alegría de mi vida, me hacen muy feliz y son un gran impulso y el motivo que me lleva a ser la mejor persona que puedo ser.

A Luis por tener otro logro juntos. Por compartir éxitos y tropiezos. Gracias por tu amor, ayuda y paciencia. Eres mi mejor amigo y el amor de mi vida.

A Ray y Zaira que ya son mis hermanos, los quiero muchísimo y me encanta compartir con ustedes. A mi futura familia Manuel, Lupita, Ito y Diego con cariño.

A mi otra familia Espino Ortega Mini, Sergio, Sergio y Paulo, porque los amo. Y también a mi gran familia todos los Espino y todos los Ortega. A la familia López y a la familia de la Cruz. A la familia Ordaz Gudiño. A Daniel por todo su apoyo y amistad.

A mis amigos biólogos de siempre Dra. Balbina y Ulises; a Ras, Sara, Viri, Yaz, Anahí, Diana, Misa, Ale, Isma, Saúl y Cris. A Ixchel y Monse y todo el equipo de ingenieras, buenas amigas.

Y una dedicatoria muy especial para todos mis amigos de El Tamarindo, Guerrero, gracias por su ejemplo de vida, por su amistad y por sus oraciones.

Dedico también este trabajo a todos los profesores que he tenido durante toda mi vida académica porque todos ellos aportaron grandes cosas a mi vida profesional y personal.

Soy pobre, pero cuando miro a mi alrededor me siento rico.  
La tierra con los frutos, las flores y las hierbas me hacen rico.  
Porque en la tierra, en los frutos, en las flores y en la hierba  
te veo a ti hermano Sol. En el agua, en el viento, en el fuego  
te encuentro a ti, hermano Sol. Y cuando te veo,  
cuando te encuentro, soy rico.

***San Francisco de Asís***



## ÍNDICE

RESUMEN .....	1
ABSTRACT .....	2
INTRODUCCIÓN .....	3
OBJETIVOS .....	5
General .....	5
Particulares .....	5
ANTECEDENTES .....	6
Demografía y dinámica poblacional .....	6
Diagramas del ciclo de vida .....	7
Matriz de proyección poblacional. ....	8
Análisis de sensibilidad y elasticidad. ....	12
ÁREA DE ESTUDIO Y DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE.....	14
Área de Estudio.....	14
Descripción de la especie. ....	17
METODOLOGÍA.....	19
Selección del área de estudio. ....	19
Categorización de los individuos de la población.....	21
Banco de semillas.....	22
Pruebas de germinación. ....	23
Construcción de la matriz de transición. ....	24
Evaluación de riesgo.....	26
Simulaciones.....	27
RESULTADOS.....	28
Valor reproductivo .....	29

Estructura poblacional observada y estructura proyectada por el modelol. ....	30
Diagrama del ciclo de vida. ....	31
Fecundidad .....	32
Matrices de transición. ....	33
Tasa finita de crecimiento poblacional. ....	35
Mortalidad .....	35
Análisis de elasticidad.....	36
Germinación.....	40
Banco de semillas .....	42
Triángulo demográfico .....	43
Evaluación de riesgo.....	44
Simulaciones.....	47
DISCUSIÓN .....	49
Demografía .....	49
Fenología reproductiva y fecundidad .....	50
Mortalidad .....	50
Modelo de proyección poblacional.....	51
Análisis de elasticidad.....	53
Banco de semillas .....	53
Prueba de germinación .....	54
Triángulo demográfico .....	54
Estatus de conservación y evaluación de riesgo .....	55
Plan de manejo y conservación .....	56
CONSIDERACIONES FINALES .....	58
CONCLUSIONES.....	59
BIBLIOGRAFÍA .....	60

## INDICE DE FIGURAS

1. Representación gráfica del ciclo de vida. ....	8
2. Matriz de proyección poblacional tipo Lefkovitch. ....	10
3. Ubicación del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. ....	16
4. Hábitat de <i>Echeveria purpusorum</i> en Zapotitlán Salinas, Puebla.....	17
5. <i>Echeveria purpusorum</i> en su hábitat natural.....	18
6. Ejemplar de <i>Echeveria purpusorum</i> con etiqueta.....	20
7. Estructura poblacional de <i>Echeveria purpusorum</i> .....	29
8. Valor reproductivo .....	30
9. Estructura poblacional observada y esperada.....	31
10. Diagrama de ciclo de vida de <i>Echeveria purpusorum</i> .....	32
11. Mortalidad.....	36
12. Contribución de los procesos demográficos a $\lambda$ .....	38
13. Elasticidad por categoría de tamaño .....	39
14. Elasticidad por categoría de tamaño por proceso demográfico.....	40
15. Germinación acumulada de semillas de <i>Echeveria purpusorum</i> .....	41
16. Porcentaje de germinación de las semillas en siete diferentes tratamientos de temperatura.....	42
17. Porcentaje de germinación de semillas de <i>E. purpusorum</i> para determinar la existencia de banco de semillas.....	43
18. Triángulo demográfico.....	44
19. Efecto sobre $\lambda$ por la extracción de todos los individuos de cada categoría ..	47
20. Efecto sobre $\lambda$ por la extracción de 10 en 10% de los individuos de las categorías 4, 5 y 6.....	48
21. Efecto sobre $\lambda$ por la extracción total de semillas de cada categoría.....	48

## ÍNDICE DE CUADROS

1. Categorías de tamaño en la población de <i>Echeveria purpusorum</i> .....	21
2. Semillas, frutos y fecundidad de las categorías reproductivas .....	33
3. Matrices de transición de <i>Echeveria purpusorum</i> para los periodos 2010-11 y 2011-12 .....	34
4. Tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) y sus intervalos de confianza.....	35
5. Matrices de elasticidad de <i>Echeveria purpusorum</i> para los periodos 2010-11 y 2011-12. ....	37
6. Evaluación de riesgo de <i>Echeveria purpusorum</i> según el Método de evaluación del riesgo de extinción de las especies silvestres en México (MER), apéndice normativo II de la NOM-059-SEMARNAT-2010. ....	46

## RESUMEN

Se realizó un análisis demográfico de la población de *Echeveria purpusorum* presente en Zapotitlán Salinas, Puebla. Es una especie rara de distribución restringida, clasificada como especie en peligro de extinción por la Norma Oficial Mexicana-059-SEMARNAT-2010. El estudio se llevó a cabo de 2010 a 2012, y se basó en la construcción de matrices de proyección poblacional tipo Lefkovitch. Las tasas de crecimiento poblacional obtenidas en ambos años muestran que la población se encuentra creciendo ( $\lambda = 1.1280$  y  $\lambda = 1.0623$ ). Los análisis de elasticidad demuestran que la transición de semilla a plántula es el componente del ciclo de vida que presenta la mayor importancia relativa para el valor de  $\lambda$  en ambos años. Como consecuencia estas categorías tuvieron los valores más altos, aunque las elasticidades de la categoría 4 fue también alto durante el segundo año. El crecimiento de los individuos fue el proceso demográfico con las mayores elasticidades, seguido de la supervivencia mientras que la fecundidad y la retrogresión presentaron una contribución a  $\lambda$  muy baja. Aunque los resultados sugieren que la población estudiada está creciendo, las simulaciones realizadas sugieren que la extracción de individuos afecta negativamente a la tasa de crecimiento poblacional llevándola a alcanzar valores menores a la unidad. Por lo tanto, para el manejo y conservación de la población se propone la recolección de semillas de los individuos de mayor tamaño y ponerlas a germinar en los viveros de las Unidades de manejo para la conservación de vida silvestre (UMAs) encontradas en la zona de estudio. Así mismo, se recomienda que se seleccionen plantas madre de las que subsecuentemente se obtendrán semillas. Los organismos obtenidos en la

siguiente generación se podrán usar para la venta, teniendo el cuidado de destinar un porcentaje para la reintroducción de individuos a la población.

## **ABSTRACT**

A demographic analysis was conducted on *Echeveria purpusorum* a rare species with restricted distribution. This species is classified as endangered by the Mexican Official Standard NOM-059-SEMARNAT-2010. The study was carried in Zapotitlán Salinas, Puebla from 2010 to 2012. Population growth rates ( $\lambda$ ) were estimated by means of Lefkovitch projection matrices for two annual cycles. In both years our results showed that the population is growing ( $\lambda = 1.1280$ ;  $\lambda = 1.0623$ ). Elasticity analyses showed that the transition from seed to seedling made the greatest contribution to  $\lambda$  in both years; consequently, these categories had the highest elasticity values, although elasticity of category 4 was also high during the second year. Growth was the demographic parameter with the highest elasticity followed by survivorship, whereas fecundity had a very low contribution to  $\lambda$ . Although the results suggest that the studied population is growing, simulations suggest that removal of individuals affects adversely the population growth bringing it to values lower than unity. Therefore, we propose a management and conservation program by collecting seeds of the larger individuals and germinate them in the units of management for conservation of wildlife (UMA) located in the study area. Also, it is recommended to choose a mother plant from which seeds will be obtained. The plants thus obtained in the next generation may be used for sale, taking care to allocate a percentage for the reintroduction of individuals to the population.

## INTRODUCCIÓN

La familia Crassulaceae cuenta con 900 (Cronquist, 1981) a 1500 especies (Berger, 1930). Tiene una distribución cosmopolita, sin embargo, es rara en Australia y Sudamérica. Frecuentemente se le encuentra en la zona intertropical, en regiones semiáridas y montañosas (Roeland *et al.*, 1998). México es considerado uno de los principales centros de diversificación de la familia (Meyrán y López, 2003). El territorio nacional cuenta con algunos géneros endémicos, tal es el caso *Cremnophila*, *Pachyphytum* y *Tompsonella*. La riqueza de especies de esta familia en nuestro país, representa un 25% de las especies registradas en el planeta con 340 a 350 especies (Meyrán, 1988).

En particular el género *Echeveria* cuenta con 140 especies y 38 variedades (Pilbeam, 2008), las cuales se distribuyen desde el sur de Estados Unidos hasta el norte de Argentina. Cabe mencionar que en México se encuentra la mayor concentración de especies de este género, siendo el 97.1% endémicas (Pilbeam, 2008). Este porcentaje de echeverias probablemente sea el más alto grado de endemismo dentro de las familias y géneros en este país (García, 2003).

Debido a su belleza, rareza o por las sustancias que se extraen de las plantas, las especies de la familia Crassulaceae ha sufrido un gran saqueo en nuestro país para su comercialización en diferentes partes del mundo, en donde existe gran afición de plantas suculentas (Arias *et al.*, 2000). Esta situación, junto con el ramoneo por el ganado, la destrucción de sus hábitats, el cambio de uso de suelo para agricultura, construcción de carreteras o vivienda, entre otras causas, han provocado la pérdida total o parcial de poblaciones vegetales y ha llevado a muchas a encontrarse en peligro de extinción. *Echeveria* es el género de la familia

Crassulaceae que presenta el mayor número de especies en alguna categoría de riesgo dentro de la NOM-059-SEMARNAT-2001 con siete especies y cinco variedades. Dentro de este género las poblaciones de *Echeveria purpusorum* se ven afectadas por: la herbivoría, la destrucción de sus hábitats para extracción de ónix y mármol y la extracción de plantas para venta o para uso local como adornos navideños.

*E. purpusorum* es una planta suculenta, endémica de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán y áreas adyacentes. Sus poblaciones se consideran vulnerables ya que esta crasulácea está calificada como una especie rara y de distribución restringida, por lo cual se encuentra incluida en la nom-059-SEMARNAT-2010 como una especie en peligro de extinción. Las necesidades ecológicas de esta especie son desconocidas (García-Mendoza, 2003), lo cual no permite hacer una evaluación adecuada para sus poblaciones.

### **Rareza**

Las especies pueden clasificarse como raras o comunes tomando en cuenta básicamente cuatro factores que son: la extensión geográfica que ocupa la especie, especificidad del hábitat o amplitud ecológica, la abundancia que alcanza la especie en una localidad determinada y la ocupación del hábitat, que se refiere a la capacidad que tiene una especie para ocupar una mayor o menor parte de sus hábitats potencialmente favorables (Rabinowitz, 1981; Rey, 2009). De todas las combinaciones posibles con respecto a estos cuatro factores, una especie común es aquella que tiene una amplia extensión geográfica, una baja especificidad del hábitat, una abundancia local elevada y una alta ocupación del



hábitat. Aquellas especies que no cuentan con estas características pueden considerarse como alguna forma de rareza (Rabinowitz, 1981). Las poblaciones de especies raras, como lo es *E. purpusorum*, tienen una mayor probabilidad de desaparecer que las especies comunes. Entonces, es indispensable conocer la biología y las necesidades ecológicas de dichas especies para formar criterios que sean adecuados para su conservación y manejo (Esparza, 2004).

Este trabajo pretende evaluar el estado demográfico de una población de *E. purpusorum* localizada en Zapotitlán Salinas, Puebla, con el fin de establecer cuáles son los parámetros demográficos y las categorías de tamaño que tienen mayor relevancia en el crecimiento de la población y poder hacer propuestas adecuadas para la conservación de la población de dicha crasulácea.

## **OBJETIVOS**

### **General**

Determinar la dinámica poblacional de una población de *Echeveria purpusorum* ubicada en Zapotitlán Salinas, Puebla, para hacer propuestas adecuadas para su manejo y conservación.

### **Particulares**

- Estimar la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) de *Echeveria purpusorum* en Zapotitlán Salinas, Puebla.
- Establecer las categorías de tamaño y los procesos demográficos que tienen mayor impacto en la tasa de crecimiento poblacional de la especie.
- Realizar propuestas de conservación de la especie en la población de Zapotitlán, Salinas.

## ANTECEDENTES

### Demografía y dinámica poblacional

La demografía es el estudio cuantitativo enfocado a los cambios numéricos de las poblaciones a través del tiempo (Silvertown & Lovett-Doust, 1993). Los procesos demográficos que determinan los cambios en las poblaciones son la fecundidad, la mortalidad y la migración (Poston & Bouvier, 2010). Estos fenómenos, que son interdependientes entre sí, pueden relacionarse en una variedad de combinaciones y determinar la velocidad a la cual se modifica el tamaño de la población, su composición o distribución según la categoría de edad o estadio de los individuos de una población (Livi-Bacci, 1993).

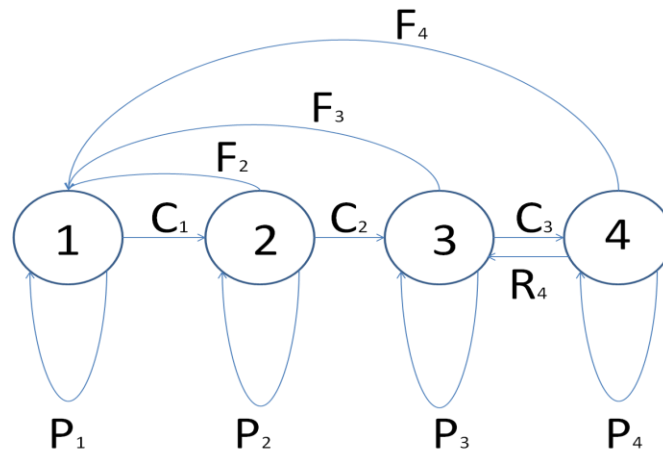
La demografía se basa en un grupo de métodos matemáticos utilizados para estudiar la estructura y dinámica de una población (Franco, 1990). Estos métodos nos permiten determinar las condiciones en las que se encuentra una población, y conocer su dinámica numérica, así como identificar cuáles son los procesos demográficos con mayor relevancia dentro de ella. Además proporciona información como la estructura poblacional, la tasa de crecimiento de la población ( $r$ ,  $R_0$ ,  $\lambda$ ) y qué futuro tendría la población si las condiciones en las que se encuentra permanecieran constantes (Caswell, 1978; Franco, 1990). También nos permiten determinar cómo los cambios en la fecundidad, la supervivencia y el crecimiento de los individuos de una población, influyen en la tasa de crecimiento poblacional (Silvertown *et al.*, 1993).

Los estudios demográficos han demostrado ser útiles para entender cuáles son los principales estadios o fases del ciclo de vida de los organismos que

determinan el crecimiento de la población (Caswell, 2001). La dinámica de la población está determinada por las tasas vitales (tasa de fecundidad, supervivencia y crecimiento) y se pueden obtener a partir de una descripción simple del ciclo de vida de la especie (Caswell, 2001). El conocimiento de la dinámica de las poblaciones es necesario para proponer métodos adecuados para su manejo y conservación sobre bases cuantitativas. (Franco, 1990).

### **Diagramas del ciclo de vida**

Los diagramas del ciclo de vida (Figura 1) permiten representar la dinámica de una población estructurada en la cual se incluye para cada categoría los procesos demográficos de un tiempo inicial ( $t$ ) a un tiempo final ( $t+1$ ). El intervalo de tiempo está determinado por los objetivos del estudio, puede ser un día, una semana, un año, etc. (Caswell, 2001). Estos diagramas se construyen clasificando a los individuos de una población por categorías, cada una de las cuales está representada por un nodo. Las flechas desde un nodo hacia otro o hacia él mismo representa las transiciones o contribuciones que cada uno de ellos haya tenido durante un periodo de tiempo (Caswell, 2001). A través del diagrama del ciclo de vida es posible construir la matriz de proyección poblacional (Caswell, 2001).



**Figura 1.** Representación gráfica del ciclo de vida de una población estructurada por tamaños. Los nodos representan las categorías de tamaño y las flechas las probabilidades de transición entre estas categorías en una unidad de tiempo: F= fecundidad (aporte de nuevos individuos por categoría de tamaño), C= probabilidad de progresión (crecimiento) P= probabilidad de permanencia en la misma categoría de tamaño y R= probabilidad de retrogresión (decrecimiento) (Caswell, 2001).

### Matriz de proyección poblacional.

Los modelos matriciales de proyección poblacional son de gran utilidad para analizar la dinámica de una población. Estos modelos son herramientas que integran claramente la dinámica y la estructura poblacional (Caswell, 2001). Los modelos matriciales de proyección poblacional fueron inicialmente introducidos por Leslie en 1945 en estudios de ecología de poblaciones. El modelo propuesto se le conoce actualmente como matriz de Leslie, los cuáles se aplican en poblaciones estructuradas por edades. Sin embargo hay organismos cuyo comportamiento demográfico está más correlacionado con su tamaño que con su edad (Franco, 1990). Por ejemplo, las plantas pueden perder partes sin que el individuo muera, reduciendo el tamaño del individuo y consecuentemente regresando a etapas más

tempranas de su ciclo de vida (Franco, 1990). Por ello para las poblaciones vegetales, cuyo ciclo de vida está mejor descrito en términos de tamaño, resulta más adecuado el uso del modelo propuesto por Lefkovitch (1965).

Los modelos de proyección poblacional representan las probabilidades de crecimiento, permanencia y retrogresión además de la fecundidad de los individuos de cada categoría de edad, de estado o de tamaño. La matriz de proyección poblacional (**A**) se compone de la probabilidad que tiene un individuo de pasar, en un intervalo de tiempo dado, de una categoría a otra por medio de:

1. Crecimiento (C), o sea que incrementan de tamaño por medio del aumento en el número de hojas
2. Retrogresión (R), que implica regresar a categorías anteriores debido a la disminución en el tamaño del individuo.
3. Permanencia (P) que corresponde a la probabilidad de permanecer en una misma categoría, es decir, de conservar las características que tenía en el periodo anterior.
4. Fecundidad (F), que corresponde al promedio de semillas que producen los individuos de cada categoría.

Los procesos recién mencionados se representan en las diferentes regiones de una matriz, como se muestra en la figura 2.

La matriz de proyección nos permite determinar el destino de los individuos de una población del tiempo inicial (t) al siguiente periodo de tiempo (t+1).

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix}
 P_{11} & F_{12} & F_{13} & F_{14} \\
 G_{21} & P_{22} & R_{23} & R_{24} \\
 G_{31} & G_{32} & P_{33} & R_{34} \\
 G_{41} & G_{42} & G_{43} & P_{44}
 \end{pmatrix}$$

**Figura 2.** Matriz de proyección poblacional tipo Lefkovitch.  $F_{ij}$  = fecundidad  $P_{ij}$ = probabilidad de supervivencia,  $G_{ij}$ = probabilidad de crecimiento,  $R_{ij}$ = probabilidad de retrogresión (Modificado de Caswell, 2001).

La matriz **A** tiene cuatro componentes principales: en el primer renglón se presentan los valores de fecundidad (F) (contribución de semillas de cada categoría); en la diagonal principal se ubica la proporción de individuos que permanecen en la misma categoría (P); por debajo de la diagonal principal se encuentran los individuos que pasan a una categoría posterior por medio del crecimiento (C) y sobre la diagonal principal se presenta la proporción de individuos que pasan a alguna categoría inferior por medio de la retrogresión o decrecimiento (R) (Caswell, 2001). Cada entrada  $a_{ij}$  de la matriz **A** se refiere a la contribución o la probabilidad de transición que un individuo promedio que pertenece a la clase  $j$  (columnas) de edad, estadio o tamaño, hace a otra  $i$  (filas), durante un periodo finito de tiempo ( $t$  a  $t+1$ ) (Caswell, 2001).

Los datos dentro de la matriz se incluyen como probabilidades de que los individuos sigan cierto destino, a excepción de la fecundidad, cuyos datos se incluyen como valores promedio.

El modelo matricial básico está definido por la ecuación:

$$n_{(t+1)} = \mathbf{A}n_{(t)}$$

donde,  $\mathbf{n}$  es un vector columna que describe las abundancias de los individuos de la población en cada categoría de tamaño en los tiempos  $\mathbf{t}$  y  $\mathbf{t+1}$ ;  $\mathbf{A}$  es una matriz cuadrada no negativa, es decir, tiene igual número de columnas que de renglones ( $m \times m$ ), cuyas entradas son iguales o mayores que cero, y donde  $m$  es el número de categorías

Una vez elaborada la matriz  $\mathbf{A}$  debe multiplicarse por el vector que contiene las abundancias de cada categoría al tiempo  $\mathbf{t}$  para obtener las abundancias relativas de cada categoría al tiempo  $\mathbf{t+1}$  (Caswell, 1989). Si los elementos  $a_{ij}$  de la matriz se mantienen constantes, la matriz se puede multiplicar reiteradamente por cada vector resultante.

Si se sigue este proceso de iteración un número suficiente de veces, se alcanzará la estructura estable de la y la población alcanzará a una tasa de crecimiento constante. Ésta es conocida como tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) que está definida como el eigenvalor dominante de la matriz. Asociados a cada  $\lambda$  están los eigenvectores  $w$  y  $v$ , que representan la estructura estable de tamaños y el valor reproductivo respectivamente (Caswell, 1989). La estructura estable de tamaños es una estructura en la que la proporción de individuos de cada categoría es constante en el tiempo. El valor reproductivo es el número promedio de descendientes que tendrá durante su vida un individuo promedio de cada categoría de tamaño (Caswell, 1989).

El valor de  $\lambda$  nos permite determinar el estado en que se encuentra la población. Si  $\lambda = 1$  la población permanece estable, si  $\lambda < 1$  la población está decreciendo y si  $\lambda > 1$  la población está creciendo.

El tamaño de la población al tiempo  $t+1$  se obtiene al multiplicar el tamaño de la población inicial ( $n$ ) por la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ):

$$n_{t+1} = \lambda n_t$$

### **Análisis de sensibilidad y elasticidad.**

Debido a que  $\lambda$  está en función de cada uno de los componentes de la matriz de proyección poblacional, cualquier cambio que ocurra en las transiciones provocaría un cambio en la tasa de crecimiento poblacional. Estos cambios que ocurren en las entradas  $a_{ij}$  de la matriz  $A$  se interpretan como cambios en el ciclo de vida de los individuos de la población. Por medio de los análisis de sensibilidad se puede determinar el impacto que tendría un cambio en las entradas de la matriz sobre  $\lambda$  (Caswell, 2001).

La sensibilidad ( $s_{ij}$ ) de la tasa de crecimiento poblacional a los cambios en los elementos de la matriz se obtiene a partir del valor reproductivo ( $v$ ) y la estructura estable de estados ( $w$ ). Se calcula siguiendo la fórmula:

$$s_{ij} = \frac{V_i W_j}{\langle V, W \rangle} = \frac{\delta \lambda}{\delta a_{ij}}$$

donde  $s_{ij}$  es la sensibilidad de la tasa de crecimiento poblacional a los cambios en los elementos de la matriz,  $v_i$  representa el  $i$ ésimo elemento del vector del valor



reproductivo (eigenvalor dominante izquierdo),  $w_j$  es el jésimo elemento del vector de la estructura estable (eigenvalor dominante derecho),  $\langle wv \rangle$  es el producto escalar,  $\lambda$  es la tasa finita de crecimiento poblacional y  $a_{ij}$  representa a cada uno de los elementos de la matriz **A**.

Si bien estos valores nos permiten conocer la sensibilidad absoluta de  $\lambda$  a cambios en cada entrada  $a_{ij}$  de la matriz de transición, no hacen comparaciones entre los componentes de una matriz o entre matrices debido, principalmente, a que la fecundidad se expresa en una escala diferente a las de las probabilidades de crecimiento, retrogresión y permanencia que representan valores entre 0 y 1 (de Kroon *et al*, 1986). Los valores de elasticidad son proporcionales, por lo que la suma total de estos valores siempre dará como resultado la unidad (de Kroon *et al*, 1986). De esta manera a través de los análisis de elasticidad podemos medir cambios en la tasa de crecimiento poblacional en respuesta a pequeños cambios relativos en cada elemento de la matriz (de Kroon *et al*, 1986), pero también nos permiten hacer comparaciones entre parámetros demográficos, categorías de tamaño, especies o poblaciones (Silvertown, *et al* 1996).

La elasticidad se mide a partir de los valores de sensibilidad y se define:

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

donde  $e_{ij}$ = elasticidad de cada elemento de la matriz,  $s_{ij}$  = sensibilidad de cada elemento de la matriz,  $a_{ij}$ = es cada elemento de la matriz **A** y  $\lambda$ = tasa finita de crecimiento poblacional obtenida de la matriz **A**.

Los análisis de elasticidad son también herramientas muy útiles en biología de la conservación y en el diseño de técnicas de aprovechamiento. Estos análisis permiten conocer los efectos que tendría sobre la tasa de crecimiento de la población ciertas prácticas de manejo. De esta manera, se podría, por ejemplo, conocer las consecuencias de la extracción de semillas o cómo afectaría a la población la extracción de individuos de cierto tamaño, permitiendo identificar las condiciones necesarias para la permanencia de las poblaciones a largo plazo y que su aprovechamiento no lleve a la población a la extinción. (Torres, 2009).

Se han llevado a cabo varios trabajos sobre ecología poblacional de plantas en los que se han utilizado como herramienta los modelos matriciales de proyección poblacional para analizar la demografía de las poblaciones y para elaborar propuestas de planes de manejo y conservación (Marchant, 1998; Olmsted *et al.*, 2000; Mendoza, 2000; Contreras, 2000; Portilla, 2007; Navarro y Martínez, 2002; Clark, 2004; Tlapa, 2005; Hernández-Apolinar, 2006; Martínez, 2006; Maldonado, 2006, entre otros). Por el contrario, con este enfoque, y en general, son pocos los trabajos demográficos que se han hecho para la familia Crassulaceae. A la fecha sólo se cuenta con tres estudios de especies diferente (Larson, 1992; Martínez-Romero, 1997 y Martorell, 2007).

## **ÁREA DE ESTUDIO Y DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE**

### **Área de Estudio.**

Zapotitlán Salinas se encuentra dentro del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, el cual se localiza en el centro de México, en los límites surorientales de Puebla y

nororientales de Oaxaca, entre 17°32'34" y 18°52'46"N y 96°15'14" y 97°50'30"O. Esta región ha sido considerada como una de las zonas de mayor diversidad biológica y cultural de México, pues en un área relativamente pequeña (10,000km<sup>2</sup>) confluyen cerca de 2700 especies de plantas vasculares (Dávila *et al.*, 1993), de las cuales cerca del 30% son endémicas (Villaseñor *et al.*, 1990).

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán incluye en su territorio bosques de coníferas, bosques de encinos y bosques tropicales caducifolios, aunque el 84% de la superficie corresponde a vegetación xerofítica (Méndez *et al.*, 2004). Rzedowski (1978) reconoce a dicho Valle como una provincia florística (Provincia del Valle de Tehuacán-Cuicatlán), otros autores la consideran como una isla ecológica dado el alto número de especies endémicas registradas en su territorio (Villaseñor *et al.*, 1990; Villaseñor, 1992, Dávila *et al.*, 1995; Valiente-Banuet *et al.*, 2001). Así mismo dicho Valle es además un sitio de alta diversidad biológica (Dávila *et al.*, 2002), por lo que parte de su territorio está decretado como Área Natural Protegida (Diario Oficial de la Federación 1998).

Dentro del Valle de Tehuacán- Cuicatlán se localiza el Valle de Zapotitlán Salinas, se encuentra en la parte sureste del estado de Puebla (Figura 3). Las elevaciones que lo limitan son, las sierras de Atzingo y Miahuatepec al este, con los cerros Chacateca y Pajarito al norte, con los cerros Gordo y Otate al oeste y al sur con los cerros Yistepec y Acatepec (Osorio-Betancourt, 1996). Consta de una superficie aproximada de 485 km<sup>2</sup> (Paredes *et al.*, 2007). La comunidad vegetal predominante es el matorral xerófilo compuesto por matorral espinoso, tetechera, cardonal, izotal y chaparral complementado por selva baja perenifolia y selva baja caducifolia (Valiente-Banuet *et al.*, 2001). La temperatura media anual es de 21°C

con una precipitación media anual de 400 a 450 mm. Es considerada como una de las zonas más áridas dentro del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Paredes *et al.*, 2007). Las partes más altas se encuentran entre 1800 y 2600 m.s.n.m.



**Figura 3.** Ubicación del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla (Tomado de López *et al.*, 2003).

En particular en el matorral xerófilo, se distribuyen especies como *Echeveria purpusorum* (Figura 4) *Agave marmorata*, *Echeveria nodulosa*, *Lippia graveolens*, *Mimosa luisiana*, *Mitrocereus fulviceps*, *Ferocactus robustus*, *Mammillaria carnea*, *Mammillaria mystax*, *Sedum allantoides*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Hechtia sp.*, *Opuntia sp.*, *Selaginella sp.*, *Yucca sp.*, *Prosopis sp.*, *Bromelia sp.*, *Tillandsia sp.*, entre otras.



**Figura 4.** Hábitat de *Echeveria purpusorum* en Cerro Grande, Zapotitlán Salinas, Puebla.

#### **Descripción de la especie.**

*Echeveria purpusorum* (Rose) Berger pertenece a la familia Crassulaceae. Esta especie es una de las más atractivas y distintivas de las echeverias, notable por sus hojas verdes moteadas de color rojo a marrón (Eggl, 2003) (Figura 5). Es una planta generalmente solitaria aunque cuando la zona apical sufre algún daño pueden presentarse 2 ó 3 rosetas en el mismo tallo. Se trata de una planta suculenta generalmente con tallo corto, aunque en plantas adultas se pueden observar tallos un poco más largos. Las hojas en esta especie son gruesas y túrgidas de hasta 7 cm de longitud están dispuestas en roseta de hasta 12 cm de diámetro. Cuando adultas las plantas presentan 1 a 3 inflorescencias en cincino de hasta 25 cm de longitud. Las flores cuentan con brácteas ovadas, agudas,

apresadoras y gruesas, con espolón basal hialino. Las flores son pentámeras, de color rosa en la base, naranja en el ápice, amarillo en el interior, pueden presentarse hasta 13 por tallo floral; frutos polifolículos (Walther, 1972).

El periodo de floración se presenta de diciembre a febrero y la fructificación empieza en marzo y finaliza en mayo. La dispersión es barócora (por gravedad) y en menor grado anemócora (por viento). En la temporada de lluvias se lleva a cabo el periodo de mayor crecimiento de las plantas (obs. pers).

*E. purpusorum* se desarrolla en suelos poco profundos en afloramientos pedregosos de roca basáltica. Como la mayoría de las crasuláceas, tiene preferencia de hábitat en laderas con orientación norte (Meyrán y López, 2003; Espino y de la Cruz, 2009). Generalmente crece a la sombra de plantas como *Agave marmorata*, *Hechtia* sp y algunos arbustos, aunque también crece debajo de rocas.



**Figura 5.** *Echeveria purpusorum* en su hábitat natural en Cerro Grande en Zapotitlán Salinas, Puebla.

## METODOLOGÍA

### Selección del área de estudio.

Para determinar las áreas de distribución de *Echeveria purpusorum*, se realizó una revisión de bibliografía especializada en la familia Crassulaceae Walther (1972), Meyrán y López (2003) y Pilbeam, (2008). En marzo de 2010 se llevó a cabo una prospección de campo y se localizó una población en el “Cerro Grande”, a 1714 m en Zapotitlán Salinas, Puebla. La población de *E. purpusorum* en Zapotitlán Salinas, Puebla, ocupa un área total aproximada de 500m<sup>2</sup>. Se determinó que ésta población seleccionada presenta las condiciones adecuadas para realizar el estudio, principalmente que existiera una cantidad de individuos suficiente.

Se trazaron dos transectos sobre los cuales se ubicaron 50 cuadros permanentes de 1 m<sup>2</sup> de manera sistemática, que se colocaron cada 5 m.

En abril del 2010 se realizó el primer muestreo, para lo cual se contaron a los individuos de *E. purpusorum* encontrados dentro de los cuadros permanentes de observación, los cuales fueron en total 301. El segundo muestreo se realizó en abril de 2011, en el cual se localizaron 226 individuos. Cada uno se marcó con una etiqueta metálica (Figura 6).





**Figura 6.** Ejemplar de *Echeveria purpusorum* con etiqueta.

El tamaño de los individuos de *E. purpusorum* se estimó en función de su cobertura y altura. En el primer caso, se tomaron dos medidas del diámetro de la roseta de forma perpendicular. Posteriormente en gabinete se estimó el tamaño de la roseta por medio de su cobertura, mediante la siguiente fórmula:

$$\text{Cobertura} = \pi * r^2$$

Dónde  $\pi = 3.1416$  y  $r = \text{diámetro}/2$ .

Las medidas de los diámetros de las rosetas se tomaron en milímetros con ayuda de un vernier, para tener la mayor precisión posible. En el segundo caso, la altura de cada individuo fue tomada desde suelo hasta al ápice de la planta, además de registrarse el número de hojas. Uno y dos años después (abril de 2011 y abril de 2012 respectivamente), se volvieron a tomar las medidas de las plantas.



## Categorización de los individuos de la población.

Se propusieron dos categorizaciones de los individuos de *Echeveria purpusorum*, una determinada por la altura de las plantas y otra por el tamaño de la roseta de los individuos. Finalmente se determinó que la categorización basada en la cobertura de la roseta es la que nos permite analizar de una forma más apropiada el comportamiento demográfico de la población, ya que las rosetas de algunas crasuláceas son estructuras que puede cambiar de tamaño año con año (Larson, 1992); como es el caso de *E. purpusorum*, mientras que el tallo puede permanecer del mismo tamaño por largos periodos de tiempo (obs. per.).

Una vez obtenida la cobertura de cada planta se clasificó a los individuos de la población en siete categorías de tamaño con las cuales se construyó el ciclo de vida de la especie. Dado que las semillas de la especie permanecen en el banco de semillas más de un año (obs. pers.), como se verá posteriormente, se añadió la categoría uno, en donde se ubicaron a las semillas producidas, por lo que finalmente la población consistió de ocho categorías de tamaño (Cuadro 1).

**Cuadro 1.** Categorías de tamaño en las que se dividió a la población de *Echeveria purpusorum*.

<b>Categoría</b>	<b>Cobertura (cm<sup>3</sup>)</b>
<b>1</b>	Semillas
<b>2</b>	0.1 a 3
<b>3</b>	3.1 a 6
<b>4</b>	6.1 a 15
<b>5</b>	15.1 a 30
<b>6</b>	30.1 a 60
<b>7</b>	60.1 a 90
<b>8</b>	>90

## **Banco de semillas.**

El tipo de semillas que pueden permanecer viables en el suelo para formar un banco de semillas presentan características fisiológicas y morfológicas específicas. Estas características son: fotoblastismo positivo, dimensiones pequeñas, periodo de postmaduración y longevidad ecológica (Rojas-Aréchiga y Batis, 2001).

Las semillas de *E. purpusorum* presentan estas cuatro características, lo que permiten suponer que una porción de las semillas producidas pueden permanecer en el suelo hasta encontrar las condiciones adecuadas para germinar.

Para determinar la posibilidad de que esta población forma un banco de semillas, se elaboraron ocho sobres de tela (organza) de 5 x 3 cm. Cada sobre contenía 50 de las semillas que fueron recolectadas en la población en abril del 2010. En el mes de marzo de 2011, se enterraron los sobres en la misma zona de donde se extrajeron, con el fin de que las semillas permanecieran enterradas durante la temporada de lluvias. Ya que las semillas de *E. purpusorum* parecen ser fotoblásticas positivas (*obs. pers.*) es decir, que las semillas requieren luz para germinar, los sobres se enterraron a 5 cm de profundidad para evitar la germinación inmediata de las semillas. En los meses de septiembre, octubre, noviembre y diciembre del mismo año, se recuperaron dos sobres con semillas cada mes para posteriormente realizar pruebas de germinación en el laboratorio. Para realizar las pruebas de germinación, se prepararon 5 cajas de Petri con un medio de cultivo agar-agar al 10% con 20 semillas cada una y se colocaron en una cámara de germinación a una temperatura de 25 °C. Las cajas se revisaron cada tercer día para cuantificar el número de semillas que habían germinado. Treinta

días después de haber sembrado las semillas, se cuantificó la germinación total para obtener el porcentaje de semillas que probablemente permanecen como banco hasta encontrar las condiciones adecuadas para germinar.

### **Pruebas de germinación.**

Para evaluar la viabilidad de las semillas se realizaron pruebas de germinación en el laboratorio, ya que realizarlas en el campo presenta complicaciones por la necesidad de examinarlas continuamente además de la probable depredación o la pérdida de las semillas. Las semillas que se recolectaron en campo en abril de 2010 para estimar la fecundidad fueron usadas para realizar las pruebas de germinación. Las semillas se almacenaron en bolsas de papel a temperatura ambiente (25°C) durante un periodo de un año (de abril 2010 a abril 2011). Se sembraron 1225 semillas repartidas en 35 cajas de Petri preparadas con un medio de cultivo de agar-agar al 10%. Cada caja contenía 35 semillas. Se colocaron en cámaras de germinación a siete diferentes temperaturas, cinco constantes (15, 20, 25, 30 y 35°C) y dos fluctuantes (20-30°C y 25-30°C) con un fotoperiodo de 12 horas de luz/ 12 de oscuridad. Para cada una de las condiciones térmicas se colocaron cinco réplicas con 35 semillas. Se revisaron las semillas cada tercer día durante 30 días, pues después de este tiempo no germinó ninguna semilla más. Se cuantificó el número de semillas que hubieran germinado, considerando como criterio de germinación la emergencia de la radícula.

## **Construcción de la matriz de transición de la población de *Echeveria purpusorum*.**

Para *E. purpusorum* se elaboró un diagrama del ciclo de vida para cada periodo. Sin embargo, en los resultados se presenta un sólo diagrama construido a través del promedio de los datos para ambos periodos de tiempo.

Con base en los diagramas del ciclo de vida, para la especie, se construyeron dos matrices de transición para los periodos de estudio (2010-11 y 2011-12). Con los datos obtenidos en los censos, y para facilitar la construcción de las matrices, se elaboró un cuadro de frecuencias para cada periodo de tiempo. Estos cuadros muestran el destino que siguieron los individuos de cada categoría desde el inicio y hacia el final de un periodo de tiempo. Se determinó la categoría en que se encontraba cada individuo al tiempo inicial y cuál era su destino al año siguiente. A partir de los cuadros de frecuencias se obtuvieron las probabilidades de transición de los individuos y la mortalidad de los individuos en cada categoría de tamaño de un intervalo de tiempo al siguiente.

Para estimar la fecundidad de la población de *E. purpusorum*, se determinó el número promedio de inflorescencias por individuo, el número de frutos por infrutescencia y el número promedio de semillas producidas por cada fruto. Con estos valores se estimó el número de semillas producidas por individuo en cada categoría de tamaño. Para ello, durante los meses de fructificación (febrero y marzo) se recolectaron al azar 35 frutos maduros de individuos de diferentes tamaños, encontrados fuera de los cuadros de observación. En el laboratorio se separaron las semillas de los frutos recolectados y se cuantificó el número total de

semillas producido por cada fruto, con estos valores se calculó el promedio de semillas producidas por cada fruto.

Para determinar la probabilidad de permanencia de los individuos en cada categoría de tamaño, se cuantificó el número de organismos que de un censo a otro mantuvieran un tamaño que les permitiera permanecer dentro de la categoría en la que se encontraban originalmente. En la permanencia de la categoría 1 se ubica el porcentaje de semillas que probablemente permanecen como banco de semillas.

Para determinar la probabilidad de retrogresión se consideró la proporción de individuos cuya roseta disminuyó de tamaño en un intervalo de tiempo y por lo tanto, contribuyeron a una categoría anterior por medio del decrecimiento. La probabilidad de crecimiento se determinó como la proporción de individuos que pasaron de una categoría a otra de mayor tamaño en un intervalo de tiempo. El crecimiento se estimó como el incremento de la cobertura de los individuos, resultado del crecimiento de las hojas o la producción de hojas nuevas. La probabilidad de transición de semilla a plántula se estimó con la cantidad de plántulas encontradas dentro de los cuadros permanentes. El conteo de nuevos individuos establecidos se llevó a cabo, en los dos años de muestreo, en el mes de octubre, una vez terminada la temporada de lluvia.

Tanto la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) como sus vectores propios se calcularon con la aplicación Poptools del programa Excel. Los límites de confianza de  $\lambda$  se calcularon a través del programa Montecarlo.

Igualmente se construyeron dos matrices de elasticidad, una para cada periodo de tiempo, con la aplicación de Excel Poptools. A partir de los datos de

elasticidad se determinó el proceso demográfico y la categoría de tamaño con mayor importancia relativa. Para construir la matriz promedio se sumaron cada una de las probabilidades de las matrices obtenidas en 2010-11 y 2011-12 y se dividió entre dos para obtener el valor promedio de la probabilidad de transición para cada categoría.

### **Evaluación de riesgo**

Se realizó la evaluación de riesgo para la población de *E. purpusorum* en Zapotitlán Salinas, Puebla, basada en el Método de evaluación del riesgo de extinción de las especies silvestres en México (MER), anexo normativo II (para plantas) de la NOM-059-SEMARNAT-2010. El MER se basa en cuatro criterios principales: A-amplitud de la distribución geográfica del taxón en México; B-características del hábitat; C-vulnerabilidad biológica intrínseca; D-Impacto de la actividad humana sobre el taxón. Cabe mencionar que en la Norma Oficial Mexicana, *E. purpusorum* ya está incluida en la categoría de especie en peligro de extinción, sin embargo su inclusión no está respaldada por datos demográficos ni genéticos.

Los datos demográficos obtenidos en este trabajo se utilizaron para determinar los puntajes del apartado referente a la vulnerabilidad biológica intrínseca y al criterio de las características del hábitat, mientras que algunas observaciones realizadas en el área de estudio se utilizaron para evaluar el impacto antropogénico sobre el taxón. La amplitud geográfica se determinó con base en información de la literatura especializada (Walther,1972; Meyrán y López, 2003 y Pilbeam, 2008).

## Simulaciones

Ya que una de las principales problemáticas en la población estudiada es la extracción de individuos, se realizó una simulación para determinar cómo cambiaría la tasa de crecimiento poblacional si todos los individuos de una categoría fueran extraídos. Para realizar ésta simulación se eliminaron todas las entradas de cada categoría una a la vez, iniciando con la categoría uno y subsecuentemente hasta la categoría ocho. Es posible que se extraigan todos los individuos de una categoría ya que cada una de ellas contiene a pocos individuos.

De la misma manera, se hizo una simulación para determinar a partir de que porcentaje de extracción de plantas, la tasa de crecimiento poblacional alcanzaría un valor por debajo de uno. En la misma simulación se eliminó de las categorías con más individuos (4, 5, y 6) de 10% en 10% de individuos a partir del 10% y hasta el 90%.

También para determinar como afectaría a  $\lambda$  la recolección de semillas para su germinación en invernadero, se hizo la simulación de la extracción de todas las semillas de cada una de las categorías. Para tal efecto, se eliminaron de la matriz de proyección los valores de las casillas de fecundidad de cada categoría a partir de la tres, ya que es a partir de ésta donde se encuentran los individuos reproductivos. Eliminando los valores de fecundidad de cada categoría se obtuvieron ocho diferentes valores de  $\lambda$  que se graficaron junto al valor de  $\lambda$  de la matriz promedio de los dos periodos de tiempo de estudio.

Además se elaboró un triángulo demográfico en el que se resume el comportamiento de la población (Silvertwon *et al.* 1993).

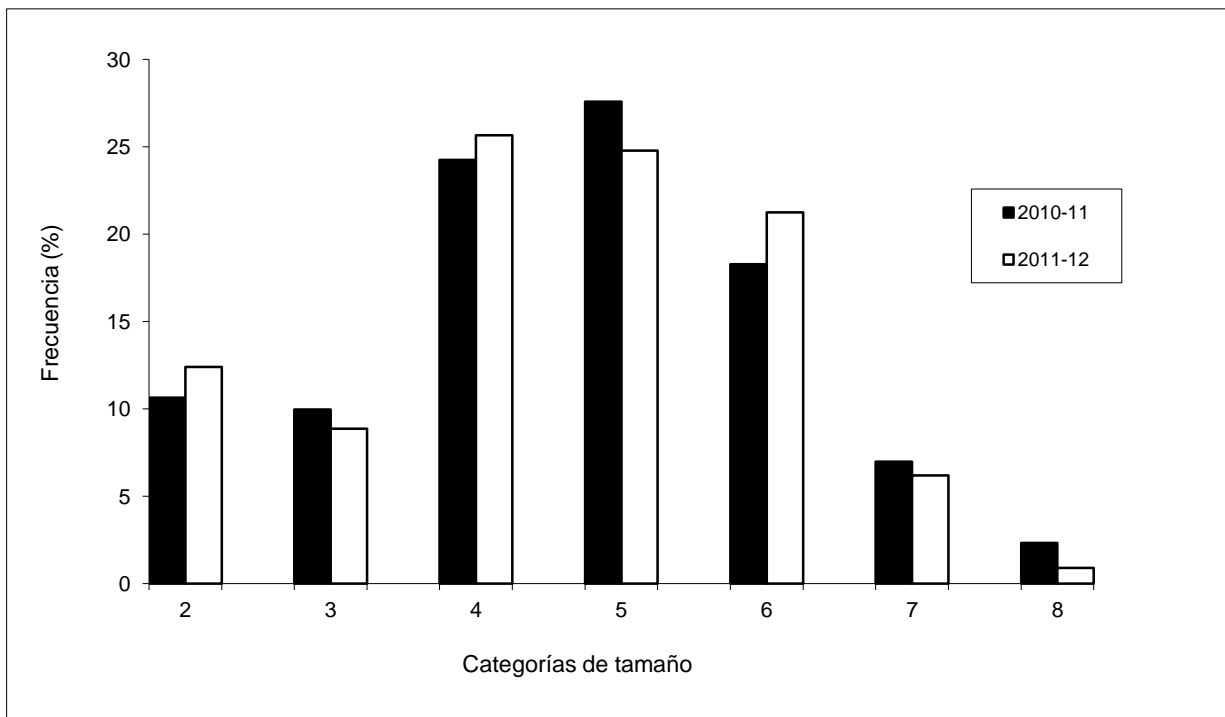
## RESULTADOS

Con base en la cantidad de individuos que se encontraron en los censo realizados en abril de 2010 (301) y 2011 (226), dentro de los 50 cuadros permanentes colocados para el estudio, se determinó que la población de *Echeveria purpusorum* tiene una densidad aproximada de 6.02 y 4.52 individuos/m<sup>2</sup> respectivamente.

Las inflorescencias presentan de una hasta trece flores, el promedio es de  $6.03 \pm 3.79$ . También el número de inflorescencias es variable, y aunque lo más común es que se presente una única inflorescencia por año, los individuos más grandes pueden producir hasta tres. La dispersión de semillas se presenta en los meses de marzo y abril.

La distribución de frecuencias de tamaños de *E. purpusorum* en 2010 y 2011 muestra que en esta población las plantas de tamaño mediano son las más abundantes, es decir, las plantas que se encuentran en las categorías cuatro, cinco y seis con una cobertura de 15.1 a 30 cm<sup>2</sup> y de 30.1 a 90 cm<sup>2</sup>. Del total de los individuos se concentró en estas categorías el 70% en el periodo 2010-11 y 72% en 2011-12. Las plantas que se observaron con menor frecuencia son las más grandes, ubicadas en la categoría ocho que corresponde a las plantas con una cobertura mayor a 90 cm<sup>2</sup>. En la temporada 2010-11 se ubicaron en esta categoría el 2% y en 2011-12 el 0.7% de los individuos (Figura 7).

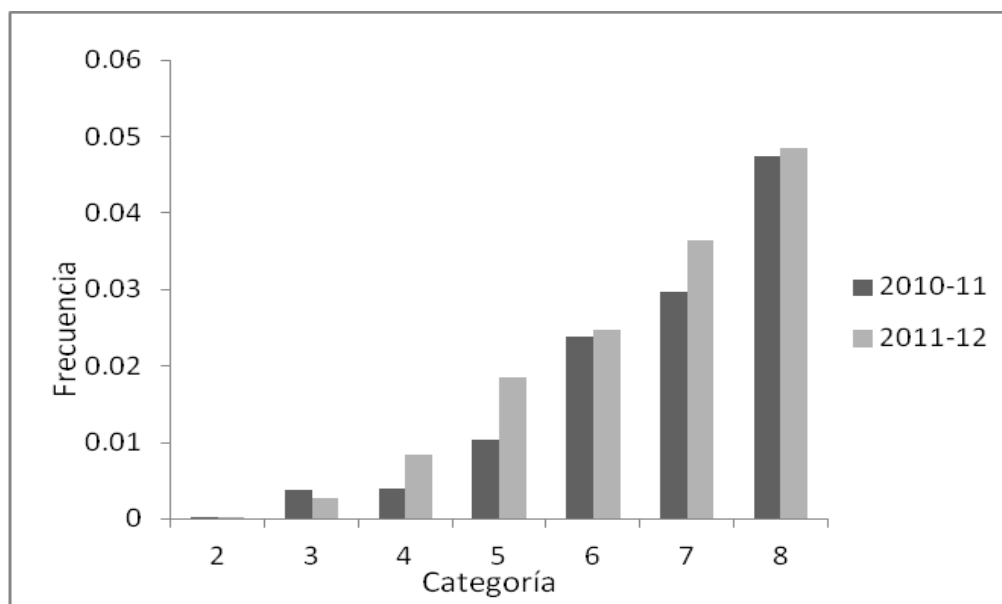




**Figura 7.** Estructura poblacional de *Echeveria purpusorum* clasificada de acuerdo con la cobertura de la roseta de para los periodos 2010-11 y 2011-12.

### Valor reproductivo

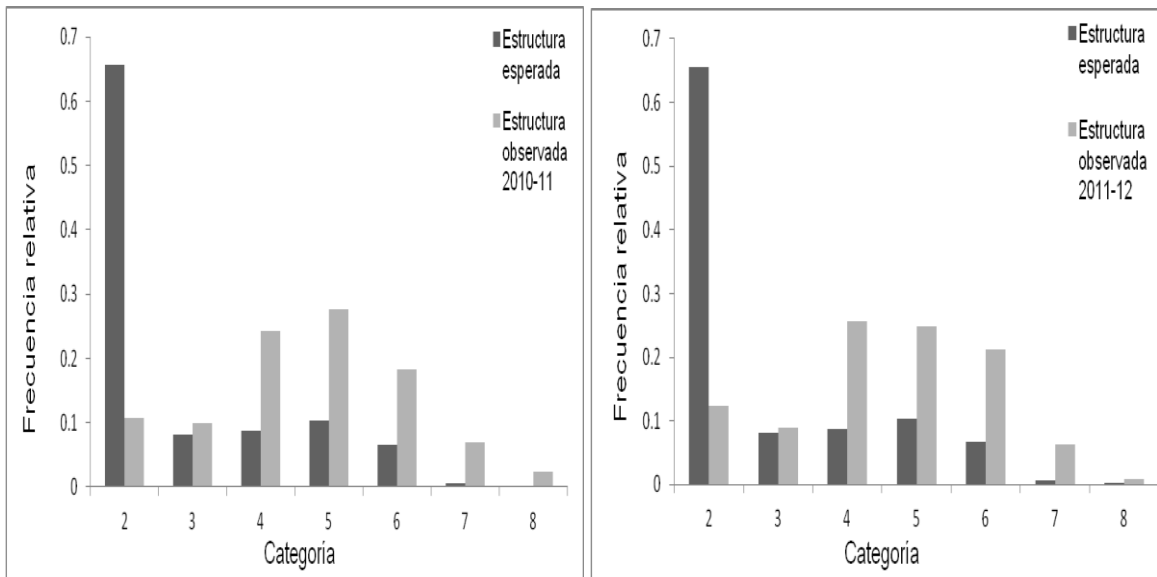
En ambos periodos de estudio, el valor reproductivo, aumenta conforme crece el tamaño de los organismos (y avanzan las categorías) hasta que alcanza el valor máximo en la categoría 8 que agrupa a los individuos más grandes (Figura 8).



**Figura 8.** Valor reproductivo por categoría de tamaño de *Echeveria purpusorum* para los periodos 2010-11 y 2011-12.

### **Estructura poblacional observada y estructura proyectada por el modelo matricial.**

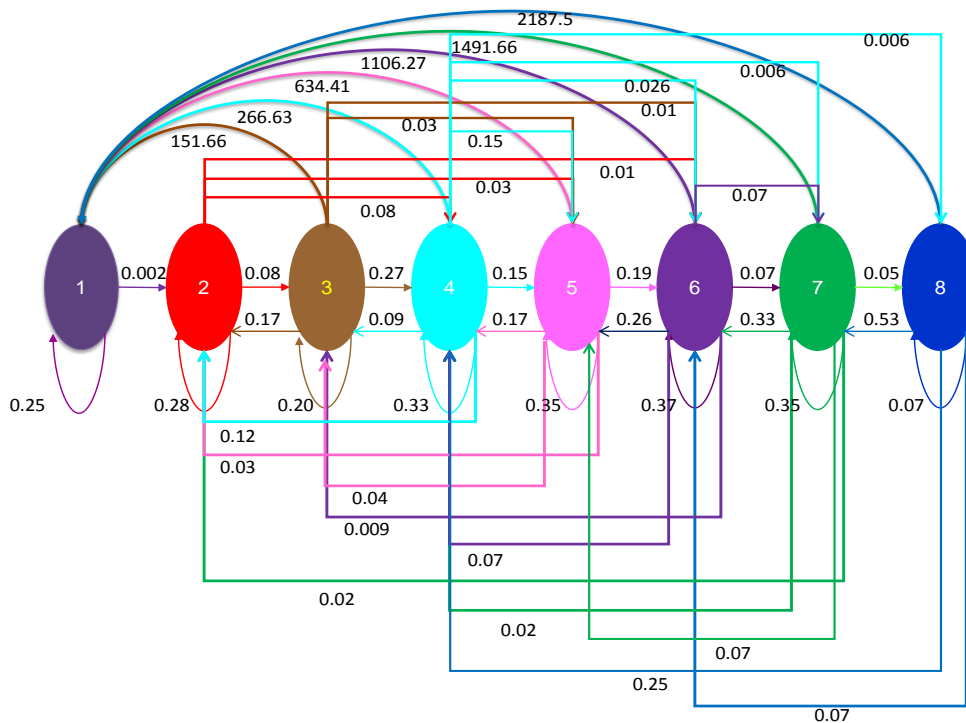
La mayor proporción de los individuos de la población se agruparon en las categorías de tamaño mediano 4, 5 y 6. Existen diferencias significativas entre la estructura poblacional observada y la obtenida del modelo para ambos periodos, lo que se comprobó empleando una prueba de **G**. Para 2010-11  $G=170.19$  mientras que para 2011-12  $G=182.53$ . Con seis grados de libertad ( $n-2$ ) y  $p>0.001$  el valor crítico de tablas es de 12.59. Si bien existen grandes diferencias en las categorías cuatro, cinco, seis y siete, la mayor diferencia radica en los individuos de la categoría dos, correspondiente a las plántulas, pues existe una diferencia del 55% para el periodo 2010-11 y de 53% para 2011-12 entre las estructuras observadas en campo y la esperada por el modelo (Figura 9).



**Figura 9.** Estructura poblacional observada y esperada de la población de *Echeveria purpusorum*. Las barras oscuras muestran la estructura observada en la población y las barras claras la estructura esperada.

### Diagrama del ciclo de vida.

A través del diagrama del ciclo de vida de *Echeveria purpusorum* se observa que esta población presenta una dinámica poblacional muy compleja (Figura 10). Todas las categorías, a excepción obviamente de la uno (semilla) y la dos (plántula), presentan retrogresión a categorías anteriores, todas tienen crecimiento hacia otras categorías de mayor tamaño, así como permanencia de individuos en la misma categoría. Es notable que algunos individuos tuvieron retrogresión de hasta cinco categorías, tal es el caso de la categoría siete.



**Figura 10.** Diagrama de ciclo de vida de *Echeveria purpusorum*, elaborado con datos promedio de los dos años. Los nodos (óvalos) simbolizan las categorías de tamaño en las que se clasificó a la población. En la parte superior de la figura se muestra con líneas curvas la fecundidad y con líneas rectas el crecimiento. En la parte inferior se observa con líneas curvas la permanencia y con líneas rectas la retrogresión. Se asignó un color diferente a cada una de las categorías y el mismo color a los procesos demográficos que siguieron los individuos de cada una de ellas.

## Fecundidad

Cada individuo de *Echeveria purpusorum* en edad reproductiva puede producir de una y hasta tres inflorescencias por planta y de tres hasta nueve flores por inflorescencia. En promedio cada fruto produce 350 semillas. La producción de semillas comienza en los individuos que pertenecen a la categoría tres (3.1 a 6 cm<sup>3</sup>). En todas las categorías subsiguientes también se producen semillas. El incremento de aportación de semillas en la categoría 6 es sustancial, en ambos periodos, donde el aumento en cantidad es casi el doble que en la 5 (Cuadro 2).

**Cuadro 2.** Semillas, frutos y fecundidad de las categorías reproductivas de *Echeveria purpusorum*, para los periodos 2010-11 y 2011-12.

2010-11

2011-12

Categoría	frutos	semillas	Fecundidad	Categoría	frutos	semillas	fecundidad
3	17	5950	198.33	3	6	2100	105
4	42	14700	201.37	4	55	19250	331.89
5	126	44100	531.32	5	118	41300	737.5
6	193	67550	1228.18	6	135	47250	984.37
7	92	32200	1533.33	7	58	20300	1450
8	49	17150	2450	8	11	3850	1925

### Matrices de transición.

Las matrices de proyección poblacional tipo Lefkovitch de la población de *Echeveria purpusorum* para dos periodos de tiempo 2010-11 y 2011-12 se muestran en el cuadro 3.

**Cuadro 3.** Matrices de transición de *Echeveria purpusorum* para los periodos 2010-11 y 2011-12. En negritas se muestra la diagonal principal, las transiciones más altas se presenta subrayadas y las más bajas en cursivas. Las transiciones que presentan valores de cero se dejaron en blanco.

2010-11

t t+1	1	2	3	4	5	6	7	8
1	<b>0.25</b>		198.33	201.37	531.32	1228.18	1533.33	2450
2	<i>0.003</i>	<b>0.281</b>	0.200	0.123	0.048		0.048	
3		0.094	<b>0.167</b>	0.082	0.036	0.018		
4		0.031	0.200	<b>0.329</b>	0.217	0.091	0.048	
5		0.063	0.067	0.137	<b>0.361</b>	0.236		
6		0.031	0.033	0.027	0.120	<b>0.455</b>	<u>0.524</u>	0.143
7				<i>0.014</i>		0.036	<b>0.286</b>	<u>0.571</u>
8				<i>0.014</i>			0.048	<b>0.143</b>

2011-12

t t+1	1	2	3	4	5	6	7	8
1	<b>0.25</b>		105	331.89	737.5	984.37	1450	1925
2	<i>0.002</i>	<b>0.286</b>	0.150	0.121	0.018			
3		0.071	<b>0.250</b>	0.103	0.054			
4		0.143	0.350	<b>0.345</b>	0.143	0.063		<u>0.500</u>
5				0.172	<b>0.339</b>	0.292	0.143	
6				<i>0.017</i>	0.268	<b>0.292</b>	0.143	
7						0.104	<b>0.429</b>	<u>0.500</u>
8							0.071	

## Tasa finita de crecimiento poblacional.

Las tasas de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) de *E. purpusorum* para ambos periodos fueron 2011= 1.128 y 2012= 1.062 (Cuadro 4). Los resultados indican que en el primer periodo la tasa de crecimiento poblacional está creciendo a una razón de 12% mientras que en el segundo periodo crece a razón de 6%.

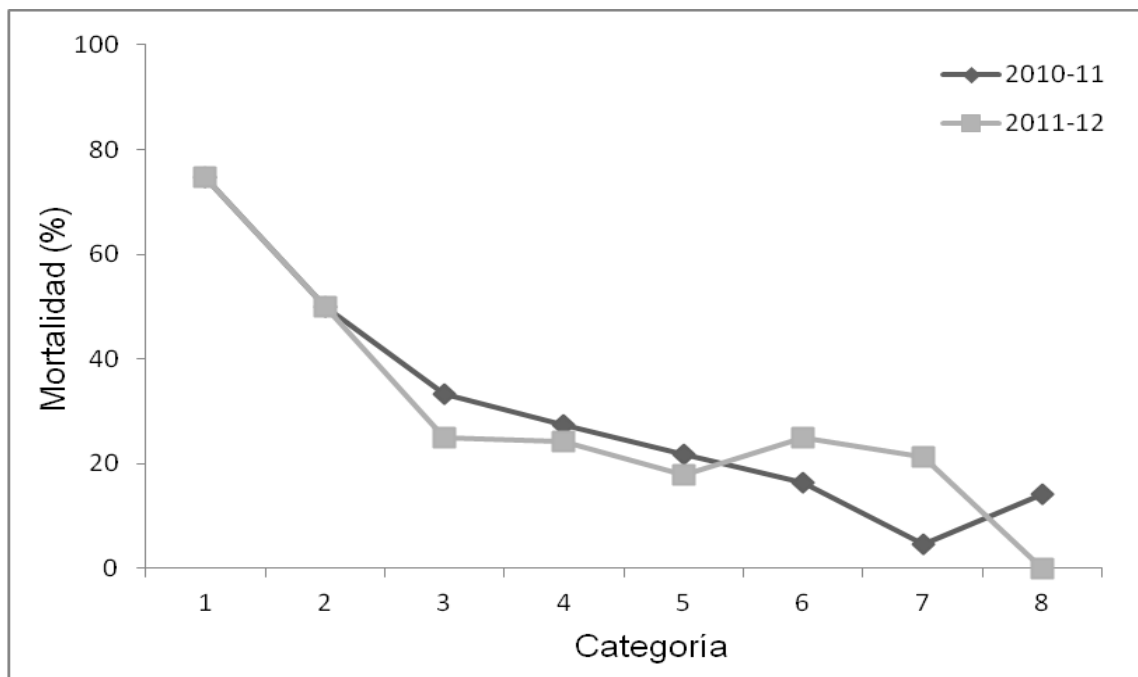
**Cuadro 4.** Tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) y sus intervalos de confianza para la población de *Echeveria purpusorum* durante 2010-11 y 2011-12.

Periodo	$\lambda$	Límite inferior	Límite superior
2010-2011	1.128	1.124	1.132
2011-2012	1.062	1.058	1.066

## Mortalidad

Durante los dos periodos considerados, la mayor mortalidad en la población de *E. purpusorum* se concentra en la categoría de semilla, en la que se observan probabilidades de mortalidad similares para los dos periodos de tiempo (Figura 11). Como sucede con la mayoría de las especies, la mortalidad tiene una relación inversa con el tamaño de los individuos; *i.e.*, a mayor tamaño, menor es la probabilidad de morir ya que cuando los individuos alcanzan un tamaño umbral disminuye la tasa de mortalidad. Durante el primer censo, los valores de mortalidad disminuyeron en los individuos reproductivos, conforme aumentó el tamaño de los organismos; a excepción de la categoría 7, que presenta el menor

porcentaje de mortalidad. De otra manera, en 2010-11, la categoría seis junto con la categoría siete son las que presentan mayor probabilidad de muerte.



**Figura 11.** Mortalidad por categoría de tamaño de los individuos de la población de *Echeveria purpusorum* para el periodo 2010-11 y 2011-12.

### Análisis de elasticidad

Las matrices de elasticidad para las temporadas 2010-11 y 2011-12 (Cuadro 5) muestran la contribución relativa de cada una de las categorías de tamaño y de cada proceso demográfico a la tasa de crecimiento poblacional. Para ambos periodos, la mayor elasticidad se presentó en el crecimiento de los individuos que pasan de la categoría uno a la dos, o sea en la transición de semillas a plántula con valores de 0.1775 y 0.1513 respectivamente para cada periodo, mientras los valores más bajos, en el periodo 2010-11, se observan en la retrogresión de la categoría 7 a la 2, es decir de 0.0001 y de la 7 a la 4 de 0.0002.



En 2011-12 la menor contribución relativa a  $\lambda$  se presentó en la retrogresión de la categoría 8 a la 4 que representa 0.0002 y de la 5 a la 2 con 0.0003.

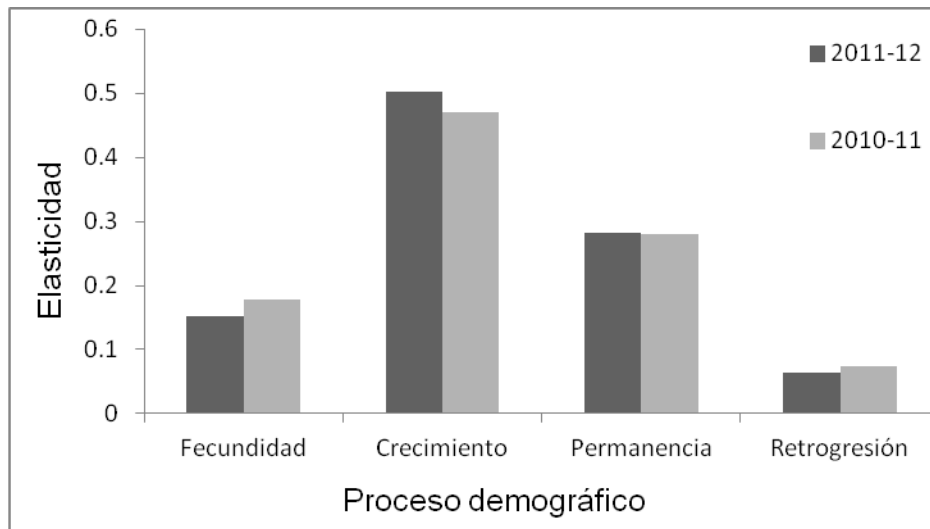
**Cuadro 5.** Matrices de elasticidad de *Echeveria purpurorum* para los periodos 2010-11 y 2011-12. En negritas se muestra la diagonal principal, las elasticidades de mayor contribución a  $\lambda$  se presenta subrayada y las de menor en cursivas.

t \ t+1	1	2	3	4	5	6	7	8
1	<b>0.0505</b>		0.0166	0.0170	0.0540	0.0785	0.0078	0.0035
2	<u>0.1775</u>	<b>0.0622</b>	0.0051	0.0032	0.0015		<i>0.0001</i>	
3		0.0435	<b>0.0088</b>	0.0044	0.0023	0.0007		
4		0.0193	0.0142	<b>0.0236</b>	0.0187	0.0049	<i>0.0002</i>	
5		0.0639	0.0078	0.0162	<b>0.0514</b>	0.0211		
6		0.0606	0.0074	0.0062	0.0325	<b>0.0771</b>	0.0071	0.0005
7				0.0044		0.0089	<b>0.0056</b>	0.0031
8				0.0059			0.0012	<b>0.0010</b>

t \ t+1	1	2	3	4	5	6	7	8
1	<b>0.0465</b>		0.0096	0.0661	0.0433	0.0253	0.0065	0.0006
2	<u>0.1513</u>	<b>0.0599</b>	0.0041	0.0071	<i>0.0003</i>			
3		0.0365	<b>0.0165</b>	0.0149	0.0023			
4		0.1263	0.0400	<b>0.0860</b>	0.0105	0.0020		<i>0.0002</i>
5				0.0813	<b>0.0472</b>	0.0177	0.0015	
6				0.0096	0.0441	<b>0.0210</b>	0.0018	
7						0.0105	<b>0.0075</b>	0.0006
8							0.0014	

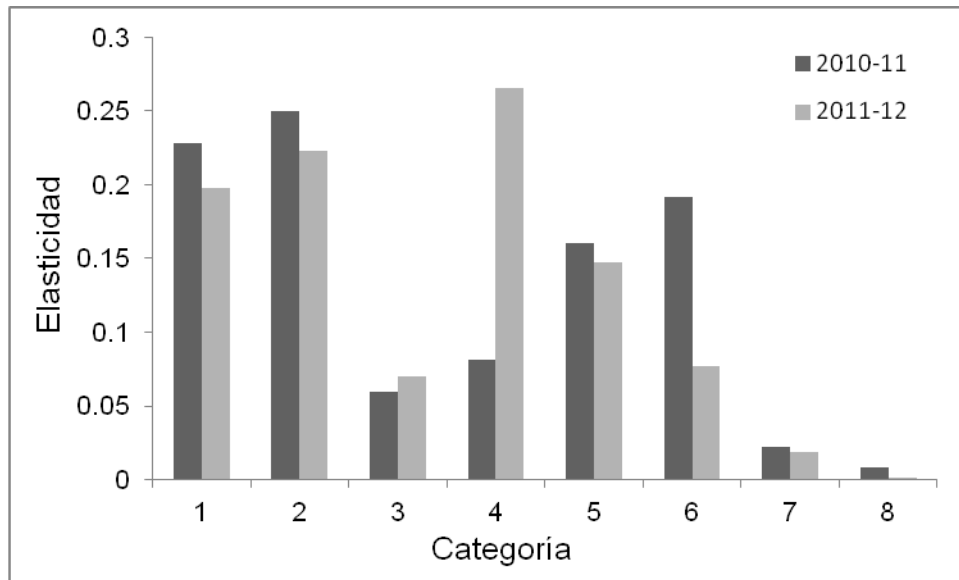
Con respecto a la elasticidad de cada uno de los cuatro procesos demográficos (fecundidad, crecimiento, permanencia y retrogresión), para ambos periodos, el proceso que tiene mayor importancia relativa sobre  $\lambda$  es el crecimiento (50% para 2010-11 y 47% para 2011-12), mientras que las

elasticidades más bajas (7% y 6% respectivamente) se encuentran en la retrogresión para las dos temporadas de estudio (Figura 12).



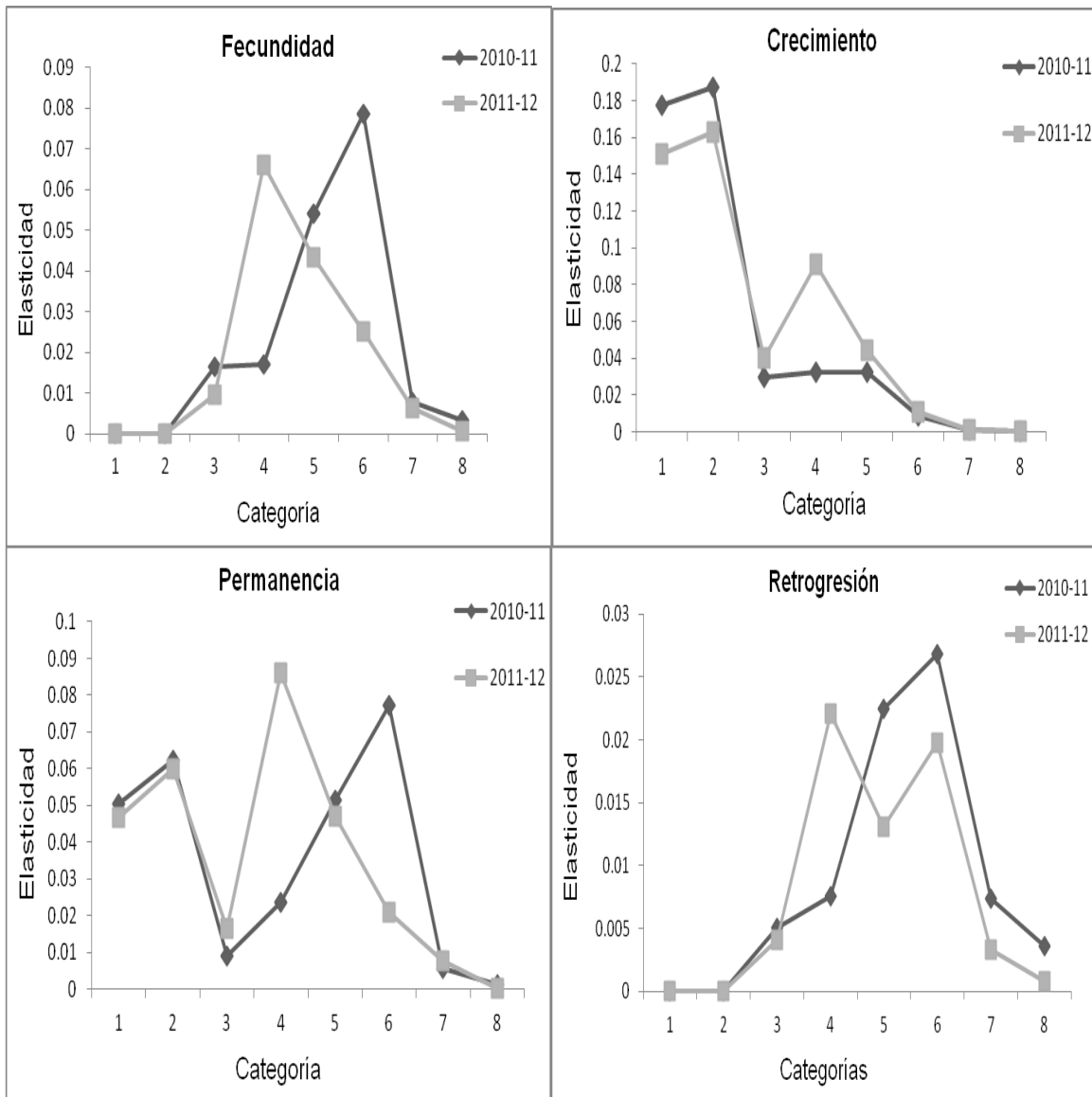
**Figura 12.** Contribución relativa de los procesos demográficos (fecundidad, permanencia, crecimiento y retrogresión) a la tasa finita de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) de la población de *Echeveria purpurorum* en los periodos 2010-11 y 2011-12.

Otro aspecto que se presenta es la elasticidad por categoría (Figura 13). Para el primer periodo las categorías que hacen una mayor contribución a la tasa de crecimiento poblacional son la uno y la dos que contienen a las semillas y a las plántulas respectivamente. La categoría 2 tuvo el mayor valor de elasticidad con 0.25 seguido de la categoría 1 con una elasticidad de 0.23. En lo que se refiere a las categorías reproductivas (de la 3 a la 8) la 6 presentó la mayor contribución con 0.19. Durante este periodo la elasticidad más baja se presentó en la categoría 8 con 0.008. En el segundo periodo la mayor elasticidad fue de 0.26 y se obtuvo en la categoría 4, lo siguieron la categoría 2 y la 1 con una elasticidad de 0.22 y 0.19 respectivamente. La menor elasticidad se observó en la categoría 8 con 0.001.



**Figura 13.** Elasticidad por categoría de tamaño de la población de *Echeveria purpusorum* para los periodos 2010-11 y 2011-12.

Con respecto a la contribución relativa a la tasa de crecimiento poblacional de las categorías de tamaño por proceso demográfico, durante el periodo 2010-11 la fecundidad, la permanencia y la retrogresión presentaron la mayor elasticidad en la categoría 6 (8%, 8% y 2.7% respectivamente) mientras que en el periodo 2011-12 para estos mismos procesos la mayor elasticidad se observó en la categoría 4 (6%, 8% y 2.2% respectivamente). La mayor importancia relativa del crecimiento se presentó en la categoría 2 (2010-11=19%; 2011-12= 16%) seguida de la categoría 1 (2010-11=18%; 2011-12= 15%) en ambos periodos de tiempo. Los valores más bajos de elasticidad se presentaron en la fecundidad de la categoría 8 (2010-11=0.3%; 2011-12= 0.06%) y la permanencia de la misma categoría que corresponde a los individuos más grandes (2010-11=0.1%; 2011-12= 0%). Con respecto al crecimiento, sin contar la categoría 8, que contiene a los individuos de mayor tamaño, la menor contribución relativa para ambas temporadas se observó en la categoría 7 (Figura 14).

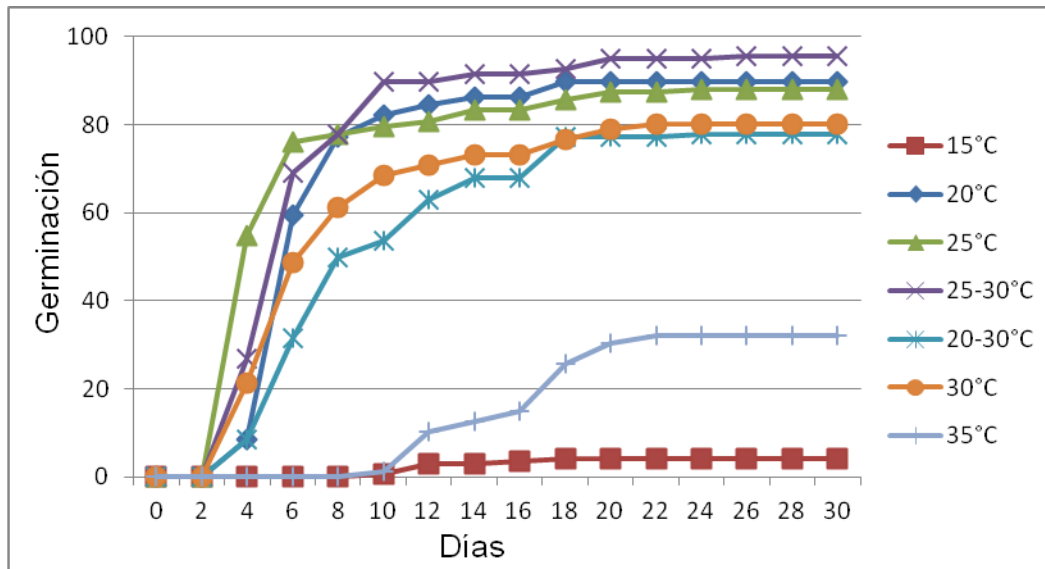


**Figura 14.** Elasticidad por categoría de tamaño de los parámetros demográficos de la población de *Echeveria purpusorum* para los periodos 2010-11 y 2011-12.

### Germinación

De acuerdo con la tasa de germinación obtenida a diferentes temperaturas, se observó que las semillas que germinaron primero fueron las que se encontraban a temperaturas de 25, 30 y 25-30°C, lo que ocurrió al cuarto día.

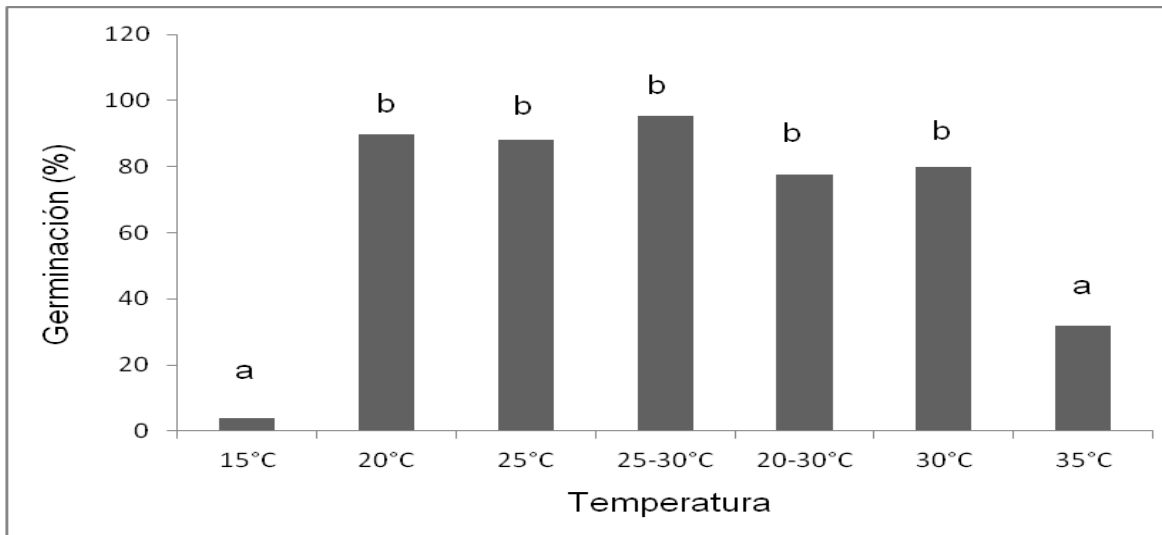
Las semillas que se encontraban a temperaturas de 15 y 35°C fueron las que tardaron más tiempo en germinar pues lo hicieron hasta los 12 días (Figura 15).



**Figura 15.** Germinación acumulada de semillas de *Echeveria purpusorum*. Se observa el día en que inicia y termina la germinación en siete tratamientos de temperatura, cinco constantes y dos fluctuantes, durante 30 días.

El análisis de varianza mostró que las diferencias entre los porcentajes finales en la tasa de germinación, entre los tratamientos de temperaturas, son significativas ( $F=15.6223$   $p < 0.01$ ) Con una prueba de Tukey se estableció que se forman dos grupos, uno que se integra con los tratamientos de las temperaturas de 20°, 25°, 30°, 25-30° y 20-30° (grupo a) y otro con los tratamientos de germinación a 15 y 35°C (grupo b) (Figura 16).

Los mayores porcentajes de germinación se obtuvieron en los tratamientos de temperatura del grupo a, mientras en los tratamientos del grupo b se obtuvieron los más bajos porcentajes de germinación.

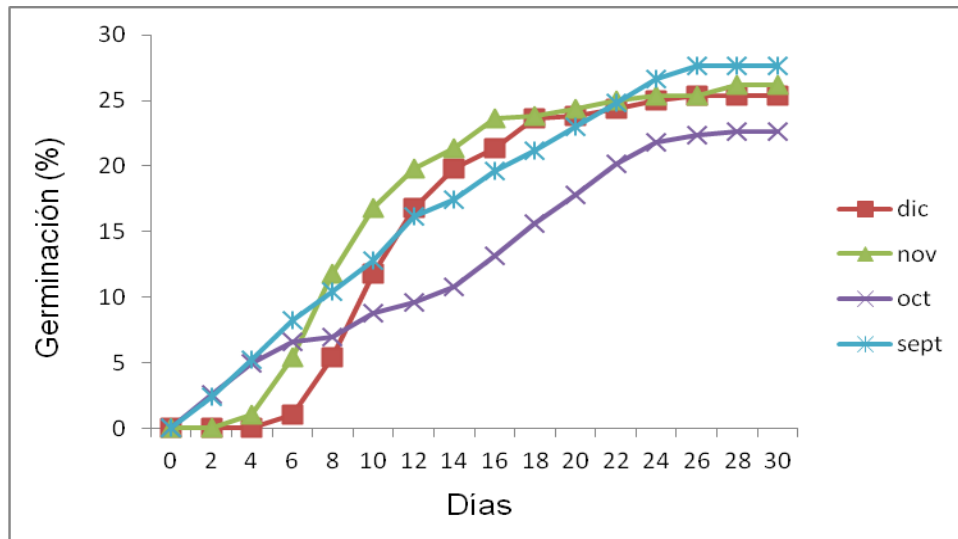


**Figura 16.** Porcentaje final de germinación de las semillas de *Echeveria purpusorum* en siete diferentes tratamientos de temperatura, cinco constantes (15°C, 20°C, 25°C, 30°C y 35°C) y dos fluctuantes (de 25°C a 30°C y de 20°C a 30°C). Las letras (a y b) indican los dos grupos que se forman entre los cuales existen diferencias significativas.

### Banco de semillas

El porcentaje de germinación obtenido del experimento realizado con semillas almacenadas durante un año y enterradas por un lapso de 6 a 9 meses en campo, fue en promedio de 25%. Este resultado sugieren que *Echeveria purpusorum* forma banco de semillas.

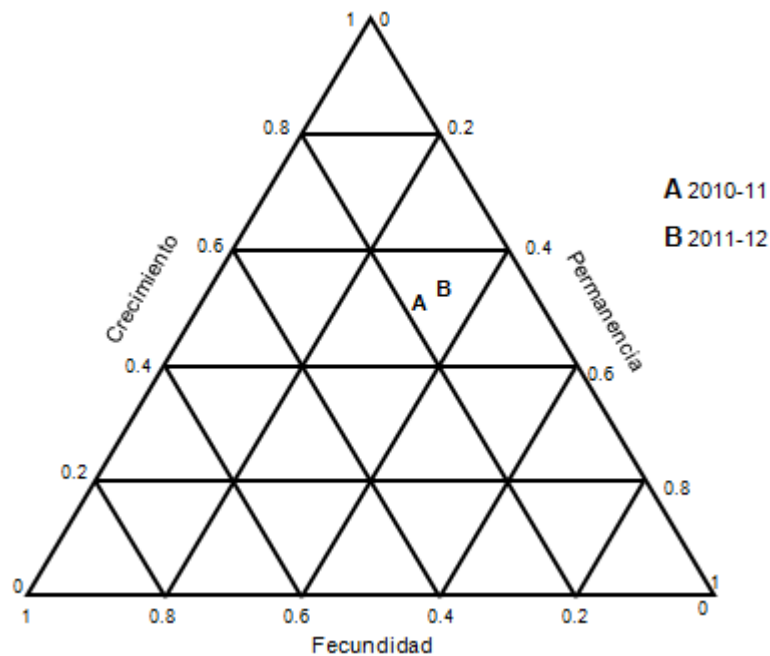
Aunque el porcentaje de germinación no fue tan alto como el de las semillas no enterradas, cuyo porcentaje de germinación fue mayor de 90%, estos resultados nos permiten determinar que cierta cantidad de semillas que quedan enterradas permanecen latentes sin perder viabilidad (Figura 17).



**Figura 17.** Porcentaje de germinación de semillas de *Echeveria purpusorum* recolectadas para determinar la existencia de banco de semillas en la población.

### Triángulo demográfico

El valor obtenido de las matrices de elasticidad por proceso demográfico para 2010-11 fue para el crecimiento 0.469, para la permanencia 0.353 y para la fecundidad 0.177, mientras que para 2011-2012 el crecimiento obtuvo un valor de 0.503, para la permanencia 0.345 y para la fecundidad 0.150. Estos datos permitieron ubicar a *E. purpusorum* en el triángulo demográfico (Figura 18).



**Figura 18.** Ubicación de la población de *Echeveria purpusorum* en el triángulo demográfico. Los intervalos de proyección 2010-2011 y 2011-2012 están representados por la letra A y B 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.

### Evaluación de riesgo

Se llevó a cabo la evaluación de riesgo de la población de *E. purpusorum* con ayuda de los datos obtenidos y las observaciones hechas durante el estudio. El criterio que más contribuye al puntaje obtenido es el que se refiere a la distribución geográfica, ya que *E. purpusorum* es endémica de la Reserva de la Biósfera “Valle de Tehuacán-Cuicatlán” en los estados de Puebla y Oaxaca, únicamente se conocen cinco localidades para la especie, en la bibliografía especializada y en ejemplares de herbario se reporta en Cañón de Tomellín; San Luis Atlotitlán; San Miguel Aztatla, Miltepec; sur de Tehuacán y en general en la Sierra Mixteca (Walther, 1972; Meyrán y López, 2003; Pilbeam, 2008). Sin



embargo, su distribución está limitada a una pequeña región en los límites colindantes de estos dos estados de la república, el área total de distribución no se conoce, sin embargo consideramos que no sobrepasa de 1 km<sup>2</sup>, por lo tanto, en las características de su distribución geográfica se obtuvo un puntaje de 9/11 (Cuadro 6).

En lo que se refiere a las características del hábitat, dentro de su área de distribución se puede encontrar en matorrales xerófilos y en bosques templados a altitudes mayores a 1700 msnm, dentro de pequeños parches de suelo con origen volcánico (basalto) y con orientación norte (*obs. pers.*) por lo que se puede considerar como una especie con un hábitat muy específico, así que en el criterio B, se asignó un puntaje de 6/9 (Cuadro 6).

En cuanto a la vulnerabilidad biológica intrínseca (criterio C), el número de individuos estimados para la población de Zapotitlán Salinas, es de 2260 basado en la densidad poblacional, considerando que en otras localidades reportadas no fue posible encontrar individuos como en el caso de Miltepec y San Luis Atolotitlán, se consideró que el número total de individuos de la especie no supera los 5,000. Asimismo, el reclutamiento observado es bajo en comparación con el número de semillas producidas. La tasa de crecimiento poblacional proyectada indica un crecimiento muy bajo en comparación con otras crasuláceas como *E. gibbiflora* (Larson, 1992), *E. peacockii* (de la Cruz, *com. pers.*), *Sedum oxypetalum* (Martínez-Romero, 1997). Existe también una varianza grande en cuanto a la fecundidad, es decir la mayor contribución de semillas es proveída por las categorías 5, 6 y 7. La floración es sincrónica y se da una sola vez al año. Se desconocen muchas cualidades intrínsecas de la especie, tal es el caso de los

niveles de variación genética dentro y entre poblaciones, así como el papel de las interacciones interespecíficas, por lo que es este criterio se asignó un puntaje de 8/23.

En cuanto al impacto antropogénico sobre el taxón, fue posible observar que durante el estudio se extrajeron individuos de la población, ya que durante los muestreos, se observaban menos individuos etiquetados, principalmente los de mayor talla y sin rastros de una muerte natural. Esto fue corroborado al platicar con los pobladores y observar que los individuos puestos a la venta presentaban evidencia de haber sido sacados de la población. Por lo que en este apartado se asignó un valor de 6/10 puntos.

De acuerdo con los criterios del MER, el total de puntos obtenido para la especie de estudio es de 2.432. Esta puntuación mayor que 2 coloca a *E. purpusorum* en la categoría de especie en peligro de extinción (Cuadro 6).

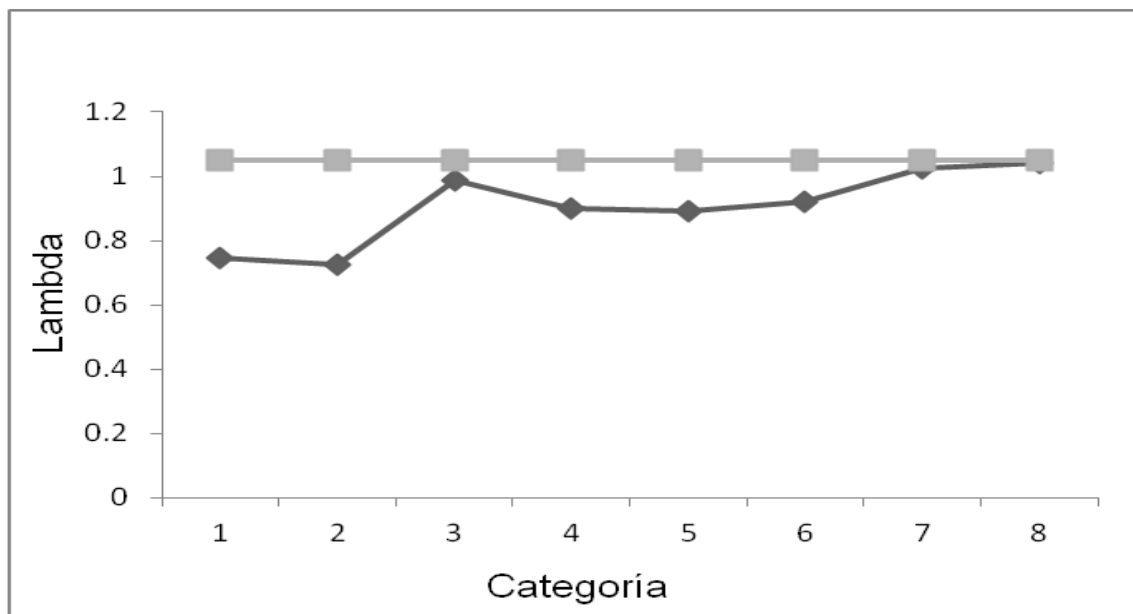
**Cuadro 6.** Evaluación de riesgo de *Echeveria purpusorum* según el Método de evaluación del riesgo de extinción de las especies silvestres en México (MER), apéndice normativo II de la NOM-059-SEMARNAT-2010.

<b>Criterio</b>	<b>Puntaje por criterio</b>	<b>Estandarizado</b>	<b>Puntaje total</b>
A. Características de la distribución geográfica.	9/11	0.818	<b>2.432</b>    <b>En peligro de extinción</b>
B. Características del hábitat.	6/9	0.666	
C. Vulnerabilidad biológica intrínseca.	8/23	0.347	
D. Impacto de la actividad humana.	6/10	0.6	

## Simulaciones

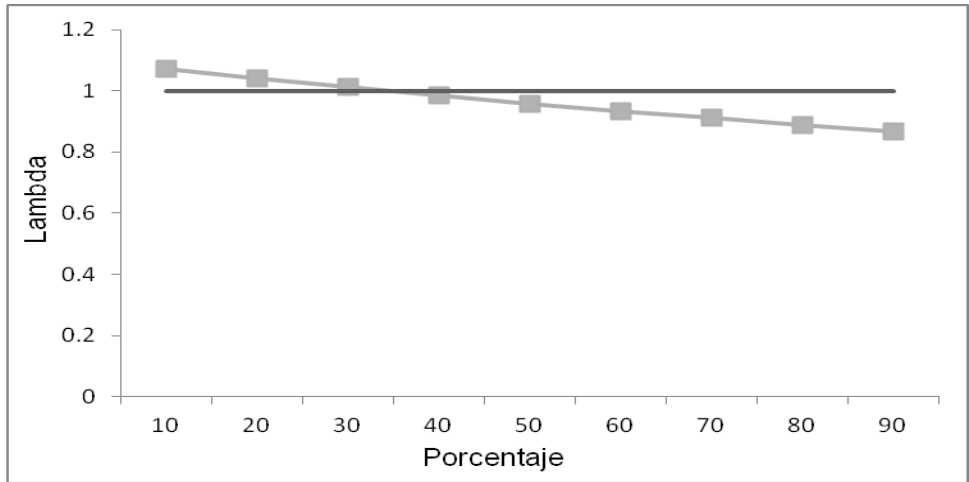
### a) Extracción de todos los individuos completos por categoría

Como se muestra en la Figura 19, la extracción de todos los individuos de cualquiera de las categorías afectaría de manera negativa el valor de  $\lambda$ , sin embargo extraer todos los organismos de las categorías 1, 2, 4, 5 ó 6, afecta de manera notable la tasa finita de crecimiento poblacional ya que la lleva a encontrarse por debajo de la unidad.



**Figura 19.** Efecto sobre la tasa de crecimiento poblacional ( $\lambda$ ) en condiciones de extracción selectiva de todos los individuos de cada una de las categorías. La línea recta en color gris claro indica el valor de  $\lambda$  obtenido de la matriz promedio de los periodos 2010-11 y 2011-12.

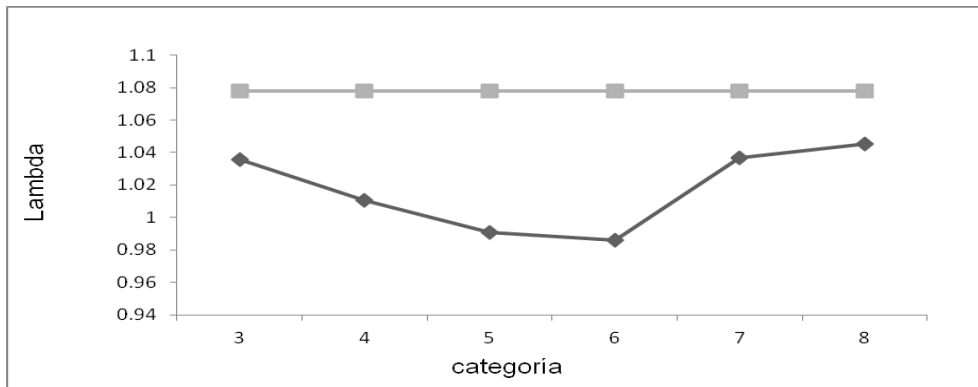
Con respecto a la extracción de individuos por porcentaje, las simulaciones nos muestran que extraer 40% o más de las categorías 4, 5 y 6 a la vez llevaría a la tasa de crecimiento poblacional a encontrarse por debajo de la unidad (Figura 20).



**Figura 20.** Efecto sobre la tasa de crecimiento poblacional (lambda) en condiciones de extracción selectiva de 10 en 10% de los individuos de las categorías 4, 5 y 6. La línea recta en color gris oscuro indica el valor de  $\lambda$  obtenido de la matriz promedio de los periodos 2010-11 y 2011-12.

**b) Extracción de semillas**

En el caso de que se recolectaran todas las semillas de los individuos de las diferentes categorías, la tasa finita de crecimiento poblacional disminuiría. Sin embargo el efecto negativo es más drástico si se removieran las semillas producidas por las plantas de la categoría cinco y seis, ya que haría descender el valor de  $\lambda$  por debajo de uno (0.99 y 0.98 respectivamente) (Figura 21).



**Figura 21.** Efecto sobre la tasa de crecimiento poblacional de la extracción total de semillas de cada categoría. La línea recta en color gris claro indica el valor de  $\lambda$  obtenido de la matriz promedio de los periodos 2010-11 y 2011-12.

## DISCUSIÓN

### Demografía

La población de *Echeveria purpusorum* en Zapotitlán Salinas, Puebla se compone en mayor proporción, de individuos adultos de talla mediana, es decir, los que se encuentran en las categorías 4, 5 y 6 (entre 6.1 y 60 cm<sup>2</sup>). Los primeros estadios presentan una baja abundancia relativa, así como también los más tardíos. Este patrón es similar a aquéllos registrados en algunas poblaciones de especies de zonas áridas o semiáridas como *Astrophytum asterias* (Martínez, 2007), *Astrophytum myriostigma* (López, 2012), *Echinocereus pulchellus* var. *pulchellus* (Navarro y Flores, 2002), *Mammillaria mathildae* (Hernández-Oria et al, 2003). Esta estructura poblacional observada indica que el reclutamiento de nuevos individuos es poco frecuente.

En el caso de *E. purpusorum* se presume que presenta problemas de establecimiento puesto que, en experimentos de germinación en laboratorio, se alcanzaron altos porcentajes de germinación (arriba del 80%), es decir, que las semillas tienen alta viabilidad y alta capacidad de germinación en temperaturas que varían de 20°C a 30°C, contrastando con el número de plántulas observado en el hábitat natural de esta especie. Esto hace suponer que, al igual que en otras especies de zonas áridas o semiáridas como: *Mammillaria carnea* (Rodríguez-Ortega y Ezcurra, 2000), *Coryphanta pallida* (Valiente-Banuet et al., 1991) y *Lophophora williamsii* (García- Naranjo y Mandujano, 2010), cuya asociación con plantas nodrizas brinda condiciones microclimáticas favorables para la germinación y establecimiento de plántulas (Turner et al 1966), las plántulas de *E.*

*purpusorum* requieren condiciones muy particulares para establecerse, principalmente tener un organismo nodriza que permita que le llegue a la semilla la luz suficiente para germinar pero que impida la desecación de los nuevos individuos. Esta hipótesis se basa en observaciones de campo, en donde se encontró que la mayoría de los individuos estaban creciendo debajo de otras especies tales como *Agave marmorata* y *Hectia sp.* Aunque serán necesarios trabajos posteriores para corroborar si esta especie, al igual que muchas otras, requiere de una nodriza para establecerse y desarrollarse exitosamente.

### **Fenología reproductiva y fecundidad**

En la literatura se reporta que la floración de *E. purpusorum* se presenta en el mes de mayo (Meyrán y López, 2003). Sin embargo, en la población de Zapotitlán Salinas, Puebla, se observó que la producción de inflorescencias comienza durante el mes de enero y las flores maduran a mediados de febrero.

En *E. purpusorum* los individuos comienzan a reproducirse desde la categoría 3 (3.1-6 cm<sup>2</sup>) aunque la producción de flores y frutos en esta categoría es baja con relación a las categorías 5 y 6 que en conjunto proporcionan la mayor cantidad de semillas. Este resultado se asemeja al observado en *E. peacockii* (de la Cruz, com. pers.)

### **Mortalidad**

El mayor porcentaje de mortalidad se presenta en las semillas, con un porcentaje aproximado del 76%, en segunda instancia la categoría 2 (plántulas) con una mortalidad del 50%, en la medida que se incrementa la talla de las

plantas, la mortalidad decrece. Este patrón de mortalidad concuerda con muchos observados para otras especies de zonas áridas o semiáridas, tales como, *Astrophytum ornatum* (Zepeda, 2010) y para *Echeveria* en *E. peacockii* (de la Cruz, *com. pers.*) Por tal razón, se considera que los primeros estadios son particularmente vulnerables (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991).

El menor porcentaje de mortalidad se observó en las categorías 7 y 8 que incluyen a los individuos de mayor tamaño. Cabe mencionar que fueron pocos los individuos que permanecieron en estas categorías, pero no se debió necesariamente a la mortalidad, sino a la desecación de las hojas basales, lo que provocó que regresaran a categorías anteriores por la disminución de tamaño.

La principal causa de mortalidad que se observó en la población de estudio es la desecación. Por otro lado, no se observaron daños por herbivoría en las plantas durante las visitas a la población, lo cual indica que ésta no es una causa importante de mortalidad de *E. purpusorum* en esta población.

### **Modelo de proyección poblacional**

El análisis de la matriz de transición revela que, en general, las probabilidades de crecimiento fueron mayores respecto de las probabilidades de permanencia y retrogresión. Aún así, para los individuos de mayor talla (categorías 7 y 8) las probabilidades de retrogresión fueron muy elevadas. La población presentó retrogresiones desde una y hasta cinco categorías. Las retrogresiones observadas en esta población superan por mucho a aquéllos observados en otros grupos de plantas de zonas áridas o semiáridas, como por ejemplo, *Agave potatorum* (Torres, 2009), *Ariocarpus scaphirostris* (Mandujano *et al.*, 2007),

*Astrophytum myriostigma* (López, 2012), *Echeveria peacockii* (de la Cruz, com. pers.), *Mammillaria supertexta* (Avendaño, 2007), entre otras.

Esto se debe a que en *E. purpusorum* es muy común que por la falta de humedad y la excesiva insolación se desequen las hojas basales que a su vez son las de mayor tamaño. Si las condiciones son extremas se pueden desecar la mayoría de las hojas quedando sólo las hojas apicales, esto provoca una considerable disminución en el tamaño de los individuos. Este mismo comportamiento se ha observado en otras especies que crecen en ambientes de baja humedad y alta insolación, como es el caso de *Agave cupreata*, cuyos individuos presentaron retrogresión de categoría debido a la muerte de numerosas hojas (Romero, 2011).

El eigenvalor dominante de la matriz de transición indica que la población de *E. purpusorum* analizada en este trabajo, presentó un potencial de crecimiento de un 12% en 2010-11 y 6% en 2011-12. La tasa de crecimiento poblacional fue de 1.128 +/- 0.045, para el periodo 2010-2011 y  $\lambda = 1.0623 \pm 0.040$ . Este resultado es similar a muchos trabajos relacionados con poblaciones de especies de zonas semiáridas, cuyas tasas de crecimiento poblacional se encuentran cercanas a la unidad tales como *Ariocarpus scaphirostris* (Mandujano et al., 2007), *Echinocactus platyacanthus* (Jiménez-Sierra et al., 2007), *Mammillaria crucigera* (Valverde, 2001), *Mammillaria supertexta* (Avendaño, 2007). Y en especies del mismo género se puede mencionar a *Echeveria longissima* (Martorell, 2007)

Durante ambos años de estudio, el número de nuevos individuos que se establecieron en la población fue mayor que el número de individuos que



murieron. De esta manera, suponemos que la población se encuentra creciendo y seguirá creciendo, siempre y cuando las condiciones actuales de la población permanecieran constantes.

### **Análisis de elasticidad**

La matriz de elasticidad nos muestra que durante los dos periodos de estudio el valor más alto se observó en la transición de semilla a plántula. Esto es similar a lo que se reporta para otras crasuláceas como *Echeveria gibbiflora* (Larson, 1992) con *Sedum oxypetalum* (Martínez-Romero, 1997) y con *Echeveria longissima* (Martorell, 2006). Este resultado sugiere que cualquier cambio, por mínimo que sea, en la probabilidad de germinación de las semillas o el establecimiento de las plántulas tiene una importante consecuencia en la variación de la tasa de crecimiento poblacional. Los valores más bajos de elasticidad se obtuvieron en las entradas de retrogresión de las tres categorías con los individuos más grandes y, por lo tanto, podemos aseverar que este proceso no tiene un efecto importante sobre  $\lambda$ , es decir, el hecho de que los organismos más grandes disminuyan de tamaño no impacta a la tasa finita de crecimiento.

### **Banco de semillas**

En este trabajo se realizó una prueba de viabilidad de semillas para establecer la proporción de semillas en el banco de *E. purpusorum*, los resultados indican que al menos 25% de las semillas germinan después de ser almacenadas durante un año en laboratorio y enterradas durante un periodo de nueve meses. En otras especies de la familia se ha propuesto la posibilidad de un banco de semillas como en *Sedum pulchellum* (Baskin y Baskin, 1977) y *Sedum oxypetalum*

(Martínez-Villegas *et al.*, 2012), lo que debe ser considerado en estudios futuros en otras especies de crasuláceas.

### **Prueba de germinación**

Se evaluó el factor temperatura sobre la germinación de *E. purpusorum*. Como resultado de los experimentos efectuados, podemos concluir que la temperatura óptima para la germinación de las semillas de esta especie se encuentra entre 20 y 30°C, en las cuales se obtienen porcentajes de germinación por arriba del 80% y hasta 95%, lo que indica una alta viabilidad de las semillas aún después de ser almacenadas durante un año. Sin embargo, habría que analizar la germinación en condiciones naturales. Pues seguramente los porcentajes de germinación son más bajos ya que además de la temperatura, las semillas requieren de factores como humedad y luz adecuadas para germinar como se observó en el estudio hecho con de *Sedum oxypetalum* (Martínez-Villegas *et al.*, 2012). De este modo aunque las semillas tengan una temperatura adecuada para germinar, probablemente el factor luz o humedad sean el determinante que contribuya a la baja germinación en campo, puesto que en el hábitat de *E. purpusorum* los individuos a menudo se desarrollan debajo de otras plantas lo que genera una disminución en la cantidad de luz que pueden recibir las semillas.

### **Triángulo demográfico**

Se puede establecer que las estrategias de historia de vida son muy diversas entre las especies, sin embargo se ha observado que en general, las especies arbóreas destinan gran parte de los recursos a la permanencia y en

menor grado al crecimiento y fecundidad (Franco y Silvertown, 2004) y tienden a ubicarse en la esquina inferior izquierda del triángulo demográfico de Grime, un patrón similar al de las hierbas perennes de ciclo de vida longevo, así como una gran proporción de especies que se desarrollan en ambientes limitantes. Algunos ejemplos de estas especies son *Agave potatorum* (Torres, 2009), *Ariocarpus scaphirostris* (Mandujano *et al.*, 2007) Mientras que las herbáceas iteróparas de hábitats abiertos destinan valores intermedios de permanencia y crecimiento, así como valores bajos de fecundidad (Sivertown *et al.*, 1993; Franco y Silvertown, 2004) y se ubican en la región central un poco cargadas a la derecha del triángulo demográfico. En este sentido *E. purpusorum* se comporta como tal, así como también *Echeveria gibbiflora* (Larson, 1992), *E. longissima* (Martorell, 2007) y *E. peacockii* (de la Cruz, *com. pers.*), lo que pudiera representar un patrón demográfico para el género.

### **Estatus de conservación y evaluación de riesgo de *Echeveria purpusorum* en Zapotitlán Salinas, Puebla**

*Echeveria purpusorum* es una planta con un alto valor ornamental, por lo que es susceptible al saqueo y una comercialización no sustentable. Adicionalmente presenta una serie de factores que la hacen vulnerable y rara desde el punto de vista ecológico. Presenta una elevada especificidad de hábitat, puesto que en la población que se estudió, se observó que los individuos se establecen exclusivamente en los afloramientos de roca basáltica con orientación norte y en un área de aproximadamente 500m<sup>2</sup>. El reclutamiento de nuevos individuos es poco frecuente aún cuando la producción de semillas es muy grande. La mortalidad en los primeros estadios del ciclo de vida es elevada. La

tasa de crecimiento poblacional, indica un potencial de crecimiento muy bajo (cerca de 12% y 5% para los dos años de estudio).

Los resultados obtenidos muestran que la población presenta indicios de alta vulnerabilidad intrínseca características similares a las reportadas en *Ferocactus robustus* (Carrillo *et al.*, 2005), *Mammillaria Huitzilopochtli* (Flores y Manzanero, 2005) y *Turbicarpus pseudomacrolele* (Jiménez-Sierra *et al.*, 2007), que han sido propuestas para su inclusión en la Norma Oficial como en peligro de extinción.

El método de evaluación del riesgo de especies de plantas en México (MER) indica que *E. purpusorum* debe seguir siendo considerada como una especie en peligro de extinción, dentro de la norma oficial mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, y por lo tanto, protegida por las leyes mexicanas. Pues aunque durante los dos años de estudio la población presentó una tasa de crecimiento poblacional por encima de la unidad, lo que nos indica que la población está creciendo, el mayor riesgo para esta población lo representan las actividades humanas principalmente con la extracción de individuos que a la fecha continúa al igual que la destrucción de su hábitat. Como ya se mencionó, la especie requiere de hábitats muy particulares, por lo que la destrucción de éstos, constituye una seria amenaza a la permanencia de las poblaciones en el tiempo.

### **Plan de manejo y conservación**

La información obtenida de este trabajo sugiere que la población de *Echeveria purpusorum* en Zapotitlán Salinas, Puebla tiene tendencias de crecimiento , pero aun así las simulaciones realizadas indican que si se extrajeran

un alto número de individuos de la población, principalmente de los primeros estadios, la tasa de crecimiento poblacional se vería seriamente afectada. No se recomienda extraer individuos ya establecidos en la población, ya que el establecimiento en esta especie es muy limitado. Los análisis de elasticidad y las simulaciones numéricas realizadas indican que la transición de semilla a plántula es un proceso muy sensible por lo que, una alteración traería consecuencias significativas al crecimiento poblacional. En este sentido se recomienda favorecer el establecimiento de plántulas.

Un posible programa de manejo sustentable de la población, requeriría la colecta de una fracción de las semillas, ya que como se mencionó con anterioridad, *E. purpusorum* produce un alto número de semillas por fruto (350 aprox.) con hasta un 95% de germinación en condiciones controladas. Además las semillas pueden permanecer almacenadas sin perder viabilidad si se encuentran en las condiciones adecuadas de almacenamiento como: aproximadamente a 25°C de temperatura, guardadas en bolsas de papel en un lugar seco y ventilado. Por lo anterior, se propone recolectar semillas de de preferencia de los individuos de mayor tamaño, que se encuentran en las categorías 7 y 8 con un tamaño mayor a 60.1 cm<sup>2</sup> de cobertura la colecta deberá llevarse a cabo de manera aleatoria para garantizar la diversidad genética y evitar la depresión por endogamia. Propagar plántas de ésta especie en unidades de manejo de vida silvestre (UMAs) que se encuentran en la localidad. De esta manera se producirían plantas que pueden permanecer como plantas madre de las que posteriormente se obtendrían semillas y de la germinación de estas semillas obtener individuos que puedan ser usados para la venta, de esta manera las

personas interesadas en adquirir un ejemplar de esta especie podrían tenerlo sin la necesidad de extraerlo de su hábitat con lo cual se evitaría el saqueo. Las plantas producidas en invernadero pueden venderse cuando alcancen un tamaño comercial. De igual manera, se recomienda que un porcentaje de plantas propagadas en las UMAs sea utilizado para llevar a cabo acciones de reintroducción de individuos en el hábitat de *E. purpusorum*, que igualen o superen una talla de 6.1 cm<sup>2</sup> de cobertura; puesto que éstos individuos presentan menor mortalidad.

## **CONSIDERACIONES FINALES**

Los modelos matriciales de proyección poblacional, permiten evaluar la dinámica de poblaciones estructuradas de organismos de ciclo de vida complejo, como lo son las plantas. Estos modelos son relativamente fáciles de construir y de interpretar. En este trabajo se confirmó la importancia de usar estos modelos como herramienta para evaluar el estatus de conservación de una planta considerada como una especie en peligro de extinción. Así mismo se demuestra su utilidad al simular cambios en poblaciones naturales que podrían presentarse en beneficio o deterioro de la población.

Dada la dificultad de localizar con éxito otras de las poblaciones reportadas, ya sea porque su reporte no es muy específico o porque esta especie ha sido víctima de saqueo ilegal, lo que ha llevado a otras poblaciones a extinguirse, puede considerarse este trabajo como un paso más al conocimiento ecológico de la especie para mejorar su cuidado y adecuado manejo que evite que la población

encontrada en Zapotitlán Salinas, Puebla desaparezca. Igualmente este trabajo amplía el conocimiento ecológico del género *Echeveria* y en general de la familia Crassulaceae.

## CONCLUSIONES

- 1) La población de *E. purpusorum* en Zapotitlán Salinas, Puebla, presentó un potencial de crecimiento de 12% en 2010-2011 y de 6% en 2011-2012.
- 2) La transición de semilla a plántula es el proceso que tiene una mayor contribución relativa a la tasa finita de crecimiento poblacional.
- 3) El crecimiento fue el proceso demográfico que presentó una mayor importancia relativa para la tasa de crecimiento poblacional, seguido de la permanencia, mientras la fecundidad y la retrogresión fueron los procesos que presentaron la menor importancia.
- 4) Por sus características ecológicas, *Echeveria purpusorum* es una especie rara con alta vulnerabilidad intrínseca y extrínseca.
- 5) Con fines de conservación y aprovechamiento de la especie, se sugiere el cultivo de plantas madre en unidades de manejo de vida silvestre para su comercialización, además de un programa de reintroducción de individuos al hábitat de *E. purpusorum*.

## BIBLIOGRAFÍA

- Arias A., T. Valverde y J. Reyes. 2000. Las plantas de la región de Zapotitlán Salinas, Puebla. Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. D. F., México.
- Avedaño, 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 C. C. Baskin. 1977. Germination Ecology of *Sedum Pulchellum* Michx. (Crassulaceae). American Journal of Botany. 64: 1242-1247.
- Berger, A. 1930. Crassulaceae. En: Engler, A. y Prantl K. (eds.) 1930. Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Zweite Auflage. Duncker & Humblot. Berlin. 2<sup>nd</sup> ed. 18A:352-483
- 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.
- Caswell, H. 1978. A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. Theoretical Population Biology. 14:215-230
- Caswell, H. 1989. Matrix Population Models. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Caswell, H. 2001. Matrix Population Models: Construction, Analysis and Interpretation. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.



- Clark, R. 2004. Estructura clonal, demografía y biología reproductiva de *Stenocereus eruca* (Cactaceae) en las planicies de Magdalena, B.C.S. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, UNAM.
- Contreras, C. 2000. Dinámica poblacional de *Mammillaria crucigera* (Cactaceae), una especie rara de la región Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de Licenciatura UNAM.
- Cronquist, A. 1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. Colombia University Press. Nueva York.
- Dávila, A. P., J.L. Villaseñor, R. Medina, A. Ramírez, A. Salinas, J. Sánchez-Ken y P. Tenorio. 1993. Listados florísticos de México. X. Flora del Valle de Teahuacán- Cuicatlán. Instituto de Biología. UNAM.
- Dávila, A.P., R. Medina L., A. Ramírez R., A. Salinas T. y P. Tenorio. 1995. Análisis de la Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán: endemismo y diversidad. En: Linares E., P. Dávila, F. Chiang, R. Bye y T. Elias. (eds.). *Conservación de Plantas en Peligro de Extinción: Diferentes Enfoques*. Instituto de Biología, UNAM. 34-41
- Dávila, A. P., del C. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J.L. Villaseñor, A. Casas y R. Lira. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. *Biodiversity and Conservation*. 11: 421-442.
- De Kroon, H., A. Plaiser, J. Van Groenendael y H. Caswell. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*. 67:1427-1431.

- Diario Oficial de la federación. 1998. Decreto por el que se declara área natural protegida con el carácter de Reserva de la Biosfera, la región denominada Tehuacán-Cuicatlán, ubicada en los estados de Oaxaca y Puebla. Estados Unidos Mexicanos, Presidencia de la Republica, México, D.F. viernes 18 de septiembre de 1998. 8-20
- Eggl, U. 2003. *Crassulaceae*. Illustrated Handbook of Succulent Plants. Springer Verlag. Berlín.
- Esparza-Olguín, L. 2004. ¿Qué sabemos de la rareza de especies mexicanas? Un enfoque genético-demográfico. Boletín de la Sociedad Botánica de México. 75:17-32.
- Espino, G. y L. de la Cruz, 2009. Las crasuláceas del Valle del Mezquital. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM.
- 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 Número Especial:4-9
- Franco, M. y Silvertown, J. 2004. A Comparative Demography of Plants Based Upon Elasticities of Vital Rates. Ecology.
- García, R. 2003. Relaciones interespecíficas del género *Pachyphytum* (Crassulaceae) empleando marcadores genéticos AFLP. Tesis de Maestría. Universidad de Colima.
- García Mendoza, A. J. 2003. *Echeveria purpurorum*. Revisión de las *Agavaceae* (sensu stricto), *Crassulaceae* y *Liliaceae* incluidas en el PROY-NOM-059-

- ECOL-2000. Jardín Botánico, Instituto de Biología, UNAM. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W020. México. D.F.
- García-Naranjo, A y M. C. Mandujano. 2010. Patrón de distribución espacial y nodricismo del peyote (*Lophophora williamsii*) en Cuatrociénegas, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 55:36-55.
- Hernández-Apolinar, M., T. Valverde y S. Purata. 2006. Demography of *Bursera glabrifolia*, a tropical tree used for folk woodcrafting in Southern Mexico: An evaluation of its management plan. *Forest Ecology and Management*. 223:139-151.
- Hernández-Oria, J. G., Chávez M, R., Galindo S, G., Hernández M, M. M., Lagunas S, G., Martínez R, R., Mendoza A, T., Sánchez H, J. L. y Sánchez M, E. 2003. Evaluación de aspectos ecológicos de una nueva población de *Mammillaria mathildae* Kraehenbuehl & Krainz en Querétaro. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 48: 100-110.
- 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., Matías-Palafox, M. L. y Vázquez D, E. 2008. Evaluación del riesgo de extinción de las poblaciones naturales de *Turbinicarpus pseudomacrochele* (Backeb.) Buxb. & Backeb. (Cactaceae). *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*.
- Larson, J. 1992. Estudio demográfico de *Echeveria gibbiflora* DC. (Crassulaceae) en el Pedregal de San Ángel. UNAM.

- Lefkovitch, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21:1-18.
- Leslie, P.H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*. 33:183-212.
- Livi-Bacci, M. 1993. *Introducción a la Demografía*. Editorial Ariel. Barcelona.
- López, F., D. Muñoz, M. Hernández, A. Soler, M. Castillo e I. Hernández. 2003. Análisis integral de la toposecuencia y su influencia en la distribución de la vegetación y la degradación del suelo en la subcuenca de Zapotitlán Salinas, Puebla. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. 56:19-41.
- López, F. D. 2012. *Demografía de *Astrophytum myriostigma* Lem. (Cactaceae)*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Maldonado, C. 2006. *Patrón de distribución espacial y dinámica poblacional de *Oncidium crista-galli*, una especie epífita de Chiapas*. Tesis de Maestría IPN.
- 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*. 168: 1035-1044.
- Marchant, T.A., R. Alarcón, J.A. Simonsen y H. Koopowitz. 1998. Population ecology of *Dudleya multicaulis* (Crassulaceae): a rare narrow endemic. *Madroño* 45:215-220.
- Martínez, A. J. G. 2007. *Dinámica poblacional del falso peyote *Astrophytum asterias* (Zucc) Lem. (Cactaceae), una especie amenazada del Noreste de México*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Forestales. UANL.

- Martínez, E. 2006. Dinámica poblacional de *Tillandsia makoyana* Baker (Bromeliaceae) en la selva baja caducifolia de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos. Tesis de Maestría. 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. 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. *Plant Ecology*.
- Martorell, C. 2006. Detecting and managing an overgrazing-drought synergism in the threatened *Echeveria longissima* (Crassulaceae): the role of retrospective demographic analysis. *The Society of Population Ecology and Springer*. 49:115-125.
- Méndez, I., E. Ortiz, J.L. Villaseñor. 2004. Las Magnoliophyta Endémicas de la Porción Xerofítica de la Provincia Florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. *Anales del Instituto de Biología. Serie Botánica*. UNAM. México. 75: 87-104.
- Mendoza, A. 2000. Ecología, manejo y conservación de *Quercus potosina* y *Q. eduardii* en la Sierra Fría, Aguascalientes. Instituto de Ecología. UNAM. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. L210. México D.F.
- Meyrán, J. 1988. La Clasificación Genérica de las Crasuláceas Mexicanas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 33: 79 - 88.

- Meyrán, J y L. López. 2003. Las crasuláceas de México. Sociedad Mexicana de Cactología A.C. México. D. F.
- Navarro, C.M. y A. F. Martínez. 2002. Aspectos demográficos de *Echinocereus pulchellus* var. *pulchellus* (Cactaceae) en el municipio de Chignahuapan, Puebla. Cactáceas y Suculentas Mexicanas. 47:24-32.
- Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010. Apéndice II. 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. 30 de diciembre 2010.
- Olmsted, I., L.M. Calvo y R. Durán. 2000. Estudio para una propuesta de plan de manejo de la palma *Thrinax radiata*, en Yum-Balam, Quintana Roo. Centro de Investigación Científica de Yucatán AC. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. M114. México, D.F.
- Osorio-Betancourt, O. 1996. Descripción de la vegetación en los alrededores del cerro Cutac, en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla: México. Facultad de Ciencias. UNAM. Tesis de Licenciatura.
- Paredes-Flores, M., R. Lira y P. Dávila. 2007. Estudio etnobotánico de Zapotitlán Salinas, Puebla. Acta Botánica Mexicana. 79:13-61.
- Pilbeam, J. 2008. The Genus Echeveria. British Cactus And Succulent Society. London. Inglaterra.
- Portilla, R. 2007. Estudio demográfico de tres poblaciones de *Coryphanta werdermannii* (Cactaceae) en condiciones contrastantes de disturbio. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.

- Poston Jr. D. L., & F.L. Bouvier. 2010. Population and society: An introduction to Demography. Cambridge University Press. Nueva York.
- Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity. En: The biological aspects of rare plant conservation. H. Synge ed. Inglaterra.
- Rey, J. M. 2009. La rareza de las especies. Investigación y Ciencia 392: 62-69.
- Rodriguez-Ortega C. E. y E. Ezcurra. 2000. Distribución espacial en el hábitat de *Mamillaria pectinifera* y *M. carnea* en el Valle de Zapotilán Salinas, Puebla, México. Cactáceas y Suculentas Mexicanas. 45:4-14.
- 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 85: 123 - 134.
- Rojas-Aréchiga, M. y Batis, A. I. 2001. Las semillas de cactáceas...¿forman bancos en el suelo?. Cactáceas y Suculentas Mexicanas. 4: 76-82.
- Rzedowski. 1978. Vegetación de México. Limusa. México D. F.
- Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP). 1996. Ordenamiento ecológico.
- Silvertown, J. W. y J. Lovett-Doust. 1993. Introduction to Plant Population Biology. Blackwell Science. Oxford.
- Silvertown, J., M. Franco., I. Pisanty y A. Mendoza. 1993. Comparative plant demography: relative importance of life cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennial. Journal of Ecology 81: 465-476.

- Silvertown, J., M. Franco y E. Menges. 1996. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plants population for conservation. *Conservation Biology* 10: 591-597.
- Tlapa, M. 2005. Dinámica poblacional de *Quercus glaucooides* en la localidad del valle de Valsequillo, Puebla. Tesis de Maestría. 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. CIECO, UNAM.
- Turner, R. M., S. M. Alcorn, G. Olin y J. Booth. 1966. The influence of shade, soil, and water on saguaro seedlings establishment. *Botanical Gazette*.127:95-102.
- Valiente-Banuet, A., A. Casas, A. Alcántara, P. Dávila, N. Flores-Hernández, J.L.Villaseñor y J. Ortega. 2001. La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 67:25-74.
- 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*.
- Valverde, M. T., 2001. Dinámica poblacional de *Mammillaria crucigera* y *Neobuxbaumia macrocephala* en la región de Tehuacán-Cuicatlán. Facultad de Ciencias, UNAM. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. R129. México D.F.



- Villaseñor J.L., P. Dávila y F. Chiang. 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Boletín de la Sociedad Botánica de México. 50:135-149
- Villaseñor, J.L. 1992. Los Parques Nacionales y Otras Áreas Protegidas y su Papel en la Conservación de la Riqueza Florística. Boletín del Instituto de Botánica. Universidad de Guadalajara. 1:119-130.
- Walther, E. 1972. *Echeveria*. California Academy of Sciences. San Francisco.
- Zepeda, V. 2010. Ecología de poblaciones y asociación nodriza-protegido de *Astrophytum ornatum* (DC.) F.A.C. Weber ex Britton & Rose (Cactaceae) en Querétaro, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.