



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Demografía de la cícada *Ceratozamia sabatoi* (Zamiaceae)
en el Parque Nacional “Los Mármoles”, Hidalgo

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

ESTEFANIA LEZAMA BARQUET



DIRECTOR DE TESIS:
DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS
2014



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.

HOJA DE DATOS DEL JURADO

1. Datos del alumno

Lezama
Barquet
Estefania
22 27 87 05
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
302077809

2. Datos del tutor

Dra.
María Teresa
Valverde
Valdés

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Andrew Peter
Vovides
Papalouka

4. Datos del sinodal 2

Dr.
María Teresa
Pulido
Silva

5. Datos del sinodal 3

Dra.
María Teresa
Valverde
Valdés

6. Datos del sinodal 4

M. en C.
Irene
Pisanty
Baruch

7. Datos del sinodal 5

Dr.

José Jaime

Zúñiga

Vega

8. Datos del trabajo escrito

Demografía de la cícada *Ceratozamia sabatoi* (Zamiaceae) en el Parque Nacional “Los Mármoles”, Hidalgo

109 p

2014

"Una vez que una especie se extingue ninguna ley puede hacerla regresar: se ha marchado para siempre".

- Allen M. Solomon

AGRADECIMIENTOS

A mis papas, Emiliano Lezama y Layla Barquet por su amor y apoyo incondicional durante todos estos años.

A mis hermanos Anuar y Mijail por su afecto y compañía.

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a todos los profesores que contribuyeron con su conocimiento y experiencia a mi formación académica.

A mi asesora Teresa Valverde por su apoyo, interés, paciencia e incalculable ayuda durante la realización de esta tesis. Gracias por nunca quitar el dedo del renglón.

A la Dra. Teresa Pulido por su guía y apoyo en la localización de la población de estudio.

A mis sinodales, por revisar mi tesis y brindarme sus valiosas observaciones y recomendaciones con el fin de mejorarla.

A mi amigo Benito Vázquez por su alegría y su ayuda tenaz en los muestreos. Gracias por la compañía y el cariño en esta odisea.

A todas las personas que contribuyeron a la elaboración de esta tesis, en particular al Dr. Pedro Eloy, a Jimena Battenberg, a Karla Mayorga, a Erandi Pérez y a Jesús Hernández por acompañarme y trabajar muy duro durante los muestreos, al Dr. Jaime Zúñiga por su valiosa ayuda en la construcción de los intervalos de confianza, a Juan Carlos Flores por resolver mis dudas y a mi amigo Abel Soto por la edición de una de las figuras.

A todos mis queridísimos amigos con los que he compartido muchísimos de los momentos más felices de mi vida. En especial a Izchel, Pam, Axel, Gerardo, Yisus, Tona, Lau, Ro, Estefi, Erandi, Eli, Perla, Tania, Omar y a mis dos arquitectos del paisaje favoritos Abel y Dianita. Gracias por su amistad y apoyo constante y por compartir conmigo tantas aventuras.

ÍNDICE GENERAL

Resumen	1
Abstract	2
1. Introducción	4
1.1 Las cícadas: aspectos generales de su biología y conservación	4
1.1.1 Historia y clasificación taxonómica	4
1.1.2 Distribución geográfica	5
1.1.3 La biología de las cícadas	7
1.1.4 Las cícadas: un grupo amenazado	11
1.2 Demografía de cícadas	13
1.3 Rareza y conservación de cícadas	16
1.4 Objetivos	25
1.4.1 Objetivos particulares	25
2. Métodos	27
2.1 Sitio de estudio	27
2.1.1 Ubicación geográfica	27
2.1.2 Clima	28
2.1.3 Vegetación	29
2.1.4 Geología e hidrografía	31
2.1.5 <i>Ceratozamia sabatoi</i> en la Barranca “El Salto”	32
2.1.6 Estado de conservación del PNM y situación socio-económica de sus habitantes	33
2.2 Especie de estudio	35
2.3 Método de campo	37
2.4 Densidad y estructura poblacional	41
2.4.1 Densidad	41
2.4.2 Estructura poblacional	42
2.5 Tasa de producción foliar y estimación de la edad	44
2.6 Tasa de crecimiento individual y estimación de la edad	45
2.7 Construcción de matriz de proyección poblacional	46
2.8 Análisis de sensibilidad y elasticidad	50
2.9 Simulaciones numéricas	51
3. Resultados	54
3.1 Densidad y estructura de la población	54

3.2 Supervivencia	55
3.3 Aspectos reproductivos	55
3.4 Tasas de producción foliar y estimación de la edad	58
3.4.1 Tasas de producción foliar	58
3.4.2 Estimación de la edad	60
3.5 Tasas de crecimiento individual y estimación de la edad	62
3.5.1 Tasas de crecimiento individual	62
3.5.2 Estimación de la edad	67
3.6 Análisis matricial	67
3.7 Sensibilidades y elasticidades	69
3.8 Simulaciones numéricas	72
4. Discusión	76
4.1 Densidad y estructura poblacional	76
4.2 Supervivencia	79
4.3 Aspectos reproductivos	82
4.4 Tasas de producción foliar y de crecimiento individual	85
4.5 Análisis matricial	90
4.6 Sensibilidades y elasticidades	92
4.7 Simulaciones numéricas	95
4.8 Implicaciones para la conservación	97
Conclusiones	101
Literatura citada	102

RESUMEN

La cícada *Ceratozamia sabatoi* Vovides, Vázquez Torres, Schutzman & Iglesias es endémica de la Sierra Madre Oriental, de los estados de Hidalgo y Querétaro. En este trabajo se abordan varios aspectos de su historia de vida, y la estructura y dinámica de una de sus poblaciones, en el Parque Nacional “Los Mármoles”, Hidalgo. El período de estudio abarcó de abril de 2010 a septiembre de 2011. Para el análisis de los datos y la construcción de un modelo matricial tipo Lefkovitch, los individuos se agruparon en ocho categorías de tamaño/estado con base en la longitud de su tronco y su condición reproductiva. La densidad estimada para esta población fue de 660 individuos/ha. Se encontró una estructura poblacional con una baja abundancia de plántulas y juveniles y una alta abundancia de adultos, en particular de adultos de tamaño intermedio. La supervivencia de los individuos de las categorías adultas y juveniles fue relativamente alta y constante, pero las plántulas mostraron una alta mortalidad. De los individuos muestreados ($n = 226$) tan sólo un 3.54% se reprodujo durante el año de estudio. Hubo una dominancia de plantas masculinas en la población con una tasa sexual de 2:1. La única planta femenina que se observó produciendo semillas presentó 70 semillas en un solo cono. La tasa anual promedio de producción foliar fue de 0.748 hojas por individuo, por año, el 50% de los individuos produjo sólo una hoja. La tasa finita de crecimiento poblacional (λ) fue de 0.959 ($IC_{95\%} = 0.891-1.031$), lo que indica que la población se encuentra numéricamente estable. Los análisis de sensibilidad y elasticidad mostraron que la categoría que realizó una mayor contribución a λ fue la de los adultos 4, con casi un 63% de la elasticidad total. La elasticidad total para cada uno de los procesos demográficos fue de 86.2% para la permanencia, de 11.6% para el crecimiento y de 2.15% para la fecundidad. Las simulaciones numéricas mostraron que a pesar de la baja contribución que hace la fecundidad a λ , un incremento en la germinación de las

semillas (que es un componente de la fecundidad) podría aumentar sustancialmente el valor de λ . Como ocurre en otras especies de cícadas, la persistencia de la población estudiada de *C. sabatoi* es resultado de la alta supervivencia de los individuos adultos y de su esporádica reproducción, evitar la potencial extracción de estos individuos y promover la conservación del hábitat serán cruciales para la permanencia de la población.

ABSTRACT

The cycad *Ceratozamia sabatoi* Vovides, Vázquez, Torres, Schutzman & Iglesias is endemic to the Sierra Madre Oriental, particularly to the states of Hidalgo and Querétaro. In this study we describe some aspects of its life history, as well as the structure and dynamic of one of its populations in “Los Marmoles” National Park, Hidalgo. The study period spanned April 2010 to September 2011. In order to collect demographic data and build a Lefkovich matrix model, individuals were grouped in eight size/state categories based on its trunk height and reproductive condition. The population density was 660 plants/ha. The population structure was characterized by a low relative abundance of seedlings and juveniles and a higher abundance of adults, particularly of adults of intermediate size. Survival was high and relatively constant among adults and juveniles, whilst seedlings showed a high mortality. There was a dominance of male plants in the population with a sexual ratio of 2:1. Only 3.54% of the sampled individuals ($n = 226$) reproduced during the year of study. The only female plant which was observed bearing seeds produced 70 seeds in just one cone. Mean annual leaf production rate was 0.748 leaf per individual, per year, with 50% of individuals producing just one leaf. The finite rate of population growth (λ) was 0.959 (IC_{95%} = 0.8910-1.0308). Elasticity analyses showed that adults 4 was the category that most contributed to λ , with almost 63% of total elasticity. When

analyzing elasticity by demographic process, we observed that 86.2% corresponded to stasis, 11.6% to growth and 2.15% to fecundity. Numerical simulations showed that despite the low elasticity values of fecundity, seed germination is a critical process to population dynamics, as an increase in its success would result in a λ value above unity. Similar to what was observed in other cycad populations, the persistence of the studied population of *C. sabatoi* is the result of the high survival of adults and their sporadic reproduction, avoid the potential extraction of adults and improve the habitat conservation will be crucial to the permanency of this population.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 LAS CÍCADAS: ASPECTOS GENERALES DE SU BIOLOGÍA Y CONSERVACIÓN

1.1.1 Historia y clasificación taxonómica

Las cícadas se encuentran entre las plantas vasculares con semillas más antiguas (Vovides 2000, Norstog 2003). Su registro fósil, aunque discontinuo, se extiende hasta el período Pérmico temprano, de hace 280 millones de años (Zhifeng-Gao y Thomas 1989), y posiblemente hasta el Carbonífero tardío, de hace 300-325 millones de años (Mamay 1976, Norstog y Nicholls 1997, Vovides 2000, Donaldson *et al.* 2003). Durante la Era Mesozoica (hace unos 160 millones de años) las cícadas constituyeron un componente importante de la vegetación del planeta (Mamay 1976, Vovides 2000). No obstante, estudios moleculares recientes han demostrado que las especies de cícadas que existen actualmente, con excepción de los géneros monotípicos *Microcycas*, *Stangeria* y *Bowenia*, son el resultado de eventos de diversificación que iniciaron hace relativamente poco tiempo, durante el Mioceno tardío (~12 millones de años) (Nagalingum *et al.* 2011). Estas plantas longevas, de crecimiento lento y con un aspecto parecido al de las palmas o al de los helechos arborescentes, grupos con los cuales no tienen una relación filogenética cercana (Norstog 2003), constituyen un grupo monofilético dentro de las gimnospermas (Stevenson 1990, Chase *et al.* 1993, Donaldson *et al.* 2003). Las cícadas generalmente se consideran el grupo hermano de todas las demás plantas con semillas que existen en la actualidad (Chase *et al.* 1993, Nixon *et al.* 1994, Donaldson *et al.* 2003), mientras que a los ya extintos helechos con semillas del Paleozoico tardío y del Mesozoico se les ha considerado como los parientes más cercanos de las cícadas (Norstog y Nicholls 1997).

Con base en la clasificación de Stevenson (1992), las cícadas vivas se subdividen en tres familias Cycadaceae, Stangeriaceae y Zamiaceae. La familia Cycadaceae posee un sólo género, *Cycas*. La familia Stangeriaceae comprende dos subfamilias: Stangerioideae, a la cual pertenece el género *Stangeria*, y Bowenioideae, con el género *Bowenia*. La familia Zamiaceae incluye a la subfamilia Encephalartoideae con los géneros *Dioon*, *Encephalartos*, *Macrozamia* y *Lepidozamia*, y a la subfamilia Zamioideae con los géneros *Ceratozamia*, *Microcycas*, *Zamia* y *Chigua*. En 2007 el número conocido de especies de cícadas era de 304, divididas en 11 géneros (Hill *et al.* 2007). En la actualidad se reconoce la existencia de 331 especies (un aumento del 8.5%) y 10 subespecies agrupadas en 10 géneros: *Bowenia* (2 spp.), *Ceratozamia* (27 spp.), *Cycas* (107 spp. y 8 subsp.), *Dioon* (14 spp.), *Encephalartos* (65 spp. y 2 subsp.), *Lepidozamia* (2 spp.), *Macrozamia* (41 spp.), *Microcycas* (1 sp.), *Stangeria* (1 sp.) y *Zamia* (71 spp.) (Osborne *et al.* 2012). El género *Chigua* recientemente fue reasignado dentro de *Zamia* como una sola especie, *Z. restrepoi* (D.W.Stev.) A.Lindstr. (Haynes 2011). Adicionalmente a este aumento reciente en el número de especies de cícadas, muchos investigadores prevén que su número podría llegar a ser de alrededor de 400, cuando todos los hábitat potenciales de estas plantas hayan sido explorados y se avance en su estudio taxonómico (Pérez-Farrera *et al.* 2006).

1.1.2 Distribución geográfica

Este grupo de plantas perennes se distribuye en las zonas tropicales y subtropicales del mundo (Donaldson *et al.* 2003). El género *Cycas* es el que presenta la distribución más amplia y se localiza en Australia, China, Vietnam, India, el este de África y Madagascar. *Dioon* se ubica primordialmente en México, con una especie en Honduras (*Dioon mejiae* Standl. & L.O.Williams). *Zamia* se distribuye desde las costas del sureste de Estados Unidos, México,

Centroamérica, Antillas, Suramérica, y llega hasta Bolivia. *Ceratozamia* se localiza en México, Guatemala, Honduras y Belice. Los géneros *Stangeria* y *Encephalartos* son endémicos de África; y *Bowenia*, *Lepidozamia* y *Macrozamia* de Australia, mientras que *Microcycas* es endémica de Cuba (Jones 1993). De manera natural las cícadas se distribuyen en una amplia gama de hábitats que van desde bosques tropicales de dosel cerrado y bosques mesófilos de montaña, hasta pastizales abiertos y matorrales semiáridos. Muchas especies están restringidas a ciertos sustratos, tales como suelos superficiales y pobres en nutrientes, afloramientos de roca caliza o serpentina, en dunas, barrancas y acantilados (CITES 2003). En México se les puede encontrar desde el nivel de mar hasta aproximadamente los 2000 m de altitud ((INESEMARNAP 2000).

El 62% de las especies de cícadas se distribuye en Australia, México, China, Vietnam y Sudáfrica. En México habita aproximadamente el 16% de las especies de cícadas del mundo (55 especies de tres géneros: *Ceratozamia*, *Dioon* y *Zamia*) de las cuales cerca del 91% son endémicas del país (Vovides *et al.* En prensa). Por esta razón, nuestro país ocupa el segundo lugar mundial, después de Australia (23%), en diversidad de cícadas (Vovides, 2000).

Cabe destacar que en México una de las regiones biogeográficas con mayor número de especies de cícadas es la Sierra Madre Oriental. El estado de Hidalgo se ubica en la parte sur de esta región y si bien tiene una extensión relativamente pequeña comparada con la de otros Estados de la República ocupa el cuarto lugar en riqueza de especies de cícadas, precedido sólo por los estados de Veracruz, Oaxaca y Chiapas. Este Estado es el hábitat de tres géneros y ocho especies de este grupo: *Ceratozamia fuscoviridis* Moore, *Ceratozamia latifolia* Miq., *Ceratozamia*

mexicana Brongn., *Ceratozamia sabatoi*, *Dioon edule* Lindl., *Zamia fischeri* Miq., *Zamia loddigesii* Miq. y *Zamia vazquezii* D.W. Stev., Sabato, A. Moretti & De Luca (Vite *et al.* 2013).

1.1.3 La biología de las cícadas

Las cícadas se caracterizan por presentar un tallo grueso, suave, raramente ramificado compuesto por escasa madera desarrollada (manoxilemática) y grandes hojas pinnadas que emergen de la parte apical del tallo, formando una corona (Vovides e Iglesias, 1994). Este tallo tiene una corteza rica en almidón, lo que lo hace vulnerable al ataque de hongos. Debido a esto, no es raro encontrar que la mayoría de las cícadas crecen en suelos con buen drenaje, lo que evita la acumulación excesiva de agua y la proliferación de hongos patógenos (CITES 2003). Todas las cícadas son dioicas, sus gametofitos femeninos (óvulos) y masculinos (granos de polen) se producen sobre hojas fértiles reducidas parecidas a escamas, llamadas esporófilas, que, con excepción de las plantas femeninas del género *Cycas*, se presentan de manera agregada formando estróbilos o conos (Norstog y Nicholls 1997). Los conos, que en ciertas especies presentan colores brillantes, se producen en la región apical o subapical del tronco (Vovides e Iglesias, 1994) y son con frecuencia de gran tamaño, comparados con los de otras gimnospermas (Norstog 2003). Los granos de polen, que en muchas especies se producen en grandes cantidades, son liberados al aire o bien son recogidos y transportados a la planta femenina por insectos (Norstog 1987).

El periodo de liberación del polen de los conos masculinos (microstróbilos) puede durar de unos días hasta unas semanas, dependiendo la especie, pero por lo general ocurre en un periodo de entre 10 a 12 días (Pérez-Farrera y Vovides 1997). El periodo de receptividad de los conos femeninos (megastróbilos) al polen puede variar de una a dos semanas, según la especie (Pérez-

Farrera y Vovides 1997). La maduración de los megatróbilos, una vez que han sido polinizados, puede tardar de diez meses a un año, como ocurre en algunas especies de *Zamia* y *Ceratozamia*, y hasta dos años o más en especies de *Dioon* (Pérez-Farrera y Vovides 1997).

Las semillas de las cícadas son grandes, frecuentemente con una longitud de varios centímetros y con un depósito considerable de almidón. El cuerpo de almidón, algunas veces llamado incorrectamente endospermo, constituye la totalidad del megagametófito maduro, que normalmente contiene un único embrión dicotiledóneo, usualmente funcional. El megagametófito maduro está rodeado por tres tegumentos: uno interno membranoso, uno medio de consistencia dura (esclerotesta) y uno externo carnoso (sarcotesta) (Norstog y Nicholls 1997). La esclerotesta puede ser de esférica a ovoide, lisa, y en algunas especies presentar una corónula bien desarrollada (e.g. *Ceratozamia norstogii* D.W.Setev.). La sarcotesta es en muchos casos de color rojo, naranja o amarillo intenso, pero esto varía dependiendo de la especie. La coloración brillante de la sarcoteste de las semillas es importante para su dispersión, la cual muy frecuentemente es llevada a cabo por animales como mamíferos y aves que se alimentan del tegumento carnoso externo, arrojando el resto de la semilla (el embrión y su suministro de alimento aún rodeados y protegidos por la esclerotesta) a cierta distancia de la planta madre (Norstog 2003).

Las semillas de cícadas, especialmente las de *Ceratozamia* presentan latencia pre germinativa, lo cual hace que su germinación sea pausada (Dehgan, 1983 en Pérez-Farrera y Vovides 1997). La sarcotesta de las semillas de cícadas presenta sustancias inhibidoras para la germinación, debido a esto las semillas sólo germinan cuando esta última cubierta carnosa es removida o eliminada naturalmente por herbivoría, desecación o descomposición (Norstog y Nicholls 1997). Otro tipo

de latencia presente en las semillas de muchas cícadas se produce cuando la semilla es liberada del cono, pero el embrión aún no está completamente desarrollado (latencia innata o pre germinativa, debido a un embrión no desarrollado o inmaduro) lo cual evita que germinen inmediatamente (Pérez-Farrera y Vovides 1997). El tiempo que les toma a estas semillas madurar (periodo de postmaduración) varía dependiendo la especie. Las semillas de *Dioon merolae* De Luca, Sabato & Vázq. Torres, especie que no presenta latencia innata, germinan relativamente rápido, ca. 30 días después de haber sido liberadas del cono, mientras que las semillas de *Ceratozamia nostogii*, que sí la presentan, necesitan unos tres meses para germinar. Un aspecto importante de las semillas de las cícadas es que son recalcitrantes, es decir, pierden su viabilidad rápidamente al secarse, lo cual algunas veces puede dificultar su propagación (Pérez-Farrera y Vovides 1997).

El desarrollo de las plántulas después de la germinación de las semillas (emergencia de la radícula) suele ser un proceso relativamente lento en las cícadas. Por ejemplo, en condiciones de invernadero, una semilla de *Ceratozamia norstogii* germina al mes de haberse sembrado, y a los tres meses emerge su primera hoja con cuatro o seis foliolos, mientras que a un individuo de *Dioon merolae* le toma alrededor de seis meses producir su primera hoja coriácea completa (Pérez-Farrera y Vovides 1997).

Un aspecto que afecta directamente la longevidad y las tasas de crecimiento de las cícadas es su forma de vida (*sensu* Raunkiaer). Dentro de las especies de cícadas fácilmente se pueden diferenciar dos formas de vida: 1) plantas de tamaño pequeño o mediano con tronco subterráneo, muy comunes en los géneros *Zamia*, *Boweria* y *Stangeria* (forma de vida criptofita o hemicriptofita), y 2) plantas con tronco aéreo (fanerofita o camefita), las cuales se pueden

subdividir en: plantas grandes con porte arbóreo, características de los géneros *Cycas*, *Dioon*, algunas *Macrozamia*, *Microcycas* y *Lepidozamia*, y plantas de tamaño mediano a pequeño, como muchas especies de *Ceratozamia* y algunas especies de *Dioon*, *Encephalartos* y *Macrozamia*, las cuales raramente exceden el metro de altura en la madurez (Norstog y Nicholls 1997). La presencia de ramificaciones ocurre en ambas formas de crecimiento y casi siempre son resultado de un aumento en la edad de los individuos, aunque también puede ser consecuencia de algún daño mecánico en el meristemo. Las especies de cícadas capaces de desarrollar tallos múltiples a partir de brotes nuevos que emergen de la base del tronco principal, tienen esperanzas de vida particularmente largas, debido al recambio constante de tallos senescentes por jóvenes. Las cícadas que se caracterizan por tener un único tronco pequeño viven relativamente menos que las especies con un tronco más grande o una tendencia a producir tallos laterales (Donaldson 1995). Las estimaciones de longevidad en cícadas silvestres pueden variar ampliamente e ir desde 125 años para especies pequeñas del sotobosque como *Encephalartos villosus* Lem. (Donaldson 1995), hasta >1000 años para especies arborescentes como *Dioon edule* Lindl. (Vovides 1990).

El sistema de raíces de las cícadas está formado por una raíz principal larga y gruesa, la cual contiene elementos contráctiles que dirigen al tronco a una mayor profundidad en el suelo (Norstog y Nicholls 1997). Esto es evidente principalmente en las especies subterráneas, en donde el tronco también presenta elementos contráctiles que le permiten mantenerse bajo la superficie del suelo (Stevenson 1980). Las cícadas con troncos arborescentes reemplazan generalmente la raíz principal por un sistema secundario de raíces adventicias. Todas las cícadas establecen asociaciones, en el interior de sus raíces apogeotrópicas especializadas formando masas llamadas coraloides en la superficie del suelo en contacto con el aire, con cianobacterias (i.e. verde-azules del género *Anabaena* o *Nostoc*) las cuales contribuyen a la fijación de

nitrógeno atmosférico (Norstog 2003). Esta asociación mutualista posibilita su establecimiento y supervivencia en ambientes pobres en nutrientes, tal como ocurre con la cícada epífita *Zamia pseudoparasitica* Yates in Seem. que crece sobre las ramas de los árboles en los bosques tropicales y de niebla de Panamá (Norstog y Nicholls 1997).

Las cícadas pueden contener numerosos metabolitos secundarios potencialmente dañinos para los animales que las consumen, como metilazoxiglucósidos (cicasina, macrozamina y neocasina A) y aminoácidos no proteicos de efecto neurotóxico como el β -metilamino-L-alanina (BMAA) y el ácido 2,4-diaminobutírico (DABA) (Schneider *et al.* 2002). La cicasina en el intestino de los humanos y de otros mamíferos, se rompe para formar metilazoximetanol (MAM), un compuesto altamente tóxico capaz de generar mutaciones y tumores (Schneider *et al.* 2002). Al parecer, la distribución y concentración de estas toxinas puede variar considerablemente en diferentes partes de la planta (hojas, tronco, conos, semillas, etc.) y a través del tiempo (Norstog 2003).

1.1.4 Las cícadas: un grupo amenazado

Las cícadas son consideradas el grupo de plantas más amenazado a nivel mundial (IUCN 2010), con el 59% de sus especies (194 spp.) enlistadas en alguna de las categorías de amenaza (en Peligro Crítico, en Peligro, o Vulnerable) de la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés), mientras que el 1% ya se encuentra dentro de la categoría de Extinto en la Naturaleza (*Encephalartos woodii* Sander, *E. relictus* P.J.H.Hunter, *E. nubimontanus* P.J.H.Hunter y *E. brevifoliolatus* Vorster) (IUCN 2012). En el ámbito nacional la situación parece aún peor, ya que cerca del 72% de las cícadas (38 spp.) que se distribuyen en nuestro país están consideradas como en peligro de extinción según la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT 2010), lo que pone de manifiesto el nivel de riesgo

que están enfrentando (Fig. 1). Las causas de su declive son muchas y muy variadas, pero más allá de un proceso de extinción natural, las actividades humanas han fungido como el factor determinante en su disminución (Donaldson *et al.* 2003). La destrucción y alteración de los hábitats naturales, causados por la expansión demográfica humana, los incendios no controlados (Pérez-Farrera *et al.* 2006), la deforestación y la expansión de las fronteras agropecuaria y urbana (Vovides 2000), así como la extracción masiva de plantas del medio silvestre para jardines y colecciones, se citan con frecuencia como las causas principales de la decadencia y desaparición de poblaciones silvestres de cícadas (Donaldson 2003). Otros factores, tales como la influencia de plantas y animales exóticos, y su uso en prácticas tradicionales (e.g. uso mágico, medicinal y alimenticio), también se consideran como posibles amenazas (Donaldson 2003). Debido al riesgo inminente que las cícadas mexicanas tienen de desaparecer, resulta imperativo poseer información cuantitativa de sus poblaciones.

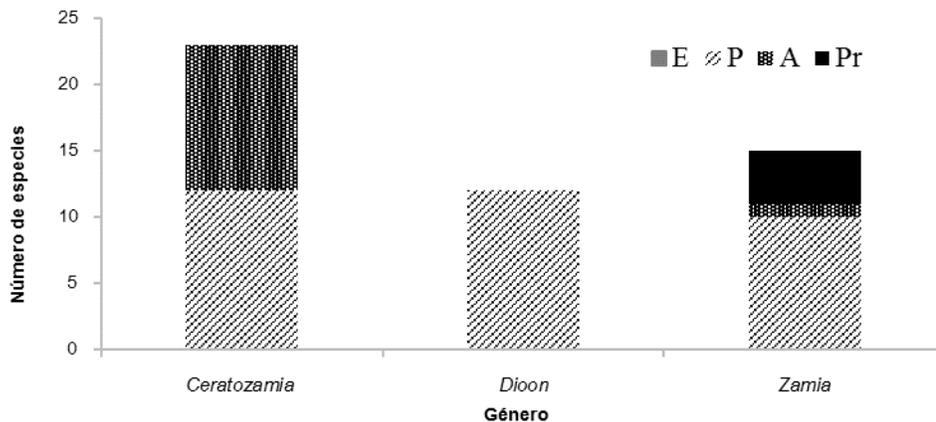


Figura 1. Número de especies de cícadas mexicanas enlistadas en alguna categoría de riesgo en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010: probablemente extinta en el medio silvestre (E), en peligro de extinción (P), Amenazadas (A) y sujetas a protección especial (Pr). Las categorías de riesgo fueron asignadas según el Método de Evaluación del Riesgo de Extinción de Plantas (MER-Plantas). $n = 50$ especies, *Ceratozamia* (23), *Zamia* (15) y *Dioon* (12) (SEMARNAT 2010).

1.2 DEMOGRAFÍA DE CICADAS

La demografía es una herramienta numérica que permite entender cómo es que el tamaño de las poblaciones varía a través del tiempo. Para ello, la demografía se vale de modelar, estimar y analizar estadísticamente los parámetros demográficos (i.e. la natalidad y la mortalidad, en poblaciones cerradas) que son los principales factores a nivel demográficos que afectan el tamaño de una población. Lo anterior, permite conocer la tasa de crecimiento de una población (λ) en un intervalo de tiempo determinado y tener de este modo, un estimado de la dinámica poblacional (Silvertown y Lovett-Doust 1993).

Los modelos matriciales de proyección población de tipo Lefkovitch se utilizan en poblaciones que han sido estructuradas en categorías de tamaño o estadios de desarrollo, sus entradas resumen las tasas vitales de las diferentes categorías de una población (supervivencia, crecimiento y fecundidad). Estos modelos permiten proyectar el valor que alcanzaría λ si los parámetros demográficos de una población se mantuvieran constantes (Caswell 2001). Mientras que los análisis de sensibilidad y elasticidad permiten evaluar el efecto que tendrían sobre λ cambios absolutos o relativos en las entradas de una matriz. Estos análisis hacen posible evaluar el efecto de cambios ambientales o de medidas de manejo sobre la dinámica de la población, por lo que resultan muy útiles en el ámbito de la conservación (de Kroon *et al.*, Caswell, 2001).

El estudio demográfico de poblaciones de cicadas presenta para los ecólogos ciertas dificultades debido a lo reducido de sus poblaciones, a sus tasas de crecimiento extremadamente lentas, al hecho de que comúnmente no se reproducen cada año y al poco reclutamiento que presentan frecuentemente sus poblaciones. Por eso no es raro encontrar que son pocos los estudios que abordan la dinámica poblacional de cicadas y que en su mayoría, dichos estudios se han

enfocado únicamente en la demografía de las plantas adultas (Negrón-Ortiz *et al.* 1996, Flores-Vázquez 2008).

Entre los primeros trabajos que abordaron la estructura poblacional, la estimación de los principales parámetros demográficos y la identificación de los estadios críticos del ciclo de vida de especies de cícadas con base en modelos matriciales de proyección poblacional, destacan los realizados por Negrón *et al.* (1996) y Raimondo y Donaldson (2003). El estudio de Raimondo y Donaldson (2003) se llevó a cabo en Sudáfrica por un periodo de ocho años y consideró dos especies de cícadas del género africano *Encephalartos* (*E. cycadifolius* (Jacq.) Lehm. y *E. villosus* Lem.). Se calculó una tasa finita de crecimiento poblacional (λ) de 1.047 para *E. villosus* y de 1.0005 para *E. cycadifolius*, ambas muy cercanas a la unidad, lo que indica estabilidad numérica de las poblaciones. También se determinó que la λ de ambas poblaciones era más sensible a cambios relativos en la mortalidad de las plantas adultas. El estudio de Negrón *et al.* (1996) se realizó en Puerto Rico, con la especie *Zamia amblyphyllidia* D.W.Stev. a lo largo de un periodo de tres años. Los valores de λ estimados para esta población también resultaron cercanas al equilibrio numérico en ambos años (para 1982-83, $\lambda=0.9898$; para 1983-84, $\lambda=0.9575$).

Entre los estudios poblacionales que evalúan la estructura poblacional y la dinámica poblacional de cícadas mexicanas se encuentran los realizados por Pérez-Farrera y Vovides (2004), Aguirre-Fey (2004), Pérez-Farrera *et al.* (2006), Flores-Vázquez (2008), Cabrera-Toledo (2009) y Salomé-Castañeda (2009). El estudio de Pérez-Farrera *et al.* (2006) se llevó a cabo en la Reserva de la Biosfera La Sepultura, Chiapas, en dos poblaciones de *Ceratozamia mirandae* Vovides, Pérez-Farrera & Iglesias, durante un periodo de tres años. Para una de las poblaciones se registró un valor de λ de 0.86 ± 0.09 , lo que indica una disminución poblacional significativa, mientras

que para la otra población la λ fue de 1.039 ± 0.046 . El estudio de Flores-Vázquez (2008) se realizó en cuatro poblaciones de *Dioon merolae* distribuidas en el estado de Oaxaca. Se encontró que dichas poblaciones presentan una estructura poblacional de tipo III (*sensu* Peters 1994), caracterizada por la escasez de etapas tempranas de desarrollo. Aguirre-Fey (2004) estudió una población de *Zamia loddigesii* Miq. en el estado de Veracruz, la λ estimada para dicha población fue de 0.78 ± 0.08 , lo que muestra que la población está decreciendo considerablemente. El estudio de Cabrera-Toledo (2009) se llevó a cabo en el estado de Puebla, en una población de *Dioon caputoi* De Luca, Sabato & Vázq. Torres a lo largo de tres años. En dicho estudio se obtuvieron valores de λ de 1.01 (IC = 0.952-1.068), 1.001 (IC = 0.960-1.042) y 1.01 (IC = 0.968-1.052) para 2003, 2004 y 2005 respectivamente, lo cual representa una población numéricamente estable. Salomé-Castañeda (2009) realizó un estudio en dos poblaciones de *Dioon spinulosum* Dyer ex Eichl. localizadas en el estado de Oaxaca; una de las poblaciones mostró un valor de λ de 1.0318 ± 0.000081 , lo que sugiere cierta estabilidad e incluso un ligero incremento; la otra población también mostró una ligera tendencia al crecimiento con una λ de 1.0247 ± 0.000019 . Ambas poblaciones presentaron una estructura poblacional de tipo I (*sensu* Peters 1994), con una alta frecuencia de individuos de fases tempranas, y una curva de supervivencia de J invertida, la cual denota una alta mortalidad entre las plántulas. El estudio de Pérez-Farrera y Vovides (2004) se efectuó en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, en el estado de Chiapas, en dos poblaciones de *Ceratozamia matudae* Lundell, ambas poblaciones presentaron una estructura poblacional tipo I y un patrón de supervivencia de J invertida, con una alta mortalidad de plántulas y juveniles.

Las especies de cícadas difieren entre sí en varios aspectos de su demografía y de sus rasgos de historia de vida (e.g. forma de crecimiento, el comportamiento reproductivo, tamaño y número

de conos, tamaño de las semillas, longevidad, polinización, dispersión de semillas, y tolerancia a la sequía, a la sombra y al fuego), lo cual influye en su abundancia, la especificidad que tienen por su hábitat y la amplitud de su distribución, así como en su respuesta a diferentes tipos e intensidades de disturbio (Norstog y Nicholls 1997).

1.3 RAREZA Y CONSERVACIÓN DE CÍCADAS

El concepto de rareza, al igual que muchos otros términos utilizados en biología, ha estado plagado de ambigüedades en su definición (Gaston 1994). Sin embargo, puede ser que esa falta de certeza se deba en parte a que aún no ha sido posible encontrar patrones biológicos y/o ecológicos que caractericen a las especies raras, siendo éstas un conjunto bastante heterogéneo (Bevill y Louda, 1999; Esparza-Olguín *et al* 2004). Esparza-Olguín *et al.* (2004) señala que existen ciertas características demográficas que se presentan con frecuencia entre especies vegetales caracterizadas como raras, como son las tasas de crecimiento poblacional cercanas a la unidad, las limitaciones importantes en la reproducción sexual, los bajos porcentajes de germinación, las tasas bajas de reclutamiento de nuevos individuos o una reproducción intermitente en la que se dan periodos largos de baja reproducción sexual, seguidos por periodos cortos en los que la reproducción sexual es relativamente más exitosa. No obstante, dado que estos comportamientos demográficos no son exclusivos de las especies raras sino que también se presentan en especies relativamente comunes, no pueden considerarse como patrones demográficos generales asociados a la rareza.

En 1981 Reveal definió el término rareza como “...el estado actual de un organismo, que por cualquier combinación de factores físicos o biológicos, se encuentra restringido, ya sea en

número o en área, a un nivel que es demostrablemente menor que el de la mayoría de los organismos de entidades taxonómicas comparables” (Gaston 1994). Así, de manera usual se considera que una especie es rara si presenta una distribución restringida y si el tamaño de sus poblaciones es reducido, lo cual es frecuente en muchas especies de cícadas (Donaldson *et al.* 2003) y en general en las especies amenazadas y en peligro de extinción (Ellstrand y Elam 1993).

Dentro del estudio de la rareza uno de los problemas clave es poder establecer el grado de rareza de las especies y a partir de ahí identificar a las especies más raras y quizá más vulnerables. Entre los criterios propuestos que abordan este tema, los más conocidos y empleado son los de Rabinowitz (Rabinowitz *et al.*, 1986 en Gaston 1994), quien reconoce tres criterios (área de distribución geográfica, especificidad del hábitat y abundancia local) y a partir de ellos distingue siete tipos de rareza. Estos tipos de rareza se construyen a partir de las diferentes combinaciones que se dan entre los dos estados contrastantes asignados a cada uno de estos criterios (área de distribución amplia o restringida, especificidad de hábitat extenso o limitado, y abundancia alta o baja) (Cuadro 1). A pesar de su aparente simplicidad y fácil aplicación, este método presenta ciertas dificultades para su interpretación. En primer lugar, la rareza varía según la escala espacial que se esté empleando (parcela, local, regional, global, etc.); así, puede resultar complicado, por ejemplo, asignar un cierto grado de rareza realista a especies que tienen un tamaño poblacional pequeño a nivel local pero que son abundantes a nivel regional o global o viceversa. Quizá este primer inconveniente va muy de la mano con el segundo, que es determinar cuáles son los puntos de corte o límites entre una abundancia local alta o baja y un área de distribución amplia o restringida. Para afrontar estas dificultades frecuentemente el nivel de rareza de una especie se asigna tomando como punto de comparación la abundancia, el área

de distribución y la especificidad de su hábitat de especies filogenéticamente cercanas (Reveal 1981 en Gaston 2004).

Es común que la rareza se encuentre asociada con el endemismo. Si bien estos términos no son sinónimos, y de hecho el uso tradicional del término endemismo en biogeografía no implica rareza, ni se asocia con áreas de distribución pequeñas o abundancias bajas por casos como los endemismos continentales o regionales (Kruckeberg, 1985), muchas especies referidas como “endémicas” sí lo son de un área relativamente restringida y frecuentemente presentan una alta especificidad de hábitat (Gaston 2004), lo que les da simultáneamente el carácter de raras.

Cuadro 1. Niveles de rareza para especies vegetales según Rabinowitz (1981).

ÁREA DE DISTRIBUCIÓN		Amplia		Restringida	
		Baja	Alta	Baja	Alta
ESPECIFICIDAD DE HÁBITAT					
DENSIDAD POBLACIONAL LOCAL	Abundante	ESPECIES COMUNES	Especies limitadas por su ocupación de hábitats muy específicos	Especies limitadas por su distribución geográfica	Especies limitadas por su distribución geográfica y sus requerimientos de hábitat específicos
	Escasa	Especies subdominantes debido a su abundancia local	Especies subdominantes debido a su especificidad de hábitat y a su abundancia local	Especies subdominantes por su distribución geográfica y su abundancia local	ESPECIES MUY RARAS

Una de las principales desventajas asociadas a las especies con poblaciones pequeñas es que se encuentran en mayor peligro de extinguirse localmente que aquellas especies de poblaciones grandes (Kruckeberg, 1985). Un aspecto que puede contribuir a esta situación es que los eventos

estocásticos (ambientales, demográficos y genéticos) tienden a afectar más dramáticamente a este tipo de poblaciones (Menges 2000).

Entre las consecuencias genéticas más conocidas e importantes que conlleva tener un tamaño poblacional pequeño están la deriva génica, la endogamia y la depresión por endogamia (Frankham 2005). La deriva génica se refiere a un cambio aleatorio de las frecuencias alélicas de una generación a la siguiente, que conduce a una reducción de la variabilidad genética dentro de las poblaciones (fijación o pérdida de alelos). La endogamia resulta del apareamiento de individuos emparentados y provoca un aumento en la homocigocidad dentro de las poblaciones, lo que puede desencadenar en una depresión por endogamia (Ellstrand y Elam 1993).

Tanto la depresión por endogamia como la pérdida de diversidad genética contribuyen a aumentar el riesgo de extinción de las poblaciones por lo cual estos procesos tienen relevancia en el ámbito de la conservación. La pérdida de diversidad genética aumenta el riesgo de extinción al disminuir el potencial evolutivo de las poblaciones, es decir, su capacidad para enfrentar los cambios ambientales que ocurren en sus hábitats (Ellstrand y Elam 1993, Frankham 2005). Por su parte, la depresión por endogamia se refleja en efectos negativos sobre la reproducción y la supervivencia de los individuos en especies naturalmente exógamas. El efecto de la endogamia y la posibilidad de que se exprese en la forma de depresión por endogamia es inmediato, mientras que la pérdida de la diversidad genética tiene un impacto más a largo plazo, asociado con la posible respuesta a cambios ambientales (Frankham 2005).

De manera general se considera que las especies endémicas, raras o con una distribución espacial restringida y/o un tamaño poblacional pequeño poseen menor diversidad genética que las especies congéneres ampliamente distribuidas o con poblaciones más grandes (Hamrick y Godt,

1996). No obstante, esto no necesariamente implica que los niveles de variabilidad genética en especies raras sean bajos y de hecho se sabe que existe una gama amplia de valores de variabilidad genética en este tipo de especies (Esparza-Olguín *et al.* 2004).

Otro aspecto importante de la conservación de las cícadas son las diferentes interacciones bióticas que establecen, muchas de las cuales presentan alta especificidad. Aquí se cuentan desde las interacciones simbióticas con cianobacterias fijadoras de nitrógeno atmosférico y micorrizas arbusculares, hasta un conjunto rico y complejo de interacciones no-simbióticas con otros grupos, por ejemplo, aves y mamíferos como agentes de dispersión y varios insectos polinizadores y herbívoros (Raimondo y Donaldson 2003). Una de las interacciones mutualistas más notables en varias especies de cícadas es la que han establecido con sus insectos polinizadores-herbívoros. Un buen ejemplo de dicha interacción se observa entre la cícada *Zamia furfuracea* L.f. y el escarabajo *Rophalotria mollis* Sharp (Curculionidae). Todas las fases del ciclo de vida de *R. mollis* se desarrollan en los estróbilos masculinos de *Z. furfuracea*, el parénquima rico en almidón de las microsporofilas es consumido por las larvas y los escarabajos adultos, siendo estos capaces de acumular y utilizar como protección toxinas propias de las cícadas como la cicasina y el BMAA (Norstog y Fawcett 1989, Schneider *et al.* 2002). Como retribución a los servicios que *Z. furfuracea* le brinda, *R. mollis* transporta los granos de polen de *Z. furfuracea* desde los microstróbilos de los individuos masculinos hasta los macrostróbilos de los femeninos, lo que posibilita la reproducción de esta cícada (Norstog, *et al.* 1986). La desaparición de alguno de los participantes de esta estrecha relación obligada resultaría fatal para ambas especies al menos en condiciones naturales. Este es el caso de la cícada cubana *Microcycas calocoma* (Miq.) A.DC. en donde las poblaciones de su insecto polinizador al parecer han desaparecido casi por completo dando lugar a una producción de semillas

prácticamente nula en varias de sus poblaciones y a una regeneración natural muy baja de la especie (Vovides *et al.* 1997).

Entre los esfuerzos internacionales para lograr la conservación de las diferentes especies cícadas, todas las especies se encuentran enlistadas ya sea en el apéndice I o en el apéndice II de la Convención Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestre (CITES). La familia Cycadaceae (*Cycas*), el género *Bowenia* y la mayor parte de los miembros de la familia Zamiaceae (*Dioon*, *Lepidozamia*, *Macrozamia* y *Zamia*) están incluidas en el apéndice II, mientras que en el apéndice I se encuentran incluidos los géneros *Stangeria*, *Ceratozamia*, *Chigua* (ahora ubicada en el género *Zamia* como la especie *Zamia restrepoi*), *Encephalartos*, *Microcycas* y la especie *Cycas beddomei* Dyer (CITES 2012). El apéndice I incluye todas las especies en peligro de extinción para las cuales el comercio internacional de ejemplares de origen silvestre está prohibido, o se permite sólo bajo circunstancias excepcionales y con fines no comerciales (e.g. investigación científica, propagación artificial y conservación). El apéndice II incluye especies que si bien no están en peligro de extinción, podrían llegar a estarlo a no ser que su comercio internacional sea regulado bajo reglas estrictas que garanticen que no tenga un efecto negativo sobre la permanencia de sus poblaciones silvestres (CITES 2012). El comercio de plantas y semillas de especies de cícadas enlistadas en el apéndice I y II que hayan sido propagadas de forma artificial está permitido, no obstante, cada una de las partes que conforman la CITES puede implementar medidas de control adicionales en este ámbito (Donaldson *et al.* 2003). A nivel nacional, la mayor parte de las especies de cícadas que se distribuyen en nuestro país (50 spp.) se encuentran enlistadas en alguna categoría de riesgo de la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT 2010).

En México existe un Programa Nacional de Cícadas, que tiene por objetivo la conservación, recuperación, manejo y aprovechamiento sustentable de las especies de cícadas mexicanas. Este programa se basa en cinco acciones generales: 1) elaborar medidas de protección para cada especie; 2) disminuir la extracción de plantas y semillas de especies de cícadas en peligro de extinción a partir de la creación y fortalecimiento de las Unidades de Manejo de Vida Silvestre (UMAS); 3) capacitar a las autoridades encargadas de la vigilancia y protección de la vida silvestre en la identificación de las especies de cícadas; 4) difundir la importancia de las cícadas entre el público general; y 5) incrementar el conocimiento científico de este grupo (INESEMARNAP 2000). Además, recientemente se publicó la Estrategia estatal de conservación de las cícadas para el estado de Hidalgo (Vite *et al.* 2013). Este trabajo brinda una descripción a nivel local (municipio) de la distribución de la riqueza y diversidad de especies de cícadas en este Estado. A partir de esta distribución y de otros criterios como la resistencia al disturbio antropogénico, la amplitud de la distribución y la utilización en prácticas tradicionales de cada especie, se plantean nueve zonas prioritarias para la conservación de este grupo de plantas en combinación con un esquema mixto de conservación que involucra Áreas Naturales Protegidas (AMP), Reservas Campesinas y UMAS.

Los trabajos que plantean estrategias integrales de conservación hacen hincapié en la importancia de reconocer a las poblaciones naturales como un recurso local con un valor económico, de tal forma que al ser las propias comunidades rurales las beneficiadas por dicho recurso, sean éstas las que promuevan no sólo la conservación y protección de las poblaciones, sino también del hábitat en el que se distribuyen (Vovides e Iglesias 1994). México ha sido un pionero en la aplicación de este tipo de estrategias de uso sustentable para el manejo de algunas poblaciones mexicanas de cícadas por parte de comunidades campesinas a través UMAS (Vovides 2000).

Como antecedente del sistema de UMAS, en 1990 se estableció una reserva ejidal y un vivero en la localidad rural de Monte Oscuro en Veracruz para la propagación de *Dioon edule* (Vovides e Iglesias 1994, Vovides *et al.* 2010). Poco tiempo después, en 1991 se establecieron otros viveros en la costa sur de Veracruz para la producción de *Zamia furfuracea* y cerca de Xalapa en el bosque mesófilo de montaña para la de *Ceratozamia mexicana*. Durante la década de 1990 en Chiapas se establecieron viveros para la propagación de *Dioon merolae*, en el Ejido Andrés Quintana Roo, así como de *Ceratozamia mirandae* y *Dioon merolae* en la Reserva de la Biósfera La Sepultura, y de *C. matudae* y *Zamia soconuscensis* Schtzman en la Reserva de la Biósfera El Triunfo. También se creó un vivero para la producción de *Dioon caputoi* y otro para la de *Dioon spinulosum* Dyer ex Eichl., el primero en la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán en Puebla y el segundo en San Miguel Soyaltepec, Oaxaca. A inicios de la década del 2000 en la Reserva de la Biósfera Sierra Gorda en Querétaro se estableció un vivero más para el cultivo de *Dioon edule* (Vovides *et al.* 2010). El objetivo principal de la mayoría de estos proyectos ha sido desalentar la colecta ilegal y promover la conservación de los hábitats naturales de estas especies por parte de los campesinos locales. A su vez, los viveros también han permitido albergar plantas rescatadas de proyectos de ingeniería civil. El sistema consiste básicamente en el cultivo dentro de viveros rurales de semillas colectadas en campo. Una porción de las plantas producidas son vendidas, lo que genera ingresos adicionales para los campesinos, mientras que la porción restante es reintroducida al hábitat de la población silvestre, con el fin de compensar las semillas extraídas (Vovides e Iglesias 1994, Vovides *et al.* 2010). La participación del personal de Jardines Botánicos, en particular del Jardín Botánico Francisco Javier Clavijero de Xalapa, y de universidades como la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, ha sido imprescindible para

echar a andar muchos de estos proyectos y para brindar a los productores una supervisión, capacitación y asesoría científica y técnica continua.

Es importante considerar que antes de proponer o poner en marcha cualquier intento similar de manejo sustentable y de conservación en cíadas, resulta vital evaluar previamente y de manera realista los mercados potenciales (pues frecuentemente los fracasos de estos proyectos están en un plano económico). El desarrollo de vínculos con estos mercados y con las autoridades competentes en el ámbito ambiental también resulta crucial. De igual manera se debe disponer de un conocimiento y entendimiento claro de la biología de estas plantas, en especial de sus aspectos demográficos, genéticos y de propagación (Vovides *et al.* 2010).

1.4 OBJETIVO GENERAL

La presente tesis genera información demográfica de una población de *Ceratozamia sabatoi*. A partir de dicha información se pretende conocer los riesgos que enfrenta y evaluar su estado demográfico actual y, por ende, su viabilidad. Esto se hará a través de los siguientes

1.4.1 Objetivos particulares

1. Conocer la densidad, la proporción sexual y la estructura de una población de *Ceratozamia sabatoi* en el Parque Nacional “Los Mármoles”, con el objeto de caracterizar aspectos demográficos básicos de esta población.
2. Estimar la edad de los individuos de la población a través de dos métodos diferentes; el primero, con base en la tasa anual de producción foliar y el segundo, con el uso de la tasa anual de crecimiento en la longitud del tronco.
3. Estimar las tasas vitales fundamentales (supervivencia, crecimiento y fecundidad) de las diferentes categorías de tamaño/estado de la población.
4. Construir una matriz de Lefkovitch a partir de las tasas vitales estimadas y calcular sus propiedades asintóticas (tasa finita de crecimiento poblacional, λ ; estructura estable de tamaños; y valores reproductivos específicos por categoría), para evaluar la viabilidad del estado actual de la población.
5. Calcular las matrices de sensibilidad y elasticidad para identificar los estadios/procesos demográficos que más contribuyen al crecimiento de la población, y por ende, a su probabilidad de persistencia.

6. Simular modificaciones en los diferentes componentes de fecundidad y en las probabilidades estimadas a partir de un número reducido de datos, y evaluar su efecto sobre la tasa finita de crecimiento poblacional.

7. Proponer alternativas de conservación con base en los resultados anteriores|

2. MÉTODOS

2.1 SITIO DE ESTUDIO

2.1.1 Ubicación geográfica

Este trabajo se llevó a cabo en el Parque Nacional “Los Mármoles” (PNM), que se localiza en la porción noroeste del estado de Hidalgo, entre las coordenadas 20°45'39" y 20°58'22" de latitud norte y 99°08'57" y 99°18'39" de longitud oeste (Fig. 2). El parque tiene una superficie de 23,150 ha y ocupa parte de los municipios de Jacala de Ledesma (7,986.75 ha), Nicolás Flores (5,787.5 ha), Pacula (1,041.75 ha) y Zimapán de Zavala (8,334.0 ha) (CONANP 2007). La principal vía de acceso al parque es por la carretera federal número 85 (México-Nuevo Ladero) que une la ciudad de Pachuca, Hgo., con Ciudad Valles, San Luis Potosí (CONANP 2007, Ramírez-Cruz *et al.* 2009).

El PNM fue decretado como tal el 8 de septiembre de 1936, durante el gobierno del Presidente Lázaro Cárdenas (Randell 2008), quedando bajo la administración y dominio del entonces Departamento Forestal y de Caza y Pesca y de la Secretaria de Hacienda y Crédito Público. Actualmente el PNM es manejado por la CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas), que es parte de la Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT).

Desde el punto de vista fisiográfico, el PNM se encuentra en la intersección interna continental entre el Eje Neovolcánico Transversal y la Sierra Madre Oriental (Ramírez-Cruz *et al.* 2009). Forma parte de la región conocida como Sierra Gorda (Delgadillo-Moya *et al.* 2011). Dos referencias topográficas importantes de la zona son la Barranca de San Vicente, con una

profundidad de 600 m, y el Cerro Cangandó, con una altitud de 2,820 m (CONANP 2007). El parque presenta un amplio intervalo de variación altitudinal, desde 1,060 hasta 2,820 m sobre el nivel del mar (Randell 2008).

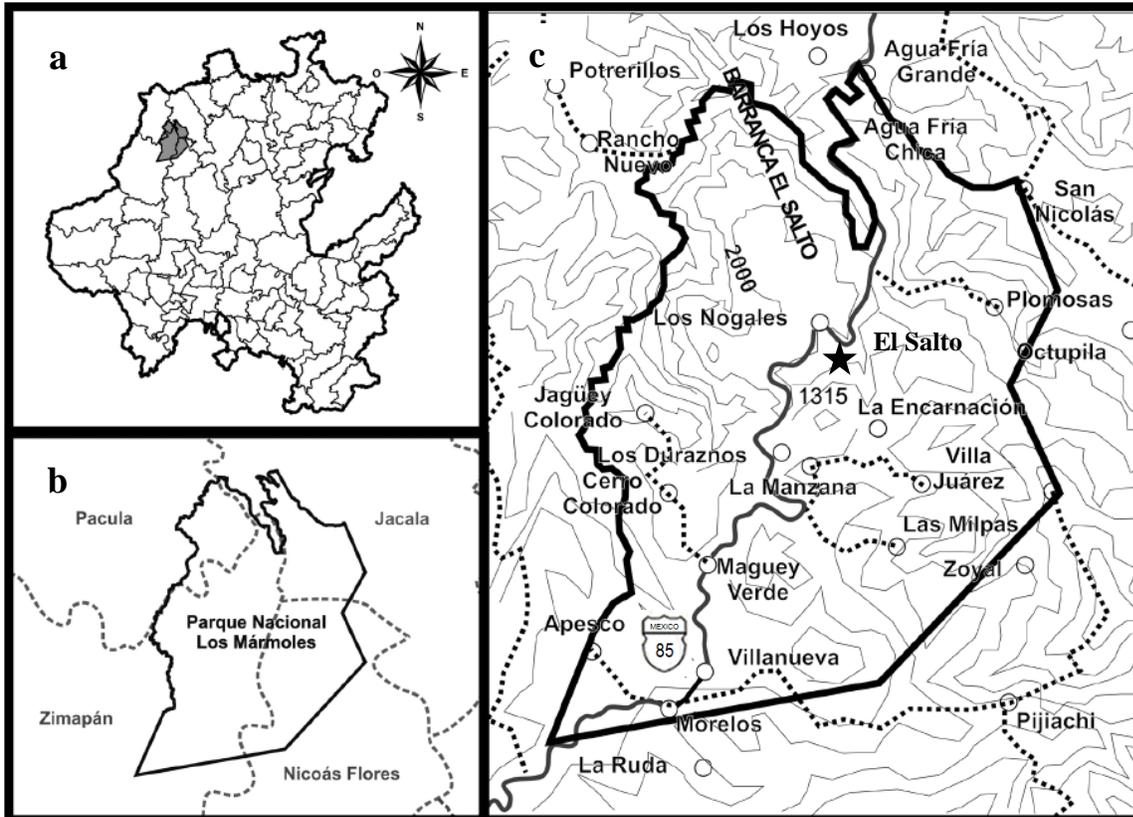


Figura 2. Localización del sitio de estudio. (a) Ubicación geográfica del Parque Nacional “Los Mármoles” (PNM) en el estado de Hidalgo; (b) límite del PNM dentro de los cuatro municipios que abarca y (c) localización del sitio de estudio “El Salto” dentro del PNM (★).

2.1.2 Clima

Según la clasificación de Köppen modificada por García (1988), en el PNM se presentan dos tipos de clima: el templado subhúmedo C(w₂) y el semicálido subhúmedo (A)C(w₀)w. Ambos climas presentan un régimen de lluvias en verano y sequía en invierno y primavera, siendo el

clima templado subhúmedo el que abarca una mayor extensión del parque (Randell 2008). Este clima predomina en los municipios de Nicolás Flores y Zimapán, mientras que el semicálido subhúmedo se presenta hacia el norte, en los municipios de Jacala y Pacula (CONANP 2007, Randell 2008, Delgadillo-Moya *et al.* 2011). La temperatura media anual en el PNM oscila de los 14 °C en la región seca, a los 11 °C en la sierra a los 19 °C en la porción norte. Igualmente, el régimen de lluvias presenta un gradiente que va de los 450 a los 820 y hasta casi 1,500 mm, respectivamente (Ramírez-Cruz *et al.* 2009, Sánchez-González *et al.* 2010). Este gradiente hidrotérmico se origina debido a que el PNM se localiza hacia el lado de sotavento de la Sierra Madre Oriental (Delgadillo-Moya *et al.* 2011). La precipitación se distribuye principalmente entre los meses de junio a agosto, con incremento en mayo y decremento en septiembre. La temporada de sequías va de octubre a abril, con leve precipitación en las zonas altas en invierno-primavera (CONANP 2007 en Ramírez-Cruz *et al.* 2009).

2.1.3 Vegetación

En el PNM existe una gama amplia de tipos de vegetación como resultado de las singulares y variadas características topográficas, edáficas, climáticas y altitudinales que en él convergen. La agricultura de temporal y en menor medida de riego ocupan una superficie de 5,787.5 ha, lo que representa el 25 % de la extensión total de este parque, siendo esta actividad productiva la que ocupa la mayor extensión. Los bosques de encino se distribuyen en una superficie de 4,884.65 ha (21.1 %), y son el tipo de vegetación natural con mayor superficie dentro del parque. Los otros tipos de vegetación son bosque de encino-pino con una superficie de 5,880.1 ha (25.4%), bosque de pino-encino con 3,310.45 ha (14.3%), bosque de pino con 1,597.35 ha (6.9 %), bosque de

juníferos o de táscate con 856.55 ha (3.7%) y pastizal con un área de 833.4 ha (3.6%) (CONANP 2007).

El bosque de encino se distribuye a modo de manchones hacia el oriente, occidente y norte del Parque en sitios que presentan climas templados y semicálidos, con una precipitación media anual de 600 a 1000 mm y una altitud entre 1,500 y 2,100 m s.n.m. Las especies más abundantes son *Quercus affinis* Scheidw, *Q. crassifolia* Humb. & Bonpl., *Q. laeta* Liebm. y *Q. mexicana* Bonpl., mientras que especies como *Q. aff. greggii* (A. DC.) Trel., *Q. obtusata* Humb. & Bonpl., *Q. polymorpha* Schltld. & Cham., *Q. aff. rugosa* Née, *Q. sebifera* Trel., *Q. castanea* Neé, *Q. sartorii* Liebm. y *Q. xalapensis* Humb. & Bonpl. tienen una distribución y abundancia menor que las anteriores. Especies como *Q. eduardii* Trel., *Q. furfuracea* Liebm., *Q. grisea* Liebm., *Q. aff. microphylla* Née, *Q. potosina* Trel. y *Q. tinkhamii* C.H. Müll. también se presentan en el PNM pero su distribución y abundancia es restringida (Álvarez-Zuñiga 2008, Álvarez-Zuñiga *et al.* 2010).

El bosque de pino se desarrolla en zonas de clima templado y subhúmedo, con una precipitación media anual entre 600 y 1,500 mm y a una altitud por arriba de los 2,500 a 3,000 m s.n.m. Las especies características de esta comunidad vegetal son *Pinus teocote* Schiede ex Schltld., *P. pseudostrobus* Lindl., *P. pinceana* Gordon & Glend., *P. montezumae* Lamb., *P. patula* Schltld. & Cham., *P. greggii* Engelm. ex Parl. y *P. cembroides* Zucc., las cuales cubren dos grandes porciones en el área central del Parque.

Los bosques de pino-encino y de encino-pino, tienen una distribución y composición florística parecida a los bosques de pino y encino, y se caracterizan por el ensamble de estos dos géneros, a partir de cuya abundancia relativa ya sea de uno u otro recibe su nombre. Estos bosques están

presentes a una altitud de entre 2,000 y 2,500 m s.n.m. El bosque de encino-pino se localiza principalmente en la parte occidental del Parque y constituye el hábitat de *Ceratozamia sabatoi*, mientras que el bosque de pino-encino se encuentra sólo en la región oriental y sur del Parque. Las especies que conforman el estrato arbóreo de estos bosques son *Quercus mexicana*, *Q. crassifolia*, *Q. laurina* Humb. & Bonpl., *Q. obtusa* (Willd.) Pursh, *Pinus teocote*, *P. montezumae*, *P. cembroides*, *P. greggii*, *P. pinceana*, y *P. pseudostrobus*.

El bosque de táscate o enebro se distribuye en dos manchones grandes, uno al occidente y otro al norte, en climas templados con precipitación media anual menor a 700 mm, y está restringido a altitudes entre los 1500 y 2,000 m s.n.m. Las especies dominantes son *Juniperus flaccida* Schldtl., *J. deppeana* Steud. (sabino o táscate), y *Cupressus* spp.

El pastizal inducido no está restringido a condiciones climáticas o edáficas particulares, sino que su distribución se encuentra asociado a las actividades antropogénicas como la ganadería y la agricultura y a las áreas colindantes con los núcleos de población. Las principales especies que conforman este tipo de vegetación son *Bouteloua aristidoides* (Kunth) Griseb., *Aristida glauca* (Nees) Walp. y *Muhlenbergia microsperma* (DC.) Kunth (CONANP 2007).

En conjunto, estos tipos de vegetación son el hábitat de cerca de 518 especies de briofitas y plantas vasculares (CONANP 2007).

2.1.4 Geología e Hidrografía

El PNM se encuentra en la Región Hidrológica Núm. 26, que a su vez se localiza dentro de la llamada Cuenca del bajo Río Pánuco (SARH 1994 en Zúñiga *et al.* 2009). Dentro del parque no existen cuerpos de agua o corrientes permanentes, la mayoría son arroyos intermitentes. De estos

últimos destacan el arroyo San Nicolás, que se ubica en la porción centro del Parque y que es un afluente del Río Amajac, y en la parte sur, los arroyos Zoyotal, Las Pilas y un par de ramales de los Álamos (CONANP 2007).

Los suelos presentes en el PNM corresponden a los tipos leptosol, regosol, phaeozem y luvisol. Los luvisoles son el tipo de suelo más común, con una superficie de 10,841 ha (45.69%) del área del parque y es el tipo de suelo en el que se encuentra la población estudiada de *C. sabatoi*. (Randell 2008). Existen afloramientos de rocas sedimentarias marinas constituidas por calizas y lutitas, rocas metamórficas como las pizarras y rocas ígneas tanto extrusivas como intrusivas (CONANP 2007).

2.1.5 *Ceratozamia sabatoi* en la Barranca “El Salto”

En el Parque Nacional “Los Mármoles”, la población de *Ceratozamia sabatoi* estudiada se localiza en “El Salto” (Barranca “El Salto”) (Fig. 3), a ca. 11.5 km al suroeste de Jacala de Ledesma, cabecera del municipio con el mismo nombre. En este punto particular, la altitud es de 2010 m s.n.m. en su parte más baja, y el tipo de vegetación es bosque de encino-pino (Fig.3). Las especies de árboles dominantes en esta localidad son *Quercus laeta*, *Q. aff. greggii*, *Q. mexicana*, *Q. affinis*, *Q. crassifolia* y *P. teocote*. El suelo es arcilloso, de color oscuro, rico en humus, cubierto por una capa considerable de hojarasca y con afloramientos de roca caliza. La población de *C. sabatoi* está en una ladera de aproximadamente 25° a 28° de inclinación, con una orientación que va de norte-noroeste.

Además de la población de “El Salto”, se tienen por lo menos tres registros más de la presencia de *C. sabatoi* en el PNM (Pulido, M. T. comunicación personal). Al inicio de este estudio se visitaron estos tres sitios, pero sólo en dos de ellos se encontraron individuos de *C. sabatoi*.



Figura 3. Diferentes vistas de la zona de estudio, en el Parque Nacional “Los Mármol”. (a) Bosque de encino-pino en la Barranca “El Salto” y (b) hábitat de *Ceratozamia sabatoi* en el sotobosque.

2.1.6 Estado de conservación del PNM y situación socio-económica de sus habitantes

Las principales amenazas que la Comisión Nacional de Áreas Protegidas (CONANP) reconoce para la conservación del PNM son la pérdida de la cobertura vegetal nativa debida a la expansión de la agricultura, la ganadería extensiva y la explotación minera (yacimientos de minerales metálicos y no metálicos, principalmente carbonato de calcio y mármol), a las cuales se suma el establecimiento de nuevos núcleos poblacionales, la tala ilegal de árboles, los incendios, la cacería y las plagas forestales. Estas actividades y la ausencia de un programa de manejo para el Parque (Delgadillo-Moya *et al.* 2011), el cual por ley se requiere antes de que toda ANP se declare como tal, han propiciado la erosión, principalmente hídrica, y la degradación del suelo, así como la desaparición de especies nativas de flora y fauna silvestre o la reducción de su área de distribución y/o su abundancia, como ha ocurrido con el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus* Zimmermann) (CONANP 2007). Durante la realización de este trabajo se pudo observar que el pastoreo bovino y caprino tiene un impacto fuerte sobre el sotobosque del PNM,

de tal manera que en algunas áreas prácticamente no hay sotobosque, lo cual supone que existe una pobre o nula regeneración de la masa forestal natural en ellas. La extracción de mármol es una actividad muy extendida en el área en la cual se distribuye la población de *C. sabatoi* estudiada en este trabajo. En general, la explotación de bancos de mármol se considera un problema grave dentro del parque, dado que se lleva a cabo de forma desorganizada, sin ningún tipo de regulación ni control (CONANP 2007).

En este parque habita una población humana estimada de 9,314 habitantes ubicados en 60 comunidades, lo que corresponde al 0.35% de la población total del estado de Hidalgo. El 20% de esta población (1,861 habitantes) se concentra en la parte central del Parque, en las comunidades de Durango, La Manzana, El Cobrecito, Los Duraznos y La Encarnación; un segundo núcleo poblacional se encuentra al norte, con 1,837 habitantes (19.7%) constituido por las poblaciones de San Nicolás, Plomosas, Barranca Arriba y El Refugio. En la parte sur del Parque las comunidades de Apesco, Morelos (Las Trancas) y Pueblo Nuevo, tienen una población de 1,029 habitantes (11%) y conforman el tercer centro poblacional más grande del Parque (CONANP 2007). La población económicamente activa (PEA) (15,709 habitantes) de los municipios en los que se encuentra emplazado el PNM presentan índices de ingreso muy bajos. El 47.5% de la PEA de estos municipios recibe como máximo dos salarios mínimos, mientras que el 14.8% recibe menos de un salario mínimo. Por otro lado, en el 31.33% de las viviendas (154,897) se utiliza leña, carbón o petróleo para cocinar (CONANP 2007).

El principal régimen de propiedad de la tierra en el PNM es el comunal, aunque también hay casos de régimen ejidal y de pequeña propiedad. Es importante mencionar que los habitantes del parque no reconocen el estatus de Área Natural Protegida del PNM por lo que el uso de los

terrenos se ha enfocado a actividades que impactan fuertemente los recursos naturales del mismo (pastoreo, agricultura, extracción de minerales y recursos forestales maderables) (CONANP 2007).

2.2 ESPECIE DE ESTUDIO

Ceratozamia sabatoi (Zamiaceae) se conoce comúnmente como “teocintle” en el estado de Hidalgo (Contreras-Medina *et al.* 2003). Es una planta de tamaño pequeño, dioica, perenne y con aspecto de palma (Fig. 4). Presenta un tronco globoso de hasta 25 cm de alto y 18 cm de diámetro, parcialmente subterráneo y algunas veces ramificado, el cual tiende a volverse cilíndrico con la edad y se encuentra cubierto con las bases persistentes de los pecíolos (Fig. 4a). Cada planta tiene de 2 a 6 hojas pinnadas arregladas de forma espiral, las cuales forman una corona abierta que puede llegar a medir hasta 80 cm de largo y 52 cm de ancho (Fig. 4b). El pecíolo y el raquis de las hojas son de ascendentes a horizontales y presentan aguijones cortos. Los folíolos pueden ser de 6 a 68 pares, con un media de 34.5 pares por hoja, lanceolados a angostamente obovados, de 9 a 29 cm de largo, de 0.7 a 2.4 cm de ancho, glabros, de margen entero, haz verde a verde claro y envés verde claro (Fig. 4c). Los microstróbilos (conos masculinos) son de cilíndricos a cónicos, solitarios, verdes en la juventud, volviéndose de café claro a café oscuro al madurar; las microesporófilas son cuneiformes, con el extremo bicornes y con numerosos microesporangios en la parte abaxial (Fig. 4d). Los megastróbilos (conos femeninos) son cilíndricos y de color azul-verde cuando están inmaduros, volviéndose azul-café al madurar; las megasporófilas son peltadas, corniculadas, hexagonales (Fig. 4e). La producción de conos se da de abril a septiembre. Las semillas son ovadas a variadamente anguladas, de 1.3 a 1.9 cm de largo y 1.1 a 1.4 cm de diámetro. La sarcotesta es de color crema-blanquecino en su

fase inmadura y azul-verde a café claro en la madurez. La esclerotesta es lisa, de color beige claro, con 8 a 10 costillas visibles radiando desde el micrópilo (Fig. 4f) (Vovides *et al.* 1993, Vovides 1999, Contreras-Medina 2003).

Ceratozamia sabatoi es endémica de la Sierra Madre Oriental, de los estados de Hidalgo y Querétaro. Se sabe de la existencia de siete localidades en las que se presentan poblaciones de esta especie o en las que se tiene registro de su presencia: El Parque Nacional “Los Mármoles”, Zimapán y Molango de Escamilla (cultivada) en el estado de Hidalgo; y San Joaquín, Pinal de Amoles, Landa de Matamoros y Jalpan, ubicados en el estado de Querétaro (Vovides 1999, Vovides 2011, comunicación personal, Vite *et al.* 2013). Sus poblaciones se encuentran asociadas a bosques de encino o de pino-encino, de los 1230 a los 1900 m de altitud (aunque en este estudio la observamos aún a 2100 m s.n.m.) (Vovides 1999, Contreras-Medina *et al.* 2003). Esta planta usualmente se establece en pendientes, en suelos arcillosos y ricos en humus sobre afloramientos de rocas calizas (Vovides *et al.* 2010). En los bosques del noreste de Querétaro esta cícada es poco frecuente, aunque en ciertas localidades puede ser localmente abundante (Vovides 1999). En el PNM la ubicamos en tres sitios, aunque sólo en “El Salto” se observó una alta densidad poblacional (Pulido M.T., comunicación personal).

Dada su distribución restringida y los riesgos que enfrenta debido a la destrucción de su hábitat, esta especie se ha clasificado como *en peligro* en la Lista Roja de la IUCN (Vovides 2010), mientras que en la NOM-059-SEMARNAT-2010 está en la categoría de *amenazada* (SEMARNAT 2010). En la CITES se encuentra enlistada en el Apéndice I, con todas las demás especies del género *Ceratozamia* (CITES 2012).



Figura 4. Características distintivas de *Ceratozamia sabatoi*. (a) Tronco de una planta adulta; (b) corona de hojas vista desde arriba; (c) vista adaxial de la hoja de una planta joven; (d) estróbilo masculino maduro; (e) estróbilo femenino inmaduro y (f) semillas liberadas del cono.

2.3 MÉTODOS DE CAMPO

Se decidió monitorear la población de *C. sabatoi* localizada en la Barranca “El Salto” (ver Sitio de Estudio), debido a que fue la población de mayor tamaño que se halló en el PNM. Se marcó una muestra de 226 individuos a la cual se le dio seguimiento a lo largo de cuatro salidas de campo (abril y septiembre de 2010 y mayo y septiembre de 2011) (Fig. 5). En cada ocasión se

registraron para cada uno de los individuos marcados las variables que se enlistan más adelante para posteriormente modelar la demografía de la población.

No se delimitó una parcela de estudio si no que los individuos se fueron incluyendo en la muestra conforme se fueron observando al recorrer el sitio de estudio. Se registraron las coordenadas geográficas y se mapeó la posición de cada individuo para reencontrarlos en visitas posteriores y para estimar la densidad poblacional. Dado que *C. sabatoi* presenta un tronco semisubterráneo y en ocasiones ramificado, y que además varios individuos pueden crecer muy cerca unos de otros en una misma grieta entre las rocas, en algunos casos no fue posible distinguir a cada individuo genético, por lo cual se consideró cada tronco como un individuo, y se trabajó con ramets, más que con genets. A cada ramet (de ahora en adelante llamados “individuos”) se le colocó una etiqueta metálica con un número en el pecíolo de una de sus hojas para su posterior identificación.

De cada individuo se contó el número de hojas por tronco, haciendo una distinción entre hojas emergentes, jóvenes, maduras y senescentes, y el número de pecíolos remanentes de hojas antiguas. Las diferentes fases de desarrollo foliar se identificaron con base en el color, la textura y algunas características particulares de las hojas. Las hojas emergentes son pubescentes y presentan una vernación circinada característica (Fig. 5a), las hojas nuevas difieren de las maduras por ser suaves, lustrosas y de color verde claro (Fig. 5b), mientras que las hojas maduras son de color verde oscuro y de textura coriáceas (Fig. 5c). Las hojas senescentes son amarillas y por lo regular no presentan todos los folíolos. Se registró la longitud total (pecíolo y raquis) y de la lámina (raquis) de la hoja más larga, la longitud y diámetro del tronco y la condición reproductiva de cada individuo. El sexo de las plantas se determinó a partir de la

presencia de conos masculinos (microstróbilos) y femeninos (macrostróbilos) o remanentes de los mismos. La longitud de cada tronco se midió desde la base del tronco hasta el nacimiento de la corona de hojas, mientras que el diámetro se midió en la parte más ancha del tronco. Las hojas se marcaron con pintura de uñas en el peciolo (cada visita con un color diferente), para poder identificar las hojas nuevas producidas entre visitas por cada individuo.

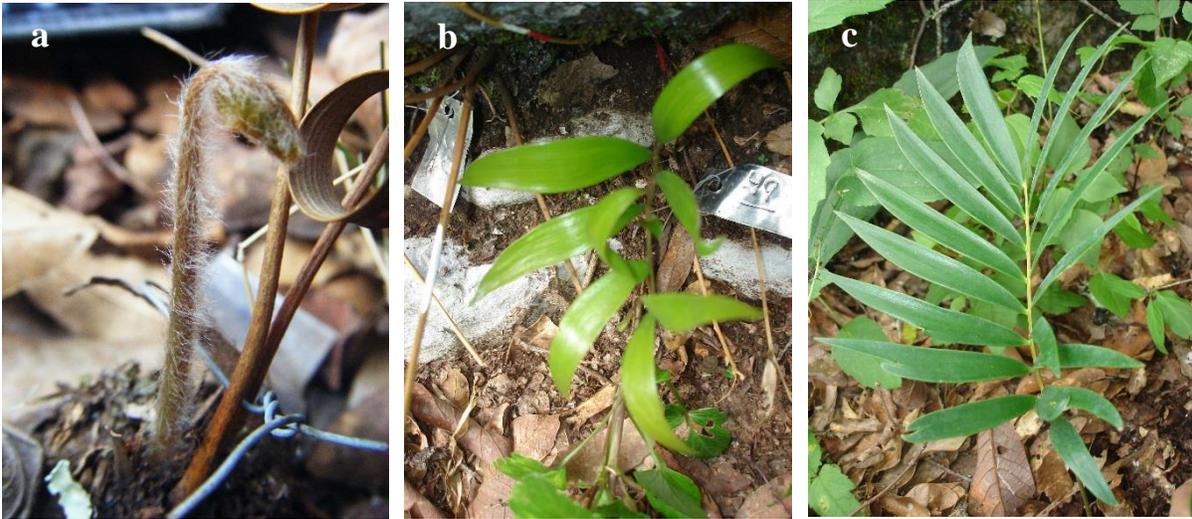


Figura 5. Hojas de *Ceratozamia sabatoi* en cada una de sus etapas de desarrollo. (a) hoja emergente, (b) hoja nueva y (c) hoja madura.

Durante las salidas de campo de septiembre de 2010 y mayo de 2011 se colectaron nueve troncos de diferentes tamaños provenientes de individuos muertos hallados en el sitio. Con el objetivo de estimar la relación que existe entre la edad (estimada a partir de la tasa anual promedio de producción de hojas) y la longitud del tronco, se les midió la longitud y el diámetro, y se les contó el número total de cicatrices foliares que presentaban.

En septiembre de 2010 se hallaron 30 semillas en la base de una de las plantas muestreadas; seis de las semillas ya habían germinado (i.e., ya eran “plántulas”) y se dejaron en el sitio, registrando su localización con respecto a la planta madre, mientras que las 24 semillas restantes se

colectaron y se pusieron a germinar *ex situ* en la Cd. de México en macetas con una mezcla del suelo comercial y de la localidad, con el fin de estimar su probabilidad de germinación.

En mayo de 2011, después de un año del primer muestreo, se regresó al sitio y se re-localizaron las plantas muestreadas en la primera visita (abril 2010), se registró una vez más el número de hojas por tronco, haciendo una distinción entre hojas emergentes, jóvenes, maduras y senescentes, el número de pecioloos remanentes y el sexo de cada individuo. En septiembre de 2011, el procedimiento fue el mismo. En este último muestreo nuevamente se registró la producción de semillas en una de las plantas femeninas, así que se contó el número de semillas producidas y se colectaron 20 semillas para realizar experimentos de germinación *ex situ*. Además, se relocalizaron las plántulas observadas en septiembre de 2010 y se registró su supervivencia (Fig. 6).

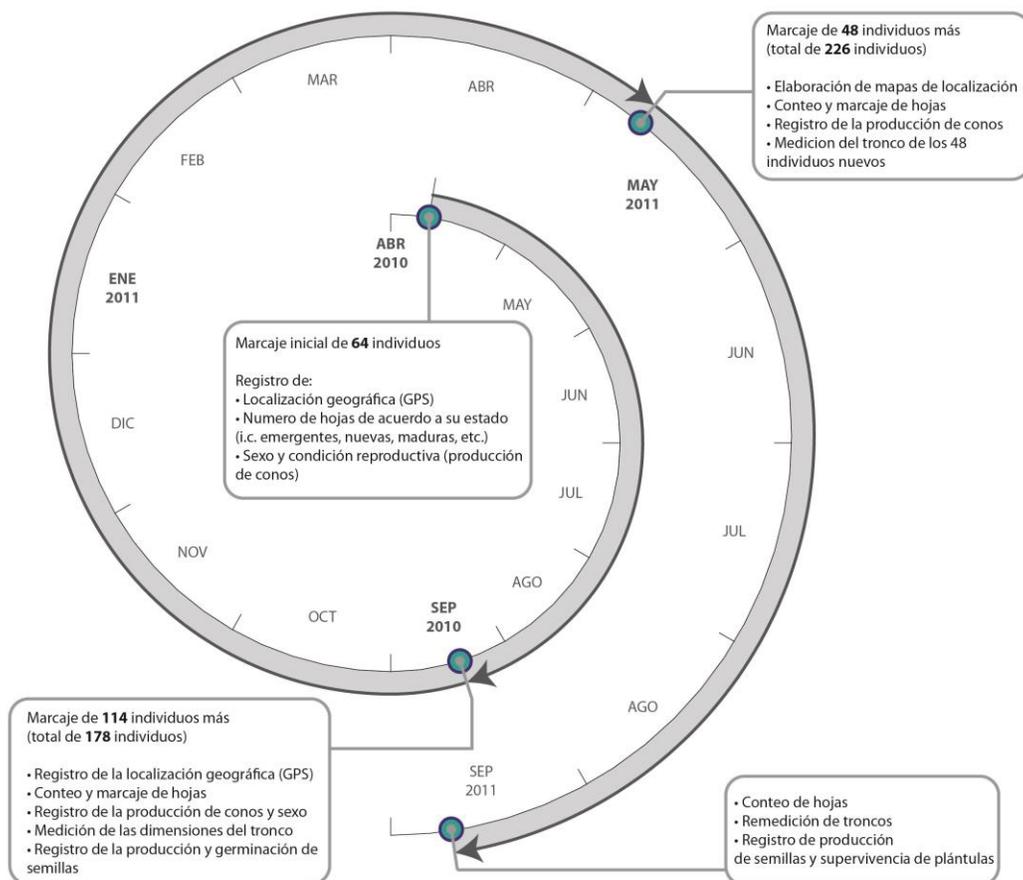


Figura 6. Actividades realizadas durante las diferentes visitas a la población de *Ceratozamia sabatoi*.

2.4 DENSIDAD Y ESTRUCTURA POBLACIONAL

2.4.1 Densidad

El tamaño del área de distribución de una porción de los individuos muestreados se estimó utilizando la herramienta de medición de distancia y área del programa Google Earth Pro. En dicho programa se generó un mapa de distribución de una submuestra de 175 individuos, para los cuales se tenía registro de su localización en coordenadas geográficas. Con base en este mapa se construyó un polígono alrededor de la distribución de los individuos incluidos en la submuestra y

se obtuvo su área. La densidad se calculó dividiendo el número total de plantas muestreadas dentro del polígono (175 individuos) entre el área del mismo.

2.4.2 Estructura poblacional

Para describir la estructura de la población se establecieron ocho categorías de tamaño/estado. Siete de las categorías se establecieron con base en la longitud del tronco y su condición reproductiva (no reproductivo o potencialmente reproductivo) (Cuadro 2). La categoría restante agrupó a las plántulas, es decir, a aquellos individuos que aún dependen parcialmente de las reservas de almidón del megagametofito, además de que no presentan tronco (Fig. 7).

Cuadro 2. Categorías de tamaño/estado definidas para estudiar la demografía de *Ceratozamia sabatoi*.

Categoría	Estado	<i>n</i>	Longitud del tronco (mm)	Características
0	Plántula	6	Sin tronco	Plántulas - dependientes parcialmente de la semilla
1	Juvenil	12	10.0 – 40.0	No reproductivos
2	Adulto 1	19	41.0 – 60.0	Potencialmente reproductivo
3	Adulto 2	32	61.0 – 80.0	Potencialmente reproductivo
4	Adulto 3	40	81.0 – 100.0	Potencialmente reproductivo
5	Adulto 4	14	101.0 – 120.0	Potencialmente reproductivo
6	Adulto 5	18	121.0 – 140.0	Potencialmente reproductivo
7	Adulto 6	18	> 140.1	Potencialmente reproductivo



Figura 7. Plántula de *Ceratozamia sabatoi*.

A través de regresiones lineales y no lineales realizadas con el programa STATISTICA y Excel se exploraron las relaciones alométricas entre la longitud del tronco, el número de hojas por tronco (sólo se consideraron las hojas nuevas y maduras), la longitud total de la hoja y la longitud de la lámina para 2010 y 2011. El objetivo de las regresiones anteriores fue estimar la longitud del tronco de algunas de las plantas que murieron o se reprodujeron durante el periodo de estudio pero que, por encontrarse muy enterradas, medidas debajo o entre las rocas, o en puntos inalcanzables, no se pudieron medir en campo en ninguno de los muestreos realizados ($n = 5$).

Se realizaron extrapolaciones a partir de la tasa mensual de crecimiento en la longitud del tronco de cada uno de los individuos para los que no se contaba con las medidas anuales de tamaño. Es decir, para aquellos individuos que fueron incluidos a la muestra en mayo de 2011 y para los que no se tenía registro de la longitud del tronco que presentaban en septiembre 2010.

Para modelar la estructura y la dinámica poblacional de *C. sabatoi* se decidió considerar únicamente a los individuos para los que se contó con por lo menos dos medidas de longitud del tronco y a aquellos individuos cuya longitud del tronco fue posible estimar. Por ello, al final se seleccionó únicamente a una submuestra de 159 individuos de *C. sabatoi*.

2.5 TASA DE PRODUCCIÓN FOLIAR Y ESTIMACIÓN DE LA EDAD

El número de hojas producidas per cápita anualmente se obtuvo al hacer un seguimiento de las hojas producidas por individuo, las cuales se observaron como emergentes o nuevas durante los muestreos realizados entre septiembre 2010 y 2011. A partir de esto, se estimó una tasa anual promedio de producción de hojas para la población y para cada una de las categorías de tamaño/estado. Con el fin de evaluar las diferencias en la tasa de producción anual de hojas entre categorías de tamaño/estado, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) con el programa STATISTICA. Para cumplir con los supuestos de normalidad y de homogeneidad de varianza el número de hojas producidas por individuo se transformó mediante raíz cuadrada (Zar, 1984).

Dado que las cícadas carecen de anillos de crecimiento que permitan estimar su edad, se han utilizado las bases persistentes de sus hojas, para tener estimaciones a partir de la tasa de producción de hojas (Norstog 2003). En el caso de *C. sabatoi* la edad de los individuos muestreados se estimó a partir del promedio de la tasa anual de producción de hojas y de los datos de longitud y número de cicatrices foliares que presentaron los troncos de los nueve individuos muertos colectados en campo. Se realizó una regresión lineal entre la edad estimada de estos nueve individuos muertos y la longitud de su tronco en los programas Excel y STATISTICA; la función matemática resultante de esta regresión se utilizó para estimar la edad

que presentaban los individuos muestreados en 2010 con base en sus valores de longitud del tronco.

2.6 TASAS DE CRECIMIENTO INDIVIDUAL Y ESTIMACIÓN DE LA EDAD

Las tasas promedio de crecimiento de las categorías de tamaño se estimaron a partir de las diferencias en la longitud del tronco observadas entre septiembre de 2010 y septiembre de 2011 de cada individuo (sólo se consideraron los individuos cuyas medidas anuales de longitud del tronco se registraron en campo). Se realizaron correlaciones entre el diámetro y la longitud del tronco y entre estas dos variables y el número de hojas presentes por individuo para determinar la existencia de alguna relación entre estas variables.

Mediante la adición consecutiva de la tasa anual promedio de crecimiento en la longitud del tronco de cada categoría fue posible hacer otra estimación de la edad de los individuos. Para ello, se calculó el número de años que le tomaría a un individuo de *C. sabatoi* alcanzar el límite inferior de cada categoría de tamaño/estado. Se consideró por un lado que, el crecimiento en la longitud del tronco de los individuos comienza a la edad de diez años y por el otro, que una vez que un individuo alcanza cierta categoría incrementa la longitud de su tronco de acuerdo a la tasa anual de crecimiento de dicha categoría. Debido a que era necesario que todas las categorías presentarían una tasa de crecimiento diferente de cero, se decidió hacer una excepción para los adultos 4 y estimar la tasa anual promedio de crecimiento de esta categoría a partir del crecimiento del único individuo que lo presentó, aún a pesar de que una de las mediciones anuales de longitud del tronco de este individuo había sido estimada.

2.7 CONSTRUCCIÓN DE LA MATRIZ DE PROYECCIÓN POBLACIONAL

Una de las herramientas demográficas más utilizadas son los modelos matriciales de proyección poblacional. Estos modelos son relativamente simples y proveen estimaciones de la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) a la cual convergería la población de mantener constante su comportamiento demográfico, de la distribución estable de edades o categorías (w), y del vector de los valores reproductivos específicos de cada categoría (v). Además, permiten el cálculo de la sensibilidad (S) y de la elasticidad (E) por categoría y por proceso demográfico (Pérez-Farrera y Vovides 2004, Aguirre-Fey 2004, Esparza-Olguín *et al.* 2005, Pérez-Farrera *et al.* 2006, Flores-Vázquez 2008, Cabrera-Toledo 2009 y Salomé-Castañeda 2009). Estos dos últimos análisis evalúan de manera cuantitativa cómo se vería afectada la tasa finita de crecimiento poblacional si se presentaran cambios en las tasas vitales o en alguna de las entradas de la matriz (Benton y Grant 1999, Caswell 2001).

Existen dos tipos básicos de matrices de proyección poblacional: las matrices de Leslie y las matrices de Lefkovitch. La matriz de Leslie se usa en poblaciones en las que los individuos se clasifican por edades, mientras que la matriz de Lefkovitch se aplica en poblaciones subdivididas por estadios de desarrollo (etapas) o tamaños (Silvertown & Lovett-Doust 1993). Las matrices de Lefkovitch constituyen un método estándar para modelar y analizar la demografía y la dinámica poblacional de plantas con ciclos de vida complejos, tales como muchas especies de plantas perennes (Silvertown *et al.*, 1996; Caswell, 2001).

Aquí se utilizó la forma estándar del modelo matricial estructurado por estadios (Lefkovitch 1965 en Caswell 2001),

$$n_{t+1} = An_t \quad (1)$$

donde n_t es un vector que describe la estructura de estadios de desarrollo de la población en el tiempo t , cuyas entradas se refieren al número de individuos en cada estadio, mientras que A es la matriz de transición de dimensión $n \times n$ con entradas a_{ij} , las cuales representan la probabilidad de transición o la contribución de los individuos del estadio i en el año t al estadio j en el año $t+1$. Por último, n_{t+1} se refiere al número de individuos en cada estadio de desarrollo en el tiempo $t+1$ (Caswell 2001).

En este estudio se reconocieron tres tipos de entradas matriciales: permanencia (S), que es la probabilidad de que un individuo sobreviva y permanezca en la misma categoría, (a lo largo de la diagonal principal); crecimiento (C), que es la probabilidad de que un individuo sobreviva y pase a la siguiente categoría, (por debajo de la diagonal principal); y las entradas F , que representan los valores de fecundidad (en la primera fila de la matriz) (Cuadro 3).

Para calcular las entradas S y C de la matriz de *C. sabatoi*, se utilizó una submuestra de 159 individuos de *C. sabatoi* agrupados en ocho categorías de tamaño/estado. Cada individuo fue asignado a alguna de las categorías a partir de la longitud de su tronco observado en 2010 y otros atributos biológicos como la condición reproductiva (Cuadro 2). La categoría de destino al año siguiente se determinó de acuerdo a la longitud de su tronco en 2011. Las probabilidades de supervivencia, crecimiento y mortalidad de cada categoría se calcularon a partir de las proporciones de individuos que tuvieron cada uno de estos destinos entre 2010 y 2011.

Cuadro 3. Matriz de transición (A) de dimensiones 8×8 con entradas a_{ij} , donde i representa los renglones y j las columnas. En gris claro las entradas correspondientes a fecundidad (F), en gris medio las correspondientes a la permanencia, es decir la supervivencia sin crecimiento (S) y en gris oscuro las de crecimiento (C). n representa el número total de individuos de cada categoría y q_x la tasa de mortalidad de la categoría x .

		tiempo t							
Categoría		0	1	2	3	4	5	6	7
tiempo	0	$a_{0,0}$	$a_{0,1}$	$a_{0,2}$	$a_{0,3}$	$a_{0,4}$	$a_{0,5}$	$a_{0,6}$	$a_{0,7}$
	1	$a_{1,0}$	$a_{1,1}$	$a_{1,2}$	$a_{1,3}$	$a_{1,4}$	$a_{1,5}$	$a_{1,6}$	$a_{1,7}$
	2	$a_{2,0}$	$a_{2,1}$	$a_{2,2}$	$a_{2,3}$	$a_{2,4}$	$a_{2,5}$	$a_{2,6}$	$a_{2,7}$
	3	$a_{3,0}$	$a_{3,1}$	$a_{3,2}$	$a_{3,3}$	$a_{3,4}$	$a_{3,5}$	$a_{3,6}$	$a_{3,7}$
	$t + 1$	$a_{4,0}$	$a_{4,1}$	$a_{4,2}$	$a_{4,3}$	$a_{4,4}$	$a_{4,5}$	$a_{4,6}$	$a_{4,7}$
	5	$a_{5,0}$	$a_{5,1}$	$a_{5,2}$	$a_{5,3}$	$a_{5,4}$	$a_{5,5}$	$a_{5,6}$	$a_{5,7}$
	6	$a_{6,0}$	$a_{6,1}$	$a_{6,2}$	$a_{6,3}$	$a_{6,4}$	$a_{6,5}$	$a_{6,6}$	$a_{6,7}$
	7	$a_{7,0}$	$a_{7,1}$	$a_{7,2}$	$a_{7,3}$	$a_{7,4}$	$a_{7,5}$	$a_{7,6}$	$a_{7,7}$
	n	n_0	n_1	n_2	n_3	n_4	n_5	n_6	n_7
	q_x	q_0	q_1	q_2	q_3	q_4	q_5	q_6	q_7

Dado que ninguno de los individuos observados como plántulas en 2010 transitó a la categoría de juvenil ni a ninguna otra en 2011, la probabilidad de crecimiento de las plántulas se estimó suponiendo que a éstas les toma aproximadamente 10 años crecer lo suficiente para comenzar a desarrollar su tronco o, en otras palabras, que cada diez años una plántula alcanza la etapa de juvenil, lo cual resultó en una tasa de 0.1 individuos/año (Lázaro-Zermeño *et al.* 2012). Así, la entrada de crecimiento de las plántulas se estimó como el producto de la tasa anual de conversión y de la probabilidad de supervivencia de las plántulas.

Las entradas de fecundidad para cada categoría se calcularon como:

$$F_x = P_f \times PR_x \times S_x \times g \quad (2)$$

donde P_f es la proporción de individuos femeninos en la población, PR_x es la probabilidad de reproducción de los individuos de la categoría x , S_x es el número de semillas promedio producidas por individuo de la categoría x , y g es la probabilidad de germinación de las semillas.

El número de semillas producidas por individuo considerado para el cálculo de la fecundidad de todas las categorías fue de 70, dado que este valor fue el que se observó en campo en el único megastrobilo que produjo semillas durante el periodo de estudio. No se observaron semillas germinando durante los experimentos de germinación *ex situ*, por lo cual la probabilidad de germinación, g , se calculó únicamente a partir de los datos registrados en campo, dividiendo el número de semillas germinadas observadas en campo en septiembre de 2010 entre el número total de semillas encontradas en el mismo sitio ($6/30=0.2$).

La probabilidad de reproducción de cada categoría PR_x se calculó como el promedio de sus probabilidades de reproducción en 2010 y 2011. La probabilidad anual de reproducción de cada categoría se obtuvo al dividir el número de individuos femeninos y masculinos por categoría que se reprodujo, es decir que produjo un estrobilo en ese año, entre el número total de individuos en la misma. Así, PR_x indica la probabilidad anual que tiene un individuo en cierta categoría de producir estrobilo, no así de producir semillas. Uno de los individuos femeninos que produjo estructuras reproductivas durante 2010-2011 no pudo ser incluido en alguna de las categorías de tamaño dado que no fue posible estimar la longitud de su tronco, aunque sí se consideró dentro del cálculo de la proporción sexual.

La entrada de fecundidad de los adultos 2 se calculó como el promedio de la fecundidad de los adultos 1 y los adultos 3, dado que ninguno de los individuos de esta categoría se reprodujo durante el periodo de estudio.

Una vez obtenidas las transiciones de cada categoría, se construyó la matriz y se calculó el eigenvalor dominante (i.e. λ) y sus eigenvectores asociados, el eigenvector derecho w y el eigenvector izquierdo v . λ corresponde a la tasa finita de crecimiento poblacional, w es la

distribución asintótica o “estable” de categorías o estadios (aquella en la cual la proporción de la población en cada categoría permanece constante al multiplicar el vector por la matriz) y v es el valor reproductivo de cada categoría, en términos de su contribución relativa al crecimiento futuro de la población (Caswell 2001).

Para construir el intervalo de confianza al 95% de λ , se realizó un remuestreo con remplazo de tipo “bootstrap” de los destinos que presentaron en 2011 los individuos incluidos en cada una de las categoría de tamaño/estado. Dicho procedimiento permitió modelar la variabilidad de las entradas S y C de la matriz, así como también la de los valores de mortalidad (q_x) de cada categoría. En el caso de las entradas F , se realizó un remuestreo con remplazo de las semillas que germinaron y las que no germinaron y del número de hembras y machos, esto con el fin de obtener la variabilidad esperada para la probabilidad de germinación y la proporción sexual respectivamente y, a partir de ahí, conocer la variabilidad en las entradas de fecundidad (el número de semillas por cono y la probabilidad de reproducción por categoría se mantuvieron constantes). Se realizaron 1000 remuestreos y en cada uno se calculó una λ . Los mil valores que tomó la tasa finita de crecimiento poblacional se ordenaron de forma ascendente y se seleccionaron los valores ubicados en la posición 25 y 925 como límites del intervalo de confianza al 95%, esto con el fin de eliminar el 5% (50 valores, 25 en cada extremo) de las 1000 λ s que quedan por fuera del intervalo (Macíp-Ríos *et al.* 2011).

2.8 ANÁLISIS DE SENSIBILIDAD Y ELASTICIDAD

La sensibilidad mide el impacto que tendrían sobre λ cambios en cada elemento matricial con respecto a cambios de la misma magnitud en otros elementos de la matriz (Caswell 1978). En otras palabras, esta variable mide qué tanto cambiaría λ debido a un pequeño cambio absoluto en

cada elemento de la matriz. La sensibilidad (s_{ij}) para cada elemento (a_{ij}) de la matriz A se calculó como:

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

donde v_i es el elemento i del vector de los valores reproductivos, w_j es el elemento j del vector de la estructura estable de categorías y $\langle v, w \rangle$ es el producto escalar del vector de la estructura estable de categorías (w) y del vector reproductivo (v).

Por su parte, la elasticidad mide el efecto que tendrían, sobre λ , pequeños cambios proporcionales en cada entrada de la matriz (de Kroon *et al.* 1986). La elasticidad (e_{ij}) es un índice modificado de la sensibilidad y representa la proporción del valor de λ que puede explicarse debida a cada entrada de la matriz. Provee una medida de la contribución relativa de los elementos matriciales a la dinámica de la poblacional. Se calcula como:

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

Los valores de elasticidad para cada elemento matricial van de 0 a 1 y en total suman 1 para toda la matriz (Mesterton-Gibbons 1993). Debido a esta cualidad, se pueden sumar por proceso demográfico (crecimiento, permanencia y fecundidad) o por categoría de tamaño/estado para evaluar su contribución relativa a λ (de Kroon *et al.* 1986, Silvertown *et al.* 1993, Lemos-Espinal *et al.*, 2005).

2.9 SIMULACIONES NUMÉRICAS

Se realizaron simulaciones numéricas a través de modificar entradas particulares de la matriz, con tres objetivos: el primero de ellos fue determinar qué tan robustas fueron las estimaciones que se tuvieron que hacer en algunas entradas matriciales para las cuales se contó con una

cantidad de datos limitada; el segundo fue evaluar el efecto que tendrían sobre λ diversos escenarios que podrían resultar negativos para la permanencia y el crecimiento de la población, como la extracción de individuos de diferentes categorías de tamaño/estado; el tercero fue explorar el efecto que tendría sobre λ diferentes escenarios de manejo que se esperaría tuvieran un efecto positivo en la población, por ejemplo un aumento en las entradas de fecundidad asociadas a eventos de reintroducción de individuos (i.e. Raimondo y Donaldson 2003, Cabrera-Toledo 2009, Álvarez-Yépiz *et al.* 2011).

Para cumplir con el primer objetivo se realizaron simulaciones para evaluar el efecto de las distintas variables que componen las entradas de fecundidad (número de semillas por cono, probabilidad de germinación, probabilidad de reproducción por categoría de tamaño/estado y proporción de hembras en la población). El valor de estas variables se modificó, ya sea aumentando o disminuyendo su valor original en la misma proporción o asignándoles un mismo valor arbitrario en cada categoría. Se asignaron valores arbitrarios, distintos a los originales, al número semillas por cono, a la proporción de hembras y a la probabilidad de germinación de las semillas, mientras que la probabilidad de reproducción por categoría se modificó de manera proporcional a su valor original. Al número de semillas por cono (70 semillas) que para los cálculos iniciales se mantuvo constante, se le asignaron valores en un intervalo de 20 a 200 semillas de acuerdo al número de semillas por cono reportadas para otras especies de *Ceratozamia* (30 a 170 semillas) (Pérez-Farrera y Vovides 2004, Pérez-Farrera *et al.* 2006). Para la probabilidad de reproducción por categoría, se simularon un aumento y una disminución de hasta un 90% de su valor original. A la proporción de plantas femeninas se le asignaron valores en un intervalo de 0.1 a 0.7, mientras que a la probabilidad de germinación se le asignaron valores de 0.05 a 1.

Debido a que el número de plántulas muestreadas en la población de estudio fue muy bajo y a que la probabilidad de transición de plántula a juvenil no se observó directamente en campo durante el periodo de estudio, se exploró el efecto que tendrían sobre λ los errores de estimación, a partir de introducir cambios en la probabilidad de transición de plántula a juvenil (C), la permanencia de las plántulas (S) y su mortalidad (q_0). Así, fue posible analizar qué hubiera ocurrido con λ si las probabilidades asignadas a las entradas C y S de las plántulas y a q_0 hubiesen sido subestimadas o sobrestimadas. Con este fin se simuló un aumento proporcional de un 10, 30 y 50% en la probabilidad de transición de plántula a juvenil, mientras que la mortalidad de las plántulas se mantuvo constante. En simulaciones posteriores, la mortalidad se aumentó y se disminuyó en un 10% respecto a su valor original, y adicionalmente se aumentó proporcionalmente en un 10, 30 y 50% la probabilidad de transición de plántula a juvenil; en cada ocasión, se calculó la λ resultante.

Los escenarios de manejo con consecuencias potencialmente positivas se simularon a partir de aumentar proporcionalmente y de forma simultánea, en un intervalo de 0.1 a 0.9, los valores originales de todas las entradas de fecundidad de la matriz poblacional. Para simular posibles escenarios de manejo con consecuencias potencialmente negativas para la población, como la cosecha de individuos de ciertas categorías de tamaño/estado, se adicionó a la mortalidad original de cada categoría de tamaño/estado valores absolutos de 0.05, 0.10, 0.15, 0.20, 0.25 y 0.30. Se calculó una λ por cada incremento en la mortalidad de una categoría y posteriormente las λ s obtenidas se graficaron respecto a la proporción de aumento en la mortalidad.

3. RESULTADOS

3.1 DENSIDAD Y ESTRUCTURA POBLACIONAL

Se estimó una densidad de 6.6 individuos/100 m² para la población estudiada de *C. sabatoi*. El área total del polígono que contenía a la muestra fue de 2642 m², en los que se encontró un total de 175 individuos. La distribución de frecuencias de individuos en las diferentes categorías de tamaño/estado durante el periodo 2010-2011, mostró una dominancia de individuos de tamaño intermedio (adultos 2 y 3) y una baja abundancia de individuos de las categorías de tamaño pequeño (plántulas y juveniles) (Fig. 8). En 2011 se observó un descenso en la abundancia de los individuos de las categorías de plántula, juvenil, A1, A2, A3 y A5 respecto a las observadas en 2010, sobre todo en las plántulas, los juveniles y los adultos de la categoría A1. De manera inversa, las categorías A4 y A6 presentaron una frecuencia mayor en 2011 respecto a la observada en 2010. Se encontraron diferencias significativas entre la estructura poblacional de 2010 y la de 2011 ($G = 44.21$, $P < 0.001$, g.l.=7).

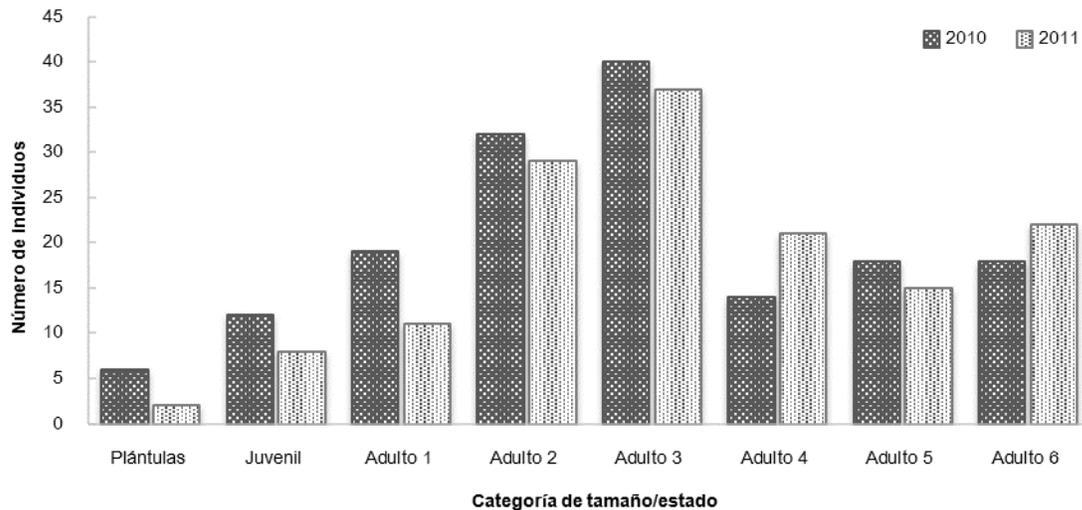


Figura 8. Estructura de la población estudiada de *Ceratozamia sabatoi* observadas en los años 2010 y 2011. La definición de las categorías se presenta en el Cuadro 4.

3.2. SUPERVIVENCIA

En general, la probabilidad de supervivencia de todas las categorías fue alta, con excepción de las plántulas que presentaron un valor de supervivencia mucho más bajo que el de las demás categorías (Cuadro 4). Durante el periodo de estudio ninguno de los individuos de las categorías juvenil y adulto 4 murió.

Cuadro 4. Probabilidad de supervivencia de los individuos de cada categoría de tamaño/estado de la población estudiada de *Ceratozamia sabatoi* entre septiembre de 2010 y septiembre de 2011.

	Descripción		Supervivencia anual	n
	Longitud del tronco (cm)	Estado reproductivo		
Plántulas	sin tronco	No reproductivo	0.333	6
Juvenil	1.0-4.0	No reproductivo	1.000	12
Adulto 1	4.1-6.0	Potencialmente reproductivo	0.895	19
Adulto 2	6.1-8.0	Potencialmente reproductivo	0.969	32
Adulto 3	8.1-10.0	Potencialmente reproductivo	0.900	40
Adulto 4	10.1-12.0	Potencialmente reproductivo	1.000	14
Adulto 5	12.1-14.0	Potencialmente reproductivo	0.949	18
Adulto 6	>14.1	Potencialmente reproductivo	0.889	18

3.3 ASPECTOS REPRODUCTIVOS

En las visitas a campo realizadas en abril de 2010 y mayo de 2011 se observaron microstróbilos maduros de color café oscuro y con presencia de microsporangios y granos de polen, así como megastróbilos en proceso de maduración de color azul-verde claro (Fig. 9). Como máximo, se produjo un solo cono por individuo reproductivo. Para septiembre del mismo año, los macrostróbilos ya se encontraban deshechos y las semillas ya se habían liberado. Las plantas que se reprodujeron en cada evento reproductivo fueron diferentes, es decir, ninguna se reprodujo de forma consecutiva dos años seguidos. No se observaron insectos polinizadores en los microstróbilos maduros ni tampoco en los megastróbilos, pero es probable que la fecundación

sea llevada a cabo, como ocurre en muchas otras especies de cícadas neotropicales, por escarabajos (i.e. langúridos en *Ceratozamia matudae*, *C. mexicana* y *C. mirandae* y curculiónidos y langúridos en *Dioon caputoi*, *D. edule* y *D. califanoi* De Luca & Sabato) (De La Cruz 1999, Pérez-Farrera 2004, Cabrera-Toledo 2009).



Figura 9. A la izquierda como masculino de *Ceratozamia sabatoi* con presencia de microsporangios de color amarillo-naranja en la parte abaxial de las microsporofilas. A la derecha como femenino en proceso de maduración.

Entre abril de 2010 y septiembre de 2011 sólo se observaron 12 plantas reproduciéndose, a partir de lo cual se pudo identificar su sexo. De estos 12 individuos, cuatro fueron femeninos y los restantes masculinos (ocho individuos). Lo anterior representa una proporción sexual de 2:1, con una abundancia mayor de individuos masculinos. De las cuatro plantas femeninas, una se observó con semillas en su base en septiembre de 2010 y tres produjeron como en mayo de 2011. Una de éstas no se encontró durante el muestreo de septiembre de 2011, otra sufrió de herbívora y su estróbilo fue destruido antes de madurar y la tercera produjo 70 semillas (Fig. 10). Por otro lado, los individuos identificados como masculinos se observaron con microstróbilo, tres durante abril 2010 y el resto en mayo 2011. En resumen, sólo 3.54% del total de individuos muestreados

(226 individuos) se reprodujo entre septiembre de 2010 y septiembre de 2011 (2.21% machos y 1.33% hembras).

La longitud promedio del tronco de los individuos masculinos reproductivos fue de 11 cm (± 1.1 e.e.), con un intervalo de 5 a 14 cm. Mientras que la longitud promedio del tronco de las hembras fue de 15 cm (± 1.8 e.e.), con un intervalo de 12 a 20 cm. Si bien, los individuos masculinos de *C. sabatoi* parecen reproducirse a una menor talla que las plantas femeninas, pues sólo se observaron individuos femeninos en las últimas categorías de tamaño, A4, A5 y A6, no se encontró que la longitud del tronco de las plantas femeninas difiriera significativamente de la longitud del tronco de las plantas masculinas ($U = 4.5, p = 0.069$).



Figura 10. A la izquierda cono femenino de *Ceratozamia sabatoi* muy probablemente atacado por insectos o por algún otro patógeno. A la derecha semillas liberadas del cono femenino en septiembre de 2011; su sarcotesta ya no está presente y lo que se observa es la esclerotesta de color café claro.

La baja proporción de individuos reproductivos determinó que las probabilidades de reproducción por categorías de tamaño/estado fueran bajas (Cuadro 5). Las categorías con las probabilidades de reproducción más altas fueron los adultos 4 y 5, mientras que la probabilidad de reproducción más baja la presentaron los adultos 3.

Cuadro 5. Número de individuos reproductivos y promedio de las probabilidades de reproducción por categoría en 2010 y 2011. Estos valores fueron utilizados para el cálculo de la fecundidad de *Ceratozamia sabatoi* en cada categoría de tamaño. Dado que no se observó a ningún adulto 2 reproducirse durante el periodo de estudio, la probabilidad de reproducción de dicha categoría (en itálicas) se estimó como el promedio de la que presentaron los adultos 1 y 3.

	Adulto 1	Adulto 2	Adulto 3	Adulto 4	Adulto 5	Adulto 6
# de individuos reproductivos						
2010	1	0	1	1	0	1
2011	0	0	0	2	4	1
Probabilidad de reproducción	0.025	<i>0.019</i>	0.013	0.107	0.111	0.056

Sólo seis de las 30 semillas halladas en la base de una planta femenina en septiembre de 2010 germinaron en campo, lo cual dio una probabilidad de germinación anual de un 20%. No se registró germinación en los experimentos *ex situ*. Todas las semillas observadas en campo se hallaron apiladas en la base de las plantas madre, con la sarcotesta en proceso de descomposición, o distribuidas a una distancia no mayor de un metro alrededor de éstas.

3.4 TASAS DE PRODUCCIÓN FOLIAR Y ESTIMACIÓN DE LA EDAD

3.4.1 Tasas de producción foliar

El promedio anual de producción de hojas en esta población de *C. sabatoi* entre septiembre 2010 y septiembre 2011 fue de 0.748 hojas por individuo ($n = 206$). Una alta proporción de los individuos produjo una sola hoja (50%), mientras que una proporción pequeña produjo dos o tres

hojas (7.3% y 3.4%, respectivamente). Asimismo, una proporción relativamente alta de la población no produjo hojas durante el año de estudio (39.3%).

La presencia de hojas emergentes se observó a finales de la temporada seca e inicio de la húmeda, durante los muestreos de abril y de mayo. No obstante, es muy probable que se dé una producción incipiente de hojas unos meses antes, dado que también se observaron hojas nuevas, ya desarrolladas, durante estos muestreos. En septiembre, las hojas que se habían observado como emergentes en mayo y abril fueron fácilmente reconocibles como hojas nuevas completamente desarrolladas, con una coloración verde claro y una apariencia lustrosa que las distiguía de las maduras, mientras que las hojas que en mayo y abril se habían reportado como nuevas, ya eran hojas maduras con su coloración verde oscura característica.

La producción promedio anual de hojas por individuo tendió a disminuir conforme los individuos aumentaron de tamaño (Cuadro 6). La proporción de individuos que produjo al menos una hoja durante el año de estudio fue mayor en las categorías de tamaño pequeño (juveniles y adultos 1) que en las categorías de tamaño intermedio y grande. No obstante, la variación en la producción anual de hojas entre categorías de tamaño no fue significativa ($F_{6,146} = 1.567$, $P = 0.161$, $n = 153$).

Cuadro 6. Promedio anual del número de hojas producidas por individuo de cada categoría de tamaño entre septiembre de 2010 y septiembre de 2011. También se incluye la proporción de individuos que produjo hojas, la proporción que produjo sólo una hoja y la que produjo dos o más hojas por categoría de tamaño.

Categoría	Promedio anual de producción de hojas (# hojas/individ/año)	Proporción de individuos que produjo hojas	Proporción de individuos según la cantidad de hojas producidas		<i>n</i>
			1 hoja	> 1 hoja	
Juvenil	0.917	0.833	0.750	0.083	12
Adulto 1	1.000	0.842	0.737	0.105	19
Adulto 2	0.656	0.563	0.469	0.094	32
Adulto 3	0.675	0.525	0.400	0.125	40
Adulto 4	0.500	0.357	0.214	0.143	14
Adulto 5	0.556	0.444	0.389	0.056	18
Adulto 6	0.556	0.500	0.444	0.056	18

De las 370 hojas maduras registradas en septiembre de 2010, el 50.35% habían muerto para septiembre de 2011, el 47% permaneció como hojas maduras y el 2.7% como hojas senescentes. Así, es posible suponer que las hojas tienen una longevidad mayor a un año. La pérdida de hojas emergentes es muy alta: de las 53 hojas emergentes registradas en mayo de 2011 sólo el 41.5% se observaron como hojas nuevas en septiembre de 2011, mientras que de las 57 hojas nuevas registradas en mayo de 2011, 72% se observaron como hojas maduras en septiembre de 2011.

3.4.2 Estimación de la edad

Se puede aproximar un cálculo de la edad al conocer la tasa promedio anual de producción de hojas de los individuos y el número de cicatrices foliares que tienen sus troncos. Se consideró que cada individuo produce en promedio 0.748 hojas/año; la adición consecutiva de dicha producción foliar hasta alcanzar el número total de cicatrices presentes en cada tronco proporciona un estimado de la edad de cada individuo. Esto se hizo con nueve individuos que se encontraron ya muertos y cuyos troncos se colectaron para estudiarlos (Cuadro 7). La regresión

lineal entre la longitud del tronco y la raíz cuadrada del número de cicatrices foliares de estos individuos, así como entre la longitud del tronco y la edad estimada para cada uno resultaron positivas y significativas (Fig. 11). La función lineal ajustada que describió la relación entre la edad y la longitud del tronco de estos nueve individuos y cuya ordenada al origen se forzó a cero para evitar obtener edades negativas [$E = 22.051L_t$] se utilizó para estimar la edad de todos los individuos muestreados en la población. La edad promedio por categoría de edad se muestra en el cuadro 8. La edad estimada para la mayor de las plantas muestreadas fue de 529 años, con un tronco de 240 mm de altura. Es importante mencionar que las edades promedio estimadas para los adultos 4, 5 y 6 deben tomarse con cautela, esto debido a que no se pudieron colectar en campo troncos de longitudes mayores a 10.26 cm y por ende las edades de los individuos más grandes resultaron de extrapolaciones hechas por arriba de este rango.

Cuadro 7. Edad estimada para los nueve individuos muertos de *Ceratozamia sabatoi*. La edad se estimó a partir de la tasa anual promedio de producción de hojas de la población (0.748 hojas/año).

Tronco	Longitud del tronco (cm)	No. de cicatrices foliares	Edad estimada (años)
1	3.31	12	16
2	3.20	22	29
3	2.40	22	29
4	5.04	37	49
5	5.20	66	88
6	3.70	68	91
7	7.44	132	176
8	10.26	169	226
9	9.34	211	281

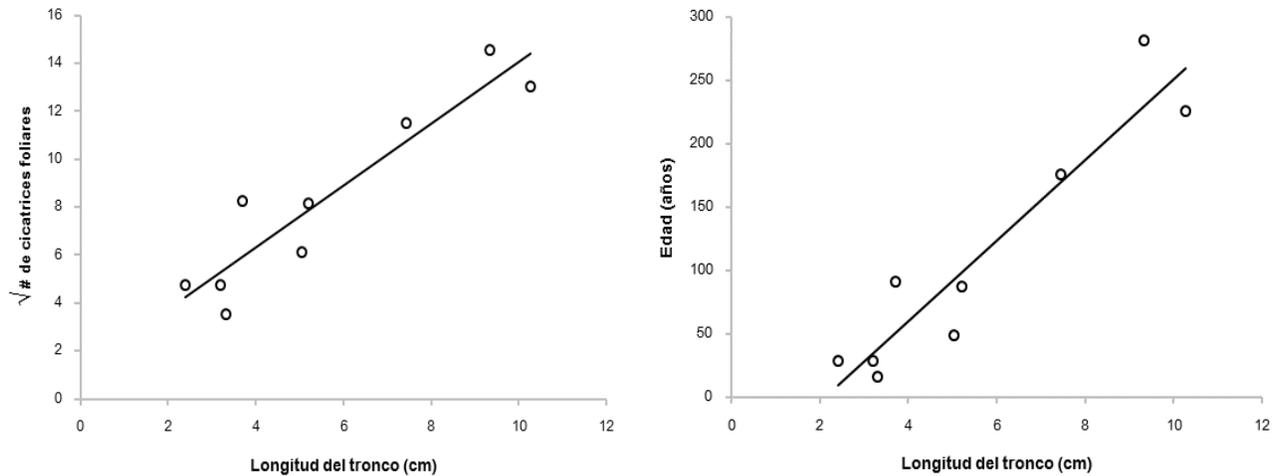


Figura 11. (a) Regresión lineal entre la longitud del tronco y la raíz cuadrada del número de cicatrices foliares de nueve individuos muertos de *Ceratozamia sabatoi* ($r^2 = 0.869$, $F_{1,7} = 46.25$, $p < 0.001$, $n = 9$). (b) Regresión lineal entre la longitud del tronco y la edad estimada para dichos individuos ($r^2 = 0.885$, $F_{1,7} = 54.03$, $p < 0.001$, $n = 9$).

Cuadro 8. Edad promedio por categoría de tamaño en *Ceratozamia sabatoi* en 2010.

Categoría tamaños/estado	Longitud promedio del tronco (cm)	Edad (año)	<i>n</i>
Juvenil	2.96	65	12
Adulto 1	5.46	120	19
Adulto 2	7.53	166	32
Adulto 3	9.43	207	40
Adulto 4	11.66	257	14
Adulto 5	13.25	292	18
Adulto 6	17.44	385	18

3.5 TASAS DE CRECIMIENTO INDIVIDUAL Y ESTIMACIÓN DE LA EDAD

3.5.1 Tasas de crecimiento individual

Los troncos de los individuos de *C. sabatoi* son subterráneos y en algunos casos no se pudieron medir pues se encontraban enterrados entre las rocas del suelo. Con el propósito de estimar las longitudes de dichos troncos, pero en particular las de los individuos que murieron o se

reprodujeron durante el periodo de estudio ($n = 5$), se exploraron las relaciones alométricas entre las variables foliares registradas (número de hojas, longitud de la lámina y longitud total de la hoja más larga, esta última variable fue resultado de la suma de la longitud de la lámina y la longitud del peciolo de la hoja) y la longitud del tronco de los individuos medidos. Se encontraron relaciones no lineales significativas entre la longitud del tronco y la longitud total de la hoja, y entre esta primera variable y la longitud de la lámina de la hoja, tanto en 2010 como en 2011. Por otro lado, las regresiones lineales entre la longitud del tronco y la raíz cuadrada del número de hojas para 2010 y 2011 no resultaron significativas. Las variables longitud total de la hoja y longitud de la lámina mostraron una relación lineal, positiva y significativa en ambos años. Dado que la regresión entre la longitud del tronco y la longitud de la lámina en 2011 fue la que tuvo el coeficiente de determinación más alto ($r^2 = 0.41$) de todas las regresiones que se hicieron entre las variables que involucraban el tronco, la ecuación obtenida de dicha regresión [$L_t = 3.333 (L_l)^{0.339}$] se utilizó para estimar las longitudes de los troncos que no se pudieron medir (Cuadro 9) y cuyos valores eran importantes para calcular probabilidades de transición en las matrices.

Cuadro 9. Valores estadísticos obtenidos de las regresiones entre variables de estado del tronco y de la hoja más larga de los individuos de *Ceratozamia sabatoi*. Los coeficientes de determinación (r^2) que resultaron significativos aparecen en *itálicas*.

Regresiones	r^2	F	p	$g.l.$	n
Longitud total de la hoja vs longitud de la lámina					
2010	<i>0.887</i>	1094.1	<0.001	1, 139	141
2011	<i>0.870</i>	1290.3	<0.001	1, 192	194
Longitud del tronco vs longitud total de la hoja					
2010	<i>0.156</i>	18.3	<0.001	1, 99	101
2011	<i>0.322</i>	65.6	<0.001	1, 138	140
Longitud del tronco vs longitud de la lámina					
2010	<i>0.251</i>	31.4	<0.001	1, 94	96
2011	<i>0.410</i>	94.6	<0.001	1, 136	138
Longitud del tronco vs raíz cuadrada del número de hojas					
2010	0.026	2.8	0.098	1, 105	107
2011	0.013	2.0	0.160	1, 156	158

Para identificar si existe alguna asociación en las dimensiones del tronco se realizó una correlación linear simple entre el diámetro del tronco y la longitud del mismo. Estas dos variables presentaron una correlación positiva en ambos años (Cuadro 10). A su vez, las correlaciones hechas entre el diámetro del tronco y la raíz cuadrada del número de hojas por individuo registradas en 2010 y 2011 mostraron que existe una baja asociación entre estas dos variables y para 2011 no resultó significativa. De manera similar, los coeficientes de correlaciones entre la longitud del tronco y la raíz cuadrada del número de hojas por individuo resultaron muy bajos y no fueron significativos para ambos años. Esta falta de significancia estadística implica que el coeficiente de correlación de la población no difiere de 0 y por ende no hay una asociación linear entre las magnitudes de estas dos variables.

Cuadro 10. Correlaciones lineales entre variables de estado del tronco y de la hoja más larga de los individuos de *Ceratozamia sabatoi*. Los coeficientes de correlación simple (r) que resultaron significativos aparecen en *itálicas*.

Correlaciones	r	F	p	$g.l.$	n
Longitud del tronco vs diámetro del tronco					
2010	<i>0.742</i>	6.75	<0.001	94, 94	96
2011	<i>0.779</i>	8.06	<0.001	136, 136	138
Diámetro del tronco vs raíz cuadrada del número de hojas					
2010	0.227	1.59	<0.05	105, 105	107
2011	-0.151	1.36	>0.05	156, 156	158
Longitud del tronco vs raíz cuadrada del número de hojas					
2010	0.161	1.38	>0.05	105, 105	107
2011	-0.112	1.25	>0.05	156, 156	158

Las tasas promedio de crecimiento del tronco de cada categoría de tamaño/estado estimadas a partir de las diferencias en la longitud del tronco observadas entre septiembre de 2010 y septiembre de 2011 mostraron que dicha diferencia disminuye conforme los individuos aumentan de tamaño, siendo mayor en las categorías de tamaño más pequeño (juveniles y adultos 1). Las tasas de crecimiento más bajas las presentaron los adultos 4, para los cuales no se registró crecimiento, seguidos de los adultos 6 (Cuadro 11). En general, las tasas bajas de crecimiento de los adultos fueron resultado de que una proporción considerable de ellos no mostró crecimiento en la longitud de su tronco durante el año de estudio. No se observaron diferencias significativas en la tasa de crecimiento anual entre categorías de tamaño ($F_{6, 90} = 1.589, p = 0.160, n = 97$) (Fig. 12)

Cuadro 11. Tasa de crecimiento anual en la longitud del tronco (TCA) por categoría de tamaño/estado en *Ceratozamia sabatoi*. El número de individuos de cada categoría utilizado para el cálculo de la TCA (n) es menor al número original de individuos incluido en cada categoría (ver Cuadro 4) ya que se excluyeron los individuos cuya medida anual de tamaño fue estimada.

Categoría tamaños/estado	TCA (cm/año)	n
Juvenil	1.143	7
Adulto 1	1.400	10
Adulto 2	0.718	28
Adulto 3	0.938	24
Adulto 4	0.000	6
Adulto 5	0.587	8
Adulto 6	0.521	14

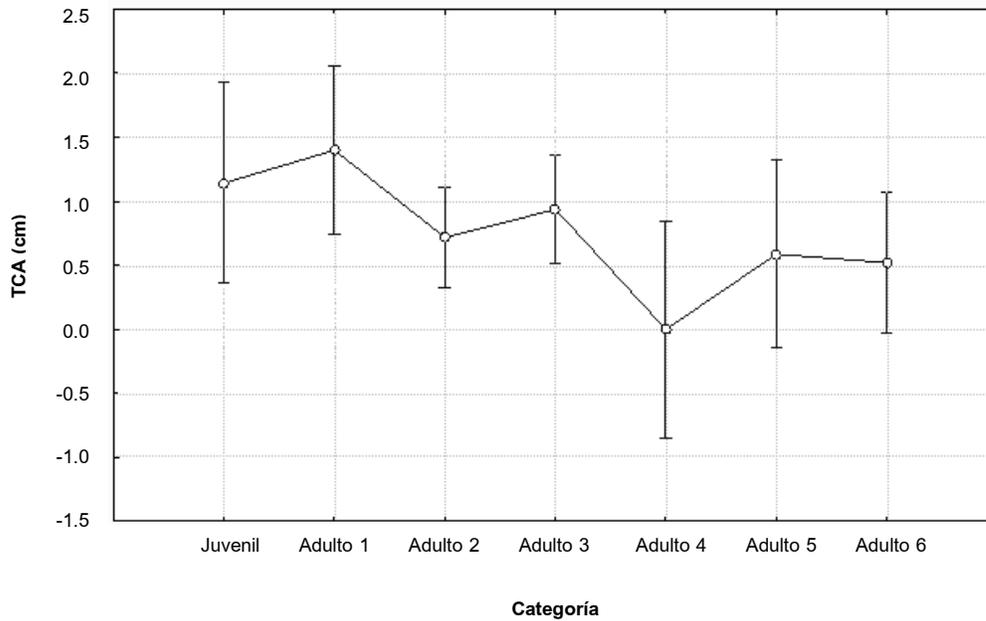


Figura 12. Tasas de crecimiento anual por categoría de tamaño. Las barras verticales denotan los intervalos de confianza al 95%.

3.5.2 Estimación de la edad

Las edades promedio por categoría de tamaño/estado estimadas a partir de las tasas anuales de crecimiento en la longitud del tronco (TCA) resultaron ser mucho menores que las estimadas a partir del número de cicatrices foliares y de la tasa anual de producción de hojas (Cuadro 12).

Cuadro 12. Edades promedio por categoría de tamaño en *Ceratozamia sabatoi* calculadas con base en las tasas anuales promedio de crecimiento en la longitud del tronco de los individuos observadas entre septiembre de 2010 y septiembre de 2011. Para la estimación de las edad se considero que los individuos de *Ceratozamia sabatoi* tardan 10 años en comenzar a desarrollar tronco.

Categoría tamaños/estado	TCA (cm/año)	Edad promedio (años)
Juveniles	1.143	11.0
Adultos 1	1.400	13.5
Adultos 2	0.718	16.0
Adultos 3	0.937	19.0
Adultos 4	0.086	32.5
Adultos 5	0.587	46.0
Adultos 6	0.521	57.5

3.6 ANÁLISIS MATRICIAL

La matriz de proyección poblacional de *C. sabatoi* (Cuadro 13) mostró una tasa finita de crecimiento poblacional de 0.9587 ($IC_{95\%} = 0.8910-1.0308$). Si bien el valor de λ podría sugerir que la población está decreciendo un 4.13% anual, su intervalo de confianza muestra que ésta no difiere significativamente de la unidad, es decir la población se encuentra numéricamente estable.

El vector de valores reproductivos (v) mostró que los adultos 4 son los que tienen el valor reproductivo más alto, aún a pesar de que no fueron éstos, sino los adultos 5 los que tuvieron la

probabilidad de reproducción más alta. Es importante señalar que los adultos 5 y 6 fueron las categorías que presentaron los valores reproductivos más bajos.

Cuadro 13. Matriz de Lefkovitch para la población de *Ceratozamia sabatoi* estudiada (2010-2011). Las entradas de cada uno de los procesos demográficos aparecen señaladas con un color diferente: fecundidad , supervivencia o permanencia y crecimiento . Se incluye la tasa de mortalidad (q_x) y el número de individuos dentro de cada categoría en 2010 (n_x). En las dos últimas columnas se muestra el vector de estructura estable de tamaño (w) y el vector de los valores reproductivos (v) de cada categoría, ambos resultados del análisis matricial. Las categorías se definen en el Cuadro 4.

Categoría	Pl	J	A1	A2	A3	A4	A5	A6	n_x	w	v
Pl	0.300	0	0.123	0.091	0.058	0.500	0.518	0.259	6	0.331	1
J	0.033	0.667	0	0	0	0	0	0	12	0.038	19.760
A1	0	0.333	0.368	0	0	0	0	0	19	0.021	17.309
A2	0	0	0.368	0.688	0	0	0	0	32	0.029	19.485
A3	0	0	0.158	0.281	0.625	0	0	0	40	0.035	18.464
A4	0	0	0	0	0.200	0.929	0	0	14	0.230	28.616
A5	0	0	0	0	0.075	0.071	0.611	0	18	0.055	5.055
A6	0	0	0	0	0	0	0.333	0.889	18	0.261	3.715
q_x	0.667	0	0.105	0.031	0.100	0	0.056	0.111			

La estructura poblacional observada en 2010 (EPO) resultó significativamente diferente de la estructura estable de tamaño (EET) ($G = 313.031$, $P < 0.001$, $g.l = 7$), lo que implica que la población no se encuentra en equilibrio (Fig. 13). Ambas estructuras poblacionales difirieron en las abundancias relativas de individuos de la mayoría de las categorías, siendo la proporción observada de plántulas, A4 y A6 menor y la de juveniles y adultos 1, 2, 3 y 5 mayor que la esperada en el equilibrio. La gran abundancia de las plántulas en la EET respecto de la EPO, parece deberse a que la matriz proyecta un continuo reclutamiento de plántulas desde las categorías adultas, principalmente desde la categoría de adultos 4, y que éstas tienen una baja probabilidad de crecer y transitar hacia categorías posteriores. Lo anterior también conlleva a una

baja abundancia de juveniles y de adultos de las categorías inmediatas posteriores (A1, A2 y A3). Asimismo, la alta probabilidad de supervivencia que presentan los adultos 4 y 6 puede explicar por qué dichas categorías muestren una abundancia notablemente mayor en la EET con respecto a su abundancia inicial.

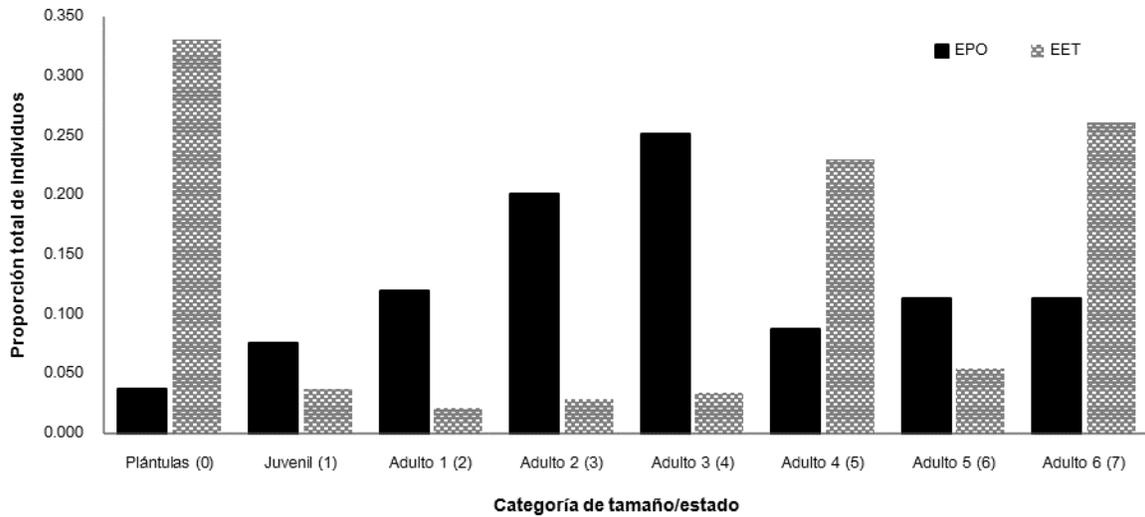


Figura 13. Estructura poblacional observada en 2010 y estructura estable por categoría de tamaño obtenida a partir de la matriz de proyección poblacional de *Ceratozamia sabatoi*.

3.7 SENSIBILIDADES Y ELASTICIDADES

La matriz de sensibilidades (Cuadro 14) mostró que la permanencia de los adultos 4 es la entrada matricial de mayor importancia para el crecimiento de la población de *C. sabatoi*, dado que presenta el valor de sensibilidad más alto de entre todas las entradas biológicamente posibles ($s_{55} = 0.628$). Con un valor de sensibilidad muy cercano al de la permanencia de los adultos 4, el crecimiento de las plántulas a juveniles también tuvo un valor alto de sensibilidad ($s_{10} = 0.625$).

Cuadro 14. Matriz de sensibilidades de *Ceratozamia sabatoi*. Las entradas coloreadas muestran las tasas vitales que son biológicamente posibles. En negritas se muestran las entradas matriciales con los valores de sensibilidad más altos.

Categoría	Pl	J	A1	A2	A3	A4	A5	A6
Pl	0.032	0.004	0.002	0.003	0.003	0.022	0.005	0.025
J	0.625	0.071	0.040	0.055	0.065	0.433	0.103	0.493
A1	0.547	0.063	0.035	0.048	0.057	0.380	0.090	0.432
A2	0.616	0.070	0.040	0.054	0.064	0.427	0.102	0.486
A3	0.584	0.067	0.038	0.051	0.061	0.405	0.096	0.461
A4	0.905	0.103	0.058	0.079	0.094	0.628	0.149	0.714
A5	0.160	0.018	0.010	0.014	0.017	0.111	0.026	0.126
A6	0.118	0.013	0.008	0.010	0.012	0.082	0.019	0.093

A partir del análisis de las elasticidades (Cuadro 15) se identificó que la permanencia de los individuos de la categoría A4, fue la entrada matricial que proporcionalmente contribuyó más a la dinámica poblacional (60.8%). Muy por debajo del valor de elasticidad de esta categoría, se encontraron las elasticidades de las demás categorías de tamaño, siendo la permanencia de los A6 la segunda entrada en importancia con tan sólo un 8.6% de la elasticidad total. Así, en conjunto estas dos categorías (A4 y A6) fueron las que tuvieron una contribución relativa mayor a la λ de la población estudiada (62.8 y 9.3%, respectivamente). El proceso demográfico que más contribuyó a la tasa de crecimiento de la población fue la permanencia (*S*), con un 86.2% de la elasticidad total; le siguió el crecimiento (*C*) con un 11.6%, mientras que la fecundidad (*F*) sólo explicó una pequeña proporción del valor de λ (2.2%) (Fig. 14). Cabe destacar que, a pesar de que la fecundidad tuvo un efecto poco evidente en λ durante el año de estudio, las entradas de fecundidad de los adultos 4, 5 y 6 fueron las que más contribuyeron a este proceso demográfico, específicamente la categoría de adultos 4, con casi el 53% del valor total de elasticidad de la fecundidad.

Cuadro 15. Matriz de elasticidades de *Ceratozamia sabatoi*. En colores se muestran las elasticidades correspondientes a la fecundidad (F) □, a la permanencia (S) ■ y al crecimiento (C) ■. En negritas se señalan las entradas de la matriz y categoría de tamaños/estado con los valores de elasticidad más altos. La última fila muestra el valor total de elasticidad por categoría de tamaño.

Categoría	P1	J	A1	A2	A3	A4	A5	A6
P1	0.010	0	0.000	0.000	0.000	0.011	0.003	0.007
J	0.022	0.050	0	0	0	0	0	0
A1	0	0.022	0.014	0	0	0	0	0
A2	0	0	0.015	0.039	0	0	0	0
A3	0	0	0.006	0.015	0.040	0	0	0
A4	0	0	0	0	0.020	0.608	0	0
A5	0	0	0	0	0.001	0.008	0.017	0
A6	0	0	0	0	0	0	0.007	0.086
Total/categoría	0.032	0.071	0.035	0.054	0.061	0.628	0.026	0.093

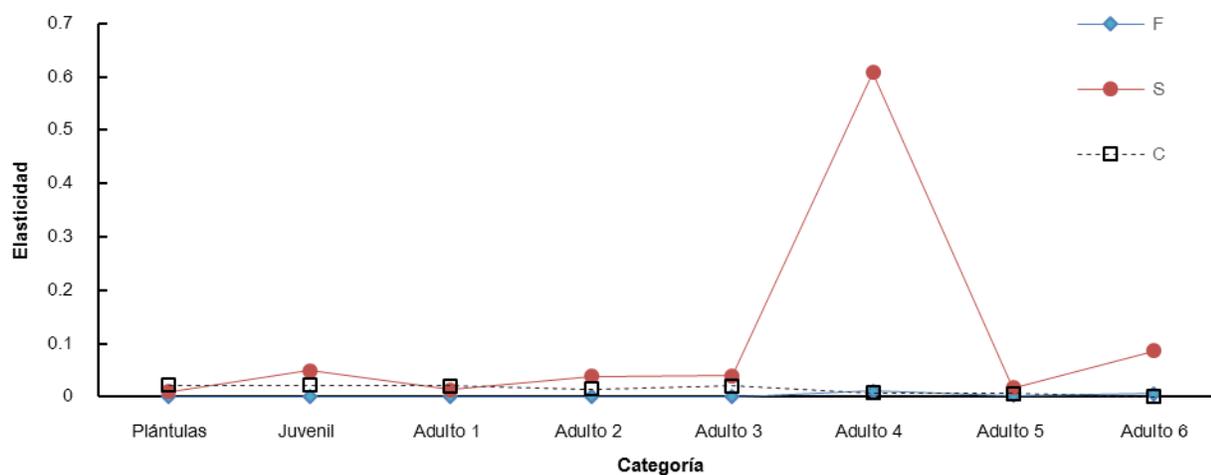


Figura 14. Contribución relativa de cada uno de los procesos demográficos por categoría de tamaño a la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) en una población de *Ceratozamia sabatoi* durante el periodo de estudio 2010-2011. Fecundidad (F), supervivencia (S) y crecimiento (C).

3.8 SIMULACIONES NUMÉRICAS

Los escenarios de manejo en los que se planteó la introducción de plántulas y que fueron simulados a partir de aumentos en los valores de las entradas de fecundidad tuvieron un efecto positivo sobre λ . Sin embargo, aún cuando las entradas de fecundidad tuvieron un aumento de hasta un 90% de su valor inicial, la tasa de crecimiento poblacional no superó la unidad (Fig. 15). Esto se debe a la baja contribución que realizan las entradas de fecundidad al crecimiento de la población (i.e. su elasticidad es muy baja).

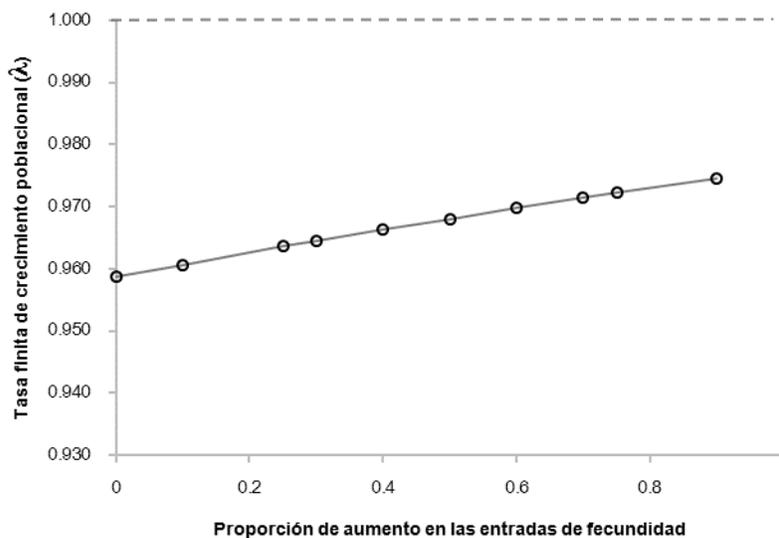


Figura 15. Resultados de las simulaciones numéricas que representan la introducción de plántulas en la población de *Ceratozamia sabatoi*.

Se llevó a cabo otro conjunto de simulaciones numéricas para evaluar el efecto de los diferentes componentes de la fecundidad (proporción sexual, probabilidad de germinación, probabilidad de reproducción y número de semillas por cono) sobre λ (Fig. 16). Se encontró que sólo en las simulaciones donde la probabilidad de germinación tuvo un valor de 0.8 o más, se observaron

valores de λ por encima de la unidad (Fig. 16b). Sin embargo, dichos valores no sobrepasaron el límite superior del intervalo de confianza de λ .

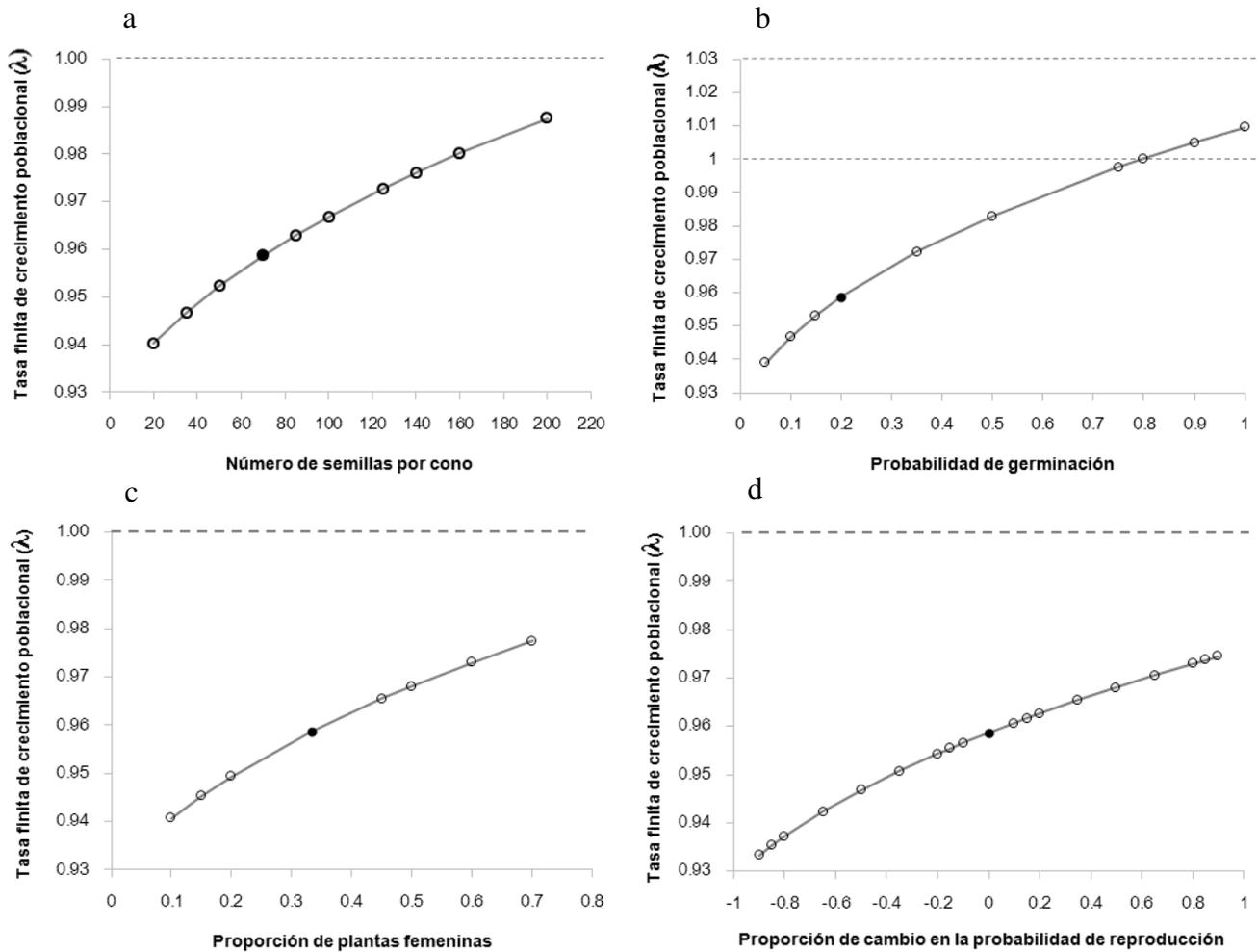


Figura 16. Resultado de las simulaciones numéricas que involucraron la modificación de los diferentes componentes de la fecundidad de *Ceratozamia sabatoi*. a) λ vs. número de semillas por cono, b) λ vs. probabilidad de germinación, c) λ vs. proporción de plantas femeninas y d) λ vs. probabilidad de reproducción. Las marcas rellenas indican el valor original de la variable y el de λ .

Al igual que en las modificaciones realizadas sobre los componentes de fecundidad, los incrementos de un 10, 30 y 50% en la probabilidad de transición de las plántulas a la siguiente categoría tampoco se reflejaron en valores de λ por encima de la unidad, aún en los casos en los

que la mortalidad de esta categoría se disminuyó en un 10% (Fig. 17). A su vez, se observó que los incrementos en la probabilidad de transición de plántulas a juveniles tuvieron un efecto positivo sobre λ , independientemente de la disminución simultánea en la probabilidad de permanencia de esta categoría. Esto se debió a que la elasticidad que presentó la entrada de crecimiento de las plántulas fue mayor a la de su permanencia. Aún los escenarios más extremos, con un 50% de incremento en la probabilidad de transición de plántulas a juveniles y un decremento en la mortalidad de las plántulas de un 10% ($\lambda = 0.975$), o con un decremento en un 50% en la probabilidad de transición de plántula a juvenil y un aumento en la mortalidad observada de las plántulas en un 10% ($\lambda = 0.953$), no mostraron gran variación con respecto al valor de λ proyectado por la matriz original (<0.02).

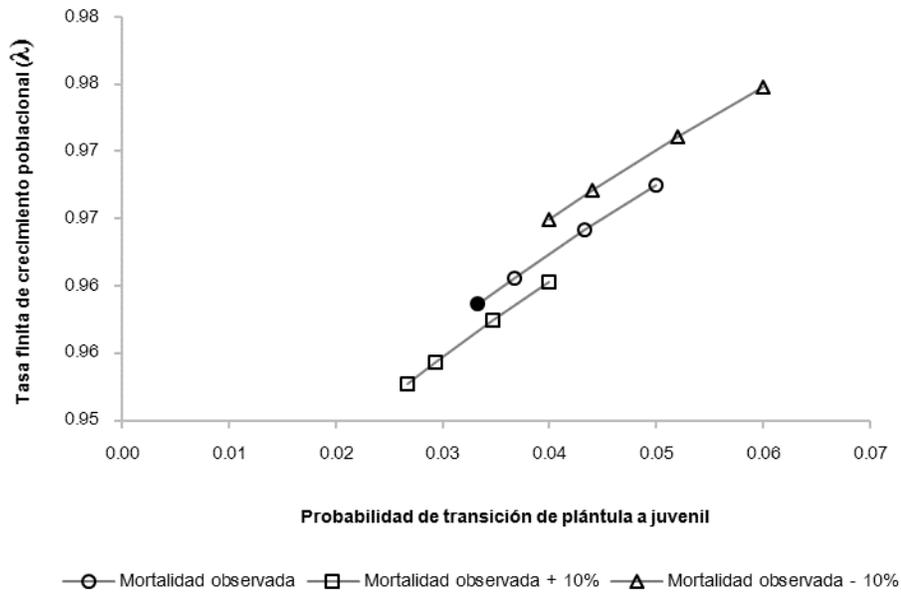


Figura 17. Simulaciones para evaluar el efecto de las variaciones en la probabilidad de crecimiento de las plántulas de *Ceratozamia sabatoi* sobre λ . La marca rellena indica los valores originales de las variables.

A partir de las simulaciones numéricas que representaron escenarios de manejo desfavorables para el crecimiento poblacional de *C. sabatoi* (Fig. 18) se encontró que, de todos los escenarios planteados, el más desfavorable sería el provocado por la extracción de los adultos 4. Este resultado es congruente con el análisis de sensibilidad y elasticidad, pues la entrada de permanencia de esta categoría fue la que presentó los valores de sensibilidad y de elasticidad más altos y, a su vez, su entrada de fecundidad fue la que tuvo la mayor elasticidad con respecto a las demás entradas de fecundidad. Así, los incrementos simultáneos en la mortalidad de esta categoría tuvieron un efecto notablemente mayor sobre λ que los realizados en las mortalidades de las demás categorías de tamaño.

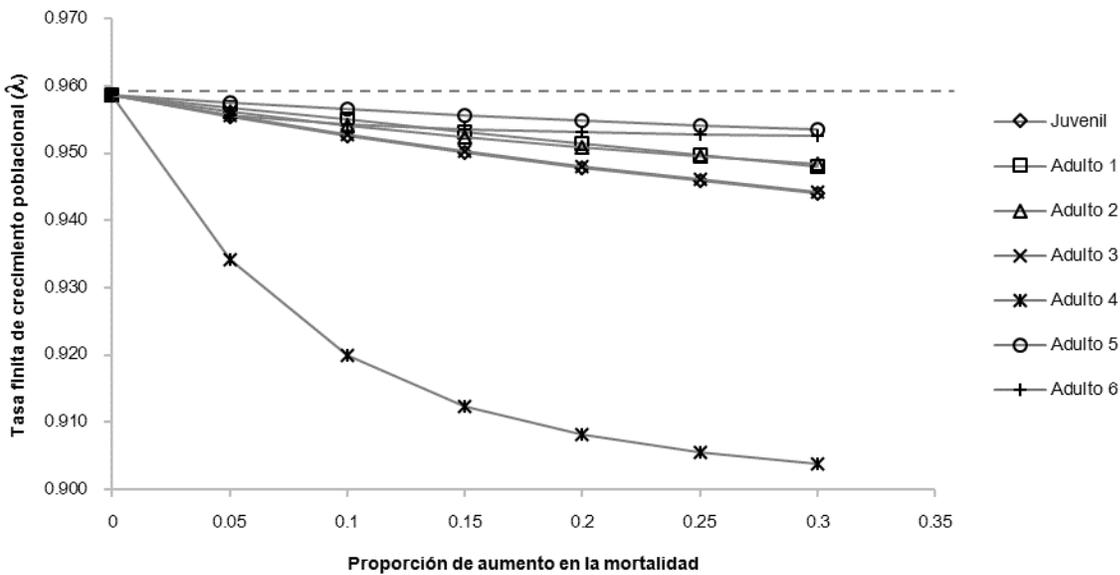


Figura 18. Resultados de las simulaciones que involucran la extracción o colecta de individuos de *Ceratozamia sabatoi* de cada una de las categorías de tamaño a partir de incrementos en su mortalidad observada. La ordenada al origen en todas las categorías está dada por el valor de λ calculado a partir de la matriz original.

4. DISCUSIÓN

4.1 DENSIDAD Y ESTRUCTURA POBLACIONAL

Se sabe que algunas especies de cícadas pueden llegar a ser abundantes a nivel local o estar presentes en densidades altas dentro de sus hábitats (Vovides, 1990; Randel *et al.*, 2002). La densidad estimada para la población estudiada de *C. sabatoi* (0.066 individuos/m²) resultó relativamente baja comparada con las reportadas para otras especies de *Ceratozamia* y para algunas poblaciones del género *Cycas* y de la especie *Dioon edule*, pero fue mayor a la que presentan varias poblaciones del género *Dioon* y a la reportada para *Z. loddigessi* (Cuadro 16). Dentro del género, las densidades más cercanas a la estimada en este trabajo, se han reportado en poblaciones de cícadas cuyo hábitat se encuentra sometido a disturbio, o bien están bajo manejo (i.e. *Ceratozamia matudae*, *Ceratozamia mirandae*) (Pérez-Farrera y Vovides 2004, Pérez-Farrera *et al.* 2006). Una baja densidad se presenta en poblaciones de especies cuyos requerimientos de hábitat son muy específicos (Martínez-Ramos y Álvarez Buylla 1995), como son las cícadas, ya que por lo general, su presencia se encuentra asociadas a ciertas condiciones topográficas y suelos muy particulares (e.g. suelos someros y pobres en nutrientes, con afloramientos rocosos y sobre pendientes pronunciadas) (Vovides 2000, Pérez-Farrera 2000, Yáñez-Espinosa y Sosa-Sosa, 2007). La especificidad de la cícadas por estos hábitats se ha atribuido a su baja capacidad competitiva con respecto a especies de angiospermas, de crecimiento más rápido, por suelos más profundos y con una mayor disponibilidad de agua y nutrientes (Vovides 1990). En estos hábitats relativamente más inhóspitos las cícadas son capaces de establecerse y prosperar dadas sus características morfológicas xerofíticas (e.g. alta tolerancia a la sequía, a las heladas y a otros factores bióticos) y a las asociaciones

Cuadro 16. Comparación de la densidad estimada para diferentes poblaciones de especies de cícadas.

Especie	Densidad (ind./m ²)	<i>n</i>	Sitio de estudio	Forma de vida/ Altura (cm)	Ref.
<i>Ceratozamia matudae</i>			Reserva de la Biósfera El Triunfo, Chiapas	Arborescente / <70	1
Cipresal	0.330		Zona núcleo		
Ovando	0.100		Zona de amortiguamiento		
<i>Ceratozamia mexicana</i>	0.290	2862	Veracruz, México	Arborescente / 100-250	2
<i>Ceratozamia mirandae</i>			Reserva de la Biósfera La Sepultura, Chiapas	Arborescente / ≤100	3
Tres Picos	0.124	198	Zona núcleo		
La Sombra	0.111	178	Zona de amortiguamiento		
<i>Ceratozamia sabatoi</i>	0.066	175	Parque Nacional Los Mármoles, Hidalgo	Tronco subterráneo/<24	
<i>Cycas armstrongii</i> *			Australia	Arborescente/~400	4
Pethericks	0.059/0.138	592/1381			
Hughes					
1986	0.070/0.148	699/1477			
1995	0.078/0.055	776/548			
Humpty Doo					
1986	0.106/0.038	1056/379			
1995	0.076/0.022	756/220			
Mary River	0.103/0.140	1032/1400			
<i>Cycas siamensis</i>	0.300	-	Tailandia	Arborescente/<70	5
<i>Dioon purpusii</i>			Oaxaca, México	Arborescente/100-500	6
Sitio 1	0.008	148			
Sitio 2	0.001	146			
Sitio 3	0.002	443			
<i>Dioon caputoi</i>			Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán	Arborescente/≤250	7
La Grana	0.001	39			
El Guayabo	0.002	60			
<i>Dioon merolae</i>	0.010	-	Oaxaca, México	Arborescente/≤500	8
<i>Dioon edule</i>	0.463	139	Veracruz, México	Arborescente/≤500	9
<i>Dioon edule</i>			Veracruz, México	Arborescente/≤500	10
El Farallón	0.310				
Monte Oscuro	0.210				
Rancho del Niño	0.440				
<i>Zamia loddigessi</i>	0.040	321	Veracruz, México	Tronco subterráneo/80-	11

Para algunas especies se muestran densidades estimadas en diferentes poblaciones, y en algunos casos para años diferentes. (*) La densidad de los individuos adultos y juveniles se presenta separada de la densidad de las plántulas por una diagonal. Referencias: (1) Pérez-Farrera y Vovides A.P. 2004, (2) Alexandre-Rosas *et al.* 1990, (3) Pérez-Farrera *et al.* 2006, (4) Watkinson A. y Powell J. 1997, (5) Rundel P. W. *et al.* 2002, (6) Yañez-Espinosa y Sasa-Sosa 2007, (7) Cabrera-Toledo *et al.* 2009, (8) Cabrera-Toledo *et al.* 2012, (9) Vovides A. P. 1990, (10) Octavio-Aguilar *et al.* 2008, (11) Aguirre-Fey 2004.

simbióticas que han desarrollado con otros organismos como endomicorrizas y cianobacterias, que les permiten captar de manera más eficiente agua y nutrientes (Vovides 1990).

En cuanto a la estructura poblacional, *C. sabatoi* mostró una estructura de tipo III (*sensu* Peters 1994), dada la baja abundancia de plántulas y juveniles respecto a la de los adultos, en particular la de los adultos de tamaño intermedio (A2 y A3). Este tipo de estructura poblacional (i.e. alta frecuencia de adultos y baja frecuencia de plántulas y juveniles) es característica de poblaciones cuyas fases tempranas presentan fuertes limitantes ambientales para su establecimiento y supervivencia (Matínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1995). Las poblaciones estudiadas de otras especies de cícadas como *Zamia ampliphyllidia* (Negrón-Ortíz *et al.* 1996), *Encephalartos cycadifolius* (Raimondo y Donaldson, 2002), *Dioon merolae* (Flores-Vázquez 2008) y *Dioon caputoi* (Cabrera-Toledo 2009) también han presentado este tipo de estructura poblacional.

De forma inversa, en varias poblaciones de cícadas se ha observado una estructura poblacional de tipo I (*sensu* Peters 1994), como son los casos de *Dioon edule* (Vovides 1990, Octavio-Águilar 2009), *Dioon purpusii* Rose (Yáñez-Espinosa y Sosa-Sosa), *Cycas siamensis* Miq. (Rundel *et al.* 2002), *Cycas armstrongii* Miq. (Watkinson A. y Powell J. 1997), *Ceratozamia matudae* (Pérez-Farrera *et al.* 2000), *Ceratozamia mexicana* (Alejandre-Rosas *et al.* 1990), *Ceratozamia mirandae* (Pérez-Farrera *et al.* 2006), *Zamia debilis* L.f. (Negrón y Breckon 1989) y *Encephalartos villosus* (Raimondo y Donaldson, 2002). Esta estructura poblacional se caracteriza por una abundancia alta de individuos de

las primeras etapas de desarrollo respecto a los presentes en etapas adultas, y es típica de poblaciones que presentan un buen potencial regenerativo (Peters 1994).

La baja abundancia relativa de plántulas de *C. sabatoi* observada en campo a lo largo del periodo de estudio, que definió la estructura de esta población, podría explicarse a partir de varios factores, como la relativamente baja proporción de individuos que se reprodujo anualmente (0.035), la cual a su vez se reflejó en una baja producción anual de semillas. Adicionalmente, el porcentaje de germinación fue relativamente bajo (20%) y la mortalidad de las plántulas fue alta (0.667), como se discute más adelante.

4.2 SUPERVIVENCIA

La supervivencia de *C. sabatoi* se caracterizó por ser baja en las plántulas y alta y relativamente constante en los juveniles y adultos. En poblaciones de otras cícadas, también se han encontrado tasas de mortalidad altas para las plántulas y en los casos donde la fase de semilla se ha estudiado, también para éstas (Negrón y Breckon 1989, Vovides, 1990, Alejandre-Rosas *et al.* 1990, Negrón-Ortiz, *et al.* 1996, Pérez-Farrera *et al.* 2000, Raimondo y Donaldson 2003, Octavio-Aguilar 2004). Con respecto a la supervivencia anual observada en plántulas de otras Zamiaceae tales como *D. sonorensis* (De Luca, Sabato & Vázquez-Torres) J.Chemnick, T.J.Gregory & S.Salas-Mor. (60%), *E. villosus* (78%), *Z. amblyphyllidia* (ca. 50% después de un año y de 21% al cabo de dos años), *D. caputoi* (63, 60 y 67% en tres años de estudio diferentes) y *D. merolae* en dos estudios diferentes (37% para plántulas de 16 meses de edad y 64 a 84% después de cuatro años), la supervivencia anual de las plántulas de *C. sabatoi* (33%) resultó ser relativamente baja (Álvarez-Yépez *et al.* 2011, Raimondo y Donaldson 2002, Negrón-Ortiz *et al.* 1996, Cabrera-Toledo 2009,

Flores-Vázquez 2008, Lázaro-Zermeño *et al.* 2011). La mortalidad de las plántulas de cícadras se ha atribuido principalmente a factores ambientales como periodos prolongados de sequías, incendios forestales y disturbio antropogénico (i.e. deforestación y pisoteo del ganado) (Alejandre-Rosas 1990, Vovides 1990, Flores-Vázquez 2008, Cabrera-Toledo 2009). La disponibilidad de microhábitats óptimos (con suficiente humedad y parcialmente sombreados) se ha considerado como un factor limitante para la germinación de sus semillas y el establecimiento de sus plántulas (Pérez-Farrera *et al.* 2006, Flores-Vázquez 2008).

En las cícadras, comúnmente la mortalidad en los individuos de las categorías adultas y juveniles (individuos de tronco pequeño, no reproductivos y completamente establecidos) es baja y, por lo general, está asociada a factores externos (acción humana) (Alejandre-Rosas *et al.* 1990). Un caso muy conocido es el corte o “decapitación” del ápice de los individuos adultos de *Dioon edule* con fines de comercialización, acción que reduce su potencial reproductivo y los hace más susceptibles al ataque por hongos, el cual frecuentemente causa la muerte (Vovides 1990). A su vez, otros factores como la composición florística del vecindario y la herbivoría también pueden influir en el establecimiento de las plántulas de cícadras y en la supervivencia de sus demás categorías (Vovides 1990, Pérez-Farrera *et al.* 2000).

En cícadras como *C. matudae* se ha documentado que el aumento de la intensidad de eventos climáticos como “El Niño” exacerban la mortalidad de las plantas. Esto debido al incremento de la duración de los periodos de sequía, y a los periodos inusualmente

húmedos posteriores a estos, que las hacen más susceptibles a infecciones por hongos patógenos (Pérez-Farrera 2000).

En cuanto a las semillas, son pocos los trabajos que reportan porcentajes de germinación de semillas de cícadas, y menos aún en condiciones naturales. Para las semillas de *Dioon edule* se han reportado porcentajes de germinación de 95-98% en experimentos bajo condiciones controladas, en *Dioon merolae* de un 96% y en *Dioon sonorensis* de un 60%, ambos en condiciones naturales (Vovides, 1990; Octavio-Aguilar, 2009; Lázaro-Zermeño *et al.* 2011, Álvarez-Yépez *et al.* 2011). Para la cícada *C. mirandae* se ha reportado un porcentaje de germinación por encima del 80% (Pérez-Farrera *et al.* 2006). Dichos porcentajes se encuentran muy por encima del registrado para las semillas de *C. sabatoii* (20%). La deshidratación es uno de los principales factores que afecta negativamente la supervivencia de las semillas de cícadas y por ende también su germinación (Negrón-Ortiz *et al.* 1996, Vovides 1990, Pavón 1999 en Octavio-Aguilar 2009), aunque otros factores como la herbivoría del megagametofito y del embrión por parte de mamíferos e insectos y el ataque de hongos también han sido mencionados como factores que contribuyen a su mortalidad (Negrón-Ortiz *et al.* 1996, Pérez-Farrera *et al.* 2000, Pérez-Farrera *et al.* 2006).

Si bien no se identificó una causa que explicara de forma contundente el bajo porcentaje de germinación de las semillas de *C. sabatoii* y la mortalidad de plántulas, la presencia de larvas de escarabajos (gorgojos) en el interior de varias de las semillas colectadas en campo y el hecho de que las plántulas muertas se encontraran defoliadas nos permite sugerir que la herbivoría pudo contribuir negativamente a estos procesos. Como se ha observado en otras especies de cícadas, las hojas recién emergidas y posiblemente también los estróbilos de *C.*

sabatoi sufren de herbívora por parte de las larvas de una especie de mariposa del género *Eumaeus* spp. (Vovides 1990, Clark, D. B. *et al.* 1992, Alejandre-Rosas *et al.* 1990, Pérez-Farrera *et al.* 2000, Pérez-Farrera *et al.* 2006).

Por otra parte, es muy probable que las semillas de *C. sabatoi*, al igual que las de otras especies de *Ceratozamia* (i.e. *C. mirandae*, *C. matudae* y *C. mexicana*) requieran de un periodo de postmaduración de varios meses para el desarrollo completo de su embrión. Por lo tanto, la disponibilidad y el acceso a micrositios adecuados para que se lleve a cabo este proceso, a salvo de la depredación y la desecación, es crucial en la regeneración y en el mantenimiento de la población (Pérez-Farrera y Vovides 2004, Pérez-Farrera *et al.* 2006, Sánchez-Tinoco, *et al.* 2000). Debido a que las semillas y plántulas de *C. sabatoi* se hallaron agrupadas en la base de las plantas madre, se puede suponer que en este caso la dispersión primaria de las semillas ocurre principalmente por gravedad. La dispersión de las semillas de *C. sabatoi* sobre la superficie del suelo y a poca distancia de la planta madre puede hacerlas más susceptibles a sufrir de competencia intraespecífica una vez que han germinado, no obstante, este aspecto y sus repercusiones necesitan ser evaluados más a fondo.

4.3 ASPECTOS REPRODUCTIVOS

Los estudios realizados en varias poblaciones de una misma especie de cícada han mostrado que existe considerable variación poblacional en la proporción de plantas reproductivas entre sitios y entre años (Negrón-Ortiz *et al.* 1996, Watkinson A. y Powell J. 1997, Pérez-Farrera *et al.* 2006, Cabrera-Toledo 2009), así como en el número de semillas producidas por cono (Octavio-Aguilar 2009). Otro aspecto importante de la biología

reproductiva de las cícadas es que pueden presentar años semilleros, fenómeno conocido como “*mast seeding*” o de producción masiva de semillas, en los que una proporción grande de los individuos de una población producen conos simultáneamente como resultado de algún factor ambiental que lo desencadena, por ejemplo el fuego o un periodo favorable de alta precipitación (e.g. más del 90% de los adultos de *E. cycadifolius* producen cono en un evento de este tipo, Raimondo y Donaldson 2003). (Bellardie y Whelan 1986, Vovides 1990, Pérez-Farrera *et al.* 2006), mientras que el resto del tiempo la reproducción es poco intensa, con tan sólo un puñado de individuos produciendo conos a la vez, o prácticamente inexistente. La proporción anual de individuos que se reprodujo en la población estudiada de *C. sabatoi* (3.54%) resultó baja en comparación con la observada en otras poblaciones de cícadas i.e. *Cycas taiturensis* 41% ($n = 177$) y *Zamia loddigesii* 6.5% ($n = 321$). Y si bien el número reducido de individuos reproductivos que se observó en el año de estudio podría ser una excepción y no una regla en la población, dado que la proporción de individuos reproductivos puede fluctuar año con año, como se ha observado en *Zamia amblyphyllidia* con un 30%, 10%, y 4% ($n = 240$) de individuos reproductivos en tres años de estudio (Shong *et al.* 2004, Aguirre-Fey 2004, Negrón-Ortiz, *et al.* 1996) y en *Dioon caputoi* con un 9%, 4%, 9% y 0% de las plantas femeninas con cono entre 2003 y 2006 (Cabrera-Toledo 2009). Consideramos que globalmente la reproducción parece ser un filtro importante en esta población de *C. sabatoi* según puede verse en la baja frecuencia de semillas, plántulas y juveniles registrada. La presencia de un pico de abundancia de adultos de tamaño intermedio en la estructura poblacional de *C. sabatoi* posiblemente es el resultado de que en algún momento en el pasado ocurrió un evento de alta reproducción, tal vez como consecuencia de condiciones ambientales más favorables para alguno de los

procesos involucrados y como también se ha sugerido ocurre en otras especies de cícadas (Vovides 1990, Pérez-Farrera y Vovides 2000, Pérez-Farrera 2006).

En *C. sabatoi* se observó un mayor número de machos reproductivos que de hembras, de tal manera que la proporción sexual estuvo sesgada hacia el sexo masculino (2:1). Al parecer la proporción de machos y hembras en poblaciones de cícadas es variable. Se han descrito poblaciones con una abundancia mayor de plantas masculinas que de femeninas (i.e. *Ceratozamia matudae*, *C. mexicana*, *Dioon caputoi*, *D. purpusii*, *Zamia skinneri* Warsz. ex A.Dietr. y *Z. amblyphyllidia*) (Pérez-Farrera 2004, Alexandre-Rosas *et al.* 1990, Cabrera-Toledo 2009, Yáñez-Espinosa y Sosa-Sosa 2007, Clark y Clark 1988, Negrón-Ortiz *et al.* 1996), otras con una tasa sexual cercana a 1:1 (i.e. *Cycas armstrongii*, *E. villosus* y *E. cycadifolius*) (Watkinson y Powell, 1997, Raimondo y Donaldson 2003), y también poblaciones donde las plantas femeninas predominaron sobre las plantas masculinas (e.g. *Cycas taitungensis* C.F.Shen, K.D.Hill, C.H.Tsou & C.J.Chen y *Zamia loddigesii*, Shong *et al.* (2004) y Aguirre-Fey (2004), respectivamente). No obstante, algunos trabajos han encontrado que las plantas masculinas se reproducen con mayor frecuencia que sus contrapartes femeninas (Vovides 1990), por lo que en punto de tiempo dado es mucho más probable encontrar un número mayor de individuos masculinos reproductivos que de hembras. Actualmente se están llevando a cabo estudios a nivel molecular para demostrar que la relación de sexos es más cercana a 1:1 (Vovides 2013, investigación en proceso). Se ha propuesto que una mayor frecuencia de producción de conos por parte de las plantas masculinas podría representar una ventaja para la reproducción debido a que garantiza la disponibilidad de polen durante el breve periodo de receptividad de los megastrobilos (Cabrera-Toledo 2009). También cabe destacar que dado el número tan reducido de

individuos que fueron observados reproduciéndose, no se puede descartar que el sesgo hacia los individuos masculinos sea resultado simplemente del azar en el muestreo (Zúñiga-Vega 2013, comunicación personal).

En la muestra poblacional de *C. sabatoi*, sólo un megastróbilo produjo semillas. Se desconoce la variación en el número de semillas producidas por cono en *C. sabatoi*, pero el único valor registrado en este caso (70 semillas) se encuentra por encima de la producción de algunas especies del mismo género, como *Ceratozamia matudae* cuya producción va de 32 a 56 semillas por cono ($n = 2$), pero fue menor a la de *C. mirandae* cuyos conos femeninos producen de 74 a 170 semillas, con una media de 118 ($n=14$) (Pérez-Farrera 2004, Pérez-Farrera *et al.* 2006).

4.4 TASAS DE PRODUCCIÓN FOLIAR Y DE CRECIMIENTO INDIVIDUAL

La tasa anual *per capita* de producción de hojas registrado para la población fue de 0.748 hojas/individuo/año con un intervalo de 0 a 3 hojas. Una proporción considerable de los individuos muestreados no produjo hojas durante el año de estudio ($\approx 40\%$), mientras que la mayoría de los individuos que sí lo hicieron, sólo produjeron una hoja. A su vez, la producción anual promedio de hojas no difirió significativamente entre categorías de tamaño, aunque ésta tendió a ser mayor en los juveniles y adultos 1 y menor en los adultos de mayor tamaño. En los estudios realizados por periodos más prolongados de tiempo en otras cícadas, como *C. mirandae* y *Z. skinneri*, se ha encontrado que la producción anual promedio de hojas se incrementa a medida que los individuos aumentan de tamaño. En *C. mirandae* se observó una producción de 1.44 y 21.6 hojas/año para individuos con una longitud de tronco de 0 a 10 cm y de 80 a 90 cm, respectivamente (Pérez-Farrera, *et al.*

2006). La tasa anual de producción foliar de *Z. skinneri* fue de 1.333 hojas por individuo con un intervalo de 1 a 45 hojas. Los individuos de *Z. skinneri* con una corona formada por cinco o menos hojas presentaron una producción anual promedio de 0.742 hojas/ind, mientras que los individuos de mayor tamaño (> 7 hojas) tuvieron una producción de 2.756 hojas/ind (Clark B. D. y Clark D. A. 1988). Al igual que en *C. sabatoi*, una alta proporción de los individuos de *Z. skinneri* ($\approx 50\%$) produjo en promedio menos de una hoja por año (≤ 6 hojas en 6.6 años). La tasa de producción promedio de hojas estimada para *C. sabatoi* es similar a la observada en *C. mirandae* y *Z. skinneri* para individuos con tamaños similares, aún a pesar de que el número de hojas por individuo en *C. sabatoi* (1 a 8 hojas maduras) es considerablemente menor al número de hojas que pueden presentar en su corona *C. mirandae* (hasta 23 hojas) y *Z. skinneri* (1-30 hojas).

Los individuos de *C. sabatoi* mostraron una gran variación en el número de hojas presentes en su corona con respecto a su diámetro o a la longitud de su tronco. Dichas variables mostraron una correlación marginalmente significativa o no significativa entre ellas. De manera general, en las cícadas el aumento en el número de hojas que una cícada produce durante cada episodio de producción foliar o “flush” se correlaciona positivamente con un aumento en el diámetro y/o en la longitud del tronco (Vovides 1990, Rundel *et al.* 2002, Pérez-Farrera y Vovides 2004). Así, en especies de cícadas como *Dioon edule* y *Ceratozamia matudae* se ha encontrado que el número de hojas que presentan los individuos jóvenes en su corona es menor que el que presentan las plantas adultas (Vovides 1990, Pérez-Farrera 2004, Lázaro-Zermeño *et al.* 2012). En otras cícadas (i.e. *Zamia skinneri*) el crecimiento y el desempeño reproductivo están fuertemente correlacionados con el número de hojas por individuo, así como con el número de folíolos en su hoja más

larga. Por lo tanto dichas medidas han sido frecuentemente utilizadas como indicadoras del tamaño de las plantas (Clark y Clark 1987 en Clark y Clark 1988). En *C. sabatoi*, a mayor longitud del tronco se presenta una mayor longitud total de la hoja y de la lámina, mientras que el número de hojas en la corona parece ser un predictor pobre de la longitud del tronco.

La alta mortalidad de las hojas emergentes observadas en mayo de 2011 (0.585) posiblemente se deba en parte a la herbivoría. El mes de mayo coincide con la oviposición de *Eumaeus* spp. sobre las hojas nuevas de *C. sabatoi* (observación personal). En *Z. skinneri* se ha registrado que las hojas recién producidas son más vulnerables al ataque por larvas recién eclosionadas de la mariposa *E. minyas* durante el tiempo que les toma desarrollarse desde bastoncillos (venación circinada) hasta hojas completamente expandidas y endurecidas (ca.<65 días) (Clark B. D. *et al.* 1992). Así, cuando las hojas de *C. sabatoi* terminan de desarrollarse y se endurecen (lo que llamamos “hoja nueva”) son más resistentes al ataque por larvas de la mariposa y por ende muestran una mayor supervivencia que las hojas emergentes.

Con respecto a la tasa de crecimiento en longitud de los individuos, generalmente se considera que en las cícadas es relativamente baja (Norstog y Nicholls 1997). No obstante, algunos trabajos apoyan la idea de que pueden variar considerablemente entre especies, siendo estas particularmente bajas en las especies del género *Dioon* (Vovides 1990, Cabrera-Toledo 2009). Para las cícadas arborescentes *Cycas armstrongii* y *C. taitungensis* se han reportado tasas de crecimiento en la longitud de sus troncos de aproximadamente 4.5 y 5 cm/año respectivamente (Watkinson y Powell 1997, Shong 2004). Según esto, se ha estimado que la mayoría de los individuos que conforman sus poblaciones son relativamente

jovénes, de menos de 100 años de edad (Watkinson y Powell 1997, Shong 2004). En contraste con las tasas de crecimiento estimadas para estas dos especies de *Cycas*, las tasas de crecimiento reportadas para *D. edule* son mucho menores (0.08 a 0.43 cm/año) y por ende las edades estimadas para sus individuos van de 534 años, para individuos de entre 21 y 30 cm de longitud, a más de 2000 años para los individuos de mayor tamaño (201-300 cm) (Vovides 1990). A su vez, se ha estimado que los individuos más viejos en una población de *Ceratozamia mirandae* en Chiapas (80 a 90 cm de longitud del tronco) tienen una edad promedio de 490 años, mientras que los más jóvenes tienen de 30 a 110.5 años de edad (individuos con un tronco de longitud de 0 a 10 y 10 a 20 cm, respectivamente) (Pérez-Farrera *et al.* 2006). Las edades estimadas para *C. sabatoi* con base en el número de cicatrices foliares y la longitud de sus troncos fueron de 65 años para individuos con una longitud promedio del tronco de 3 cm y de 385 años para los individuos más grandes, con una longitud promedio de 17 cm. Lo anterior indicaría que *C. sabatoi* es una cícada que presenta tasas de crecimiento para la longitud de su tallo muy bajas y que los individuos adultos son relativamente viejos. No obstante, las edades promedio estimadas a partir de las tasas anuales de crecimiento registradas durante el año de estudio (TCA) fueron mucho menores para individuos de tamaños similares (11 y 58 años, respectivamente), lo que implicaría que los individuos de *C. sabatoi*, al igual que la de *Cycas armstrongii* y la de *C. taitungensis* no alcanzan edades muy avanzadas. Al parecer, las diferentes estimaciones de edad que utilizamos muestran dos escenarios extremos; probablemente la edad real está en algún punto entre esos dos extremos. Hasta el momento y a partir de los datos disponibles no podemos saber con certeza cuál estimación es más correcta.

Las tasas anuales promedio de crecimiento en la longitud del tronco (TCA) y las tasas anuales promedio de producción foliar estimadas para cada categoría de tamaño (sep 2010 - sep 2011) mostraron una tendencia similar (i.e. disminuyen con respecto al incremento en la longitud del tronco de los individuos). Dado que el crecimiento en longitud del tronco se aprecia cuando hay producción de hojas (Lázaro-Zermeño *et al.* 2012), este patrón podría ser resultado de las diferencias en las tasas promedio de producción foliar de cada categoría, no obstante las diferencias entre categorías en ambas variables no resultaron significativas.

Los resultados mostraron que el tronco de *C. sabatoi* presenta un crecimiento continuo en longitud y en diámetro, siendo el crecimiento en longitud relativamente más notorio que el de diámetro. Este patrón de crecimiento difiere del encontrado en otras cícadas, cuyo comportamiento se ha caracterizado por ser asintótico, como es el caso de *Dioon edule*, *D. merolae*, *Ceratozamia matudai* y *C. mirandae*: una vez que los individuos alcanzan cierto valor umbral en su diámetro (i.e. ≈ 15 cm, en *D. merolae*) el crecimiento en diámetro se detiene, mientras que el crecimiento en longitud continua, lo cual genera una curva sigmoide al graficar estas dos variables (Vovides 1990, Pérez-Farrera *et al.* 2000, Pérez-Farrera 2006, Lázaro-Zermeño *et al.* 2012). En especies arbóreas tales como *D. merolae* el crecimiento en longitud del tronco durante las primeras fases de desarrollo es poco evidente (i.e. < 1 cm en los primeros 10 años de vida). Posteriormente, conforme los individuos incrementan en longitud, ocurre también un aumento en la cantidad de hojas producidas provocando que el incremento anual del tronco sea de 2-3 cm (Lázaro-Zermeño *et al.* 2012).

4.5 ANÁLISIS MATRICIAL

La estructura poblacional observada (EPO) difirió significativamente de la estructura estable de tamaños (EET), esto sugiere que la distribución de frecuencias de individuos en cada categoría de tamaños cambiará si las tendencias observadas durante el año de estudio continúan. No obstante, dado que las condiciones ambientales y las tasas vitales cambian cada año, resulta imposible que la población alcance la EET.

Una de las diferencias más marcadas entre la EOT y la EET fue la alta abundancia de plántulas en la EET (33%) respecto a la de la EOT (3.8%), aún a pesar de la alta mortalidad de las plántulas y la baja fecundidad de las categorías adultas. Sin embargo, las simulaciones de incrementos de 10, 30 y 50% en la probabilidad de transición de plántulas a juveniles resultaron, por un lado, en un decremento de la abundancia de plántulas en la estructura estable, y por el otro, en un aumento en la abundancia de las categorías de tamaño subsiguientes (J, A1, A2 y A3) y en el valor de λ . Esto sugiere que la aparente abundancia de plántulas en la EET es un artefacto de su baja probabilidad de transición hacia categorías posteriores. A las plántulas de las cícadas les toma cierto tiempo comenzar a producir su tronco; sin embargo, se sabe poco acerca de la duración de este período, el cual está relacionado con el desarrollo del meristemo apical (Watkinson y Powell 1997). En *Cycas armstrongii* se comienza a desarrollar cuando la planta tiene entre 10 a 30 hojas (Watkinson y Powell 1997) y en *C. sabatoi* no ocurre antes de que haya transcurrido un año de haber germinado. En algunos estudios en donde los individuos han sido categorizados con base en la longitud de su tronco, las plántulas e individuos pequeños que aún no desarrollan esta estructura suelen ser agrupados con individuos ya establecidos que ya lo

presentan, dejando poco claro cómo es la abundancia y la dinámica de estas fases tempranas respecto a las de las demás categorías (Flores-Vázquez 2008).

Los valores reproductivos (v) miden la contribución promedio, en término de número de descendientes, que un individuo de cierta categoría hará a la siguiente generación antes de morir (Fisher 1958 en Silvertown y Lovett-Doust 1993). Así, los valores reproductivos no sólo dependen del número promedio de descendientes que produce en el presente un individuo de cierta categoría, sino también del número de descendientes que producirá en categorías posteriores, que está supeditado a la probabilidad de que dicho individuo sobreviva y alcance cada una de tales categorías (Silvertown y Lovett-Doust 1993). Las plántulas tienen el valor reproductivo más bajo porque no producen descendencia y su reproducción futura depende de que sobrevivan hasta alcanzar una categoría reproductiva (Silvertown 1987). En las cícadas es común que un aumento en el tamaño de los individuos esté acompañado de un aumento de los valores reproductivos, lo cual conlleva a que la última categoría adulta, por lo general, presente el valor reproductivo más alto (Negrón-Ortiz et al. 1996, Álvarez-Yépez *et al.* 2011, Cabrera-Toledo 2009, Salomé-Castañeda 2009). El vector de valores reproductivos de *C. sabatoi* difirió de este patrón, dado que los valores reproductivos más altos los presentaron los adultos 4 y los juveniles, mientras que los adultos 5 y 6 presentaron valores reproductivos muy bajos. El alto valor reproductivo de los adultos 4 es consecuencia de la alta supervivencia que presentó esta categoría, mientras que los valores reproductivos bajos de los adultos A5 y A6 son consecuencia por un lado, de la alta probabilidad de supervivencia de los A4 y por el otro, de sus bajas fecundidades. Así, los valores reproductivos de los adultos A5 y A6 son, en última instancia, el resultado de su baja reproducción actual y de su limitada reproducción futura. De informa inversa, el

alto valor reproductivo de los juveniles se debe a que una vez que los individuos transitan a esta categoría, sus probabilidades de sobrevivir y reproducirse en el futuro son relativamente altas.

La tasa de crecimiento poblacional obtenida para la población estudiada de *C. sabatoi* ($\lambda = 0.9587$; $IC_{95\%} = 0.8910-1.0308$) fue similar a las reportadas en otras especies de cícadas (Cuadro 17). Si bien el valor estimado de λ podría sugerir que existe una tendencia de la población a decrecer bajo las condiciones actuales (periodo 2010-2011), los intervalos de confianza calculados indican que ésta no difiere de la unidad. De esta manera se comprueba que no existe evidencia de que la población de *C. sabatoi* localizada en “El Salto” se encuentre decreciendo, aún a pesar de la baja fecundidad que presenta la subpoblación adulta, y del bajo reclutamiento observado. Es común que las poblaciones de cícadas presenten tasas de crecimiento muy cercanas a la unidad, relacionadas directamente con la alta supervivencia de sus individuos adultos.

4.6 SENSIBILIDADES Y ELASTICIDADES

Las dos entradas matriciales con los valores de sensibilidad más altos fueron la supervivencia de los adultos 4 (0.628) y el crecimiento de las plántulas (0.625), mientras que las demás entradas presentaron valores de sensibilidad relativamente bajos (<0.12). Esto nos indica por un lado, que estas dos transiciones son clave para la permanencia de λ y por el otro, que se encuentran sujetas a una fuerte presión de selección (de Kroon *et al.* 1986). Así, la fase de plántula es uno de los filtros poblacionales más intensos del ciclo de vida de *C. sabatoi*, pues una vez que los organismos pasan esta fase de historia de su vida, su supervivencia es alta.

Cuadro 17. Comparación de la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) y las elasticidades por proceso demográfico obtenidas en otros estudios poblacionales de cícadas.

Especie	λ	Elasticidades			Fase más vulnerable del ciclo de vida	Referencia
		S	G	F		
<i>Ceratozamia mirandae</i>						Pérez-Farrera <i>et al.</i> 2006
Tres Picos	1.039 ± 0.046	0.195	0.499	0.306	Adultos de 20 a 30 cm de altura	
La Sombra	0.860 ± 0.09	0.048	0.783	0.169	Adultos de 20 a 30 cm de altura	
<i>Dioon edule</i>						Octavio-Aguilar <i>et al.</i> 2008
El Farallón	1.000	0.825	0.175	0	Adultos no reproductivos	
Monte Oscuro						
Decapitados	0.995	0.966	0.034	0	Adultos no reproductivos	
No decapitados	0.999	0.839	0.161	0	Adultos no reproductivos	
Rancho del Niño	1.000	0.866	0.134	0	Adultos no reproductivos	
<i>Dioon spinulosum</i>						Salomé-Castañeda, 2009
El Potrero	1.0318 (IC±0.00008)	0.941	0.039	0.0098	Adultos 2 (vol. del tronco >100 000.1 cm ³)	
Cerro Bola	1.0247 (IC±0.00002)	0.947	0.037	0.0074	Adultos 2 (vol. del tronco >100 000.1 cm ³)	
<i>Dioon sonorensis</i>	0.98	0.687	0.255	0.059	Adultos no reproductivos	Álvarez-Yépiz <i>et al.</i> 2011*
<i>Dioon caputoi</i>						Cabrera-Toledo 2009
2003	1.010 (IC = 0.952-1.068)	0.956	0.036	0.009	Adultos 3 (volumen del tronco >39 000 cm ³)	
2004	1.001 (IC = 0.960-1.042)	0.974	0.020	0.005	Adultos 3 (volumen del tronco >39 000 cm ³)	
2005	1.010 (IC = 0.968-1.052)	0.968	0.032	0.007	Adultos 2 (volumen de 13300 a 39 000 cm ³)	
<i>Encephalartos villosus</i>	1.0469	0.806	0.173	0.0216	Adultos (>2120 mm de longitud de la hoja)	Raimondo y Donaldson 2003
<i>Encephalartos cycadifolius</i>	1.0004	0.986	0.014	0.0004	Adultos 7 (11-15 troncos)	
<i>Zamia amblyphyllidia</i> †						Negrón-Ortiz <i>et al.</i> 1996
1982	0.9898	0.963	0.036	2×10 ⁻⁴	Adultos no reproductivos	
1983	0.9575	0.963	0.037	3×10 ⁻⁴	Adultos no reproductivos	
<i>Zamia loddigesii</i>	0.78 ± 0.08	0.953	0.039	0.008	Juveniles de 2.1 a 3 cm de diámetro	Aguirre-Fey 2004

Para algunas especies la información se muestra desglosada por localidad/población, año o tratamiento. (*) Este estudio aborda la dinámica poblacional de otras seis poblaciones de *D. sonorensis* para las cuales se estimaron λ s de entre 0.60 a 0.81. Aquí sólo se reporta la λ y las elasticidades de la población más grande.

Al igual que el valor de λ , la distribución de las elasticidades para cada uno de los procesos demográficos en *C. sabatoi* fue semejante a las encontradas en otras poblaciones de cícadas, con excepción de *Ceratozamia mirandae* (Cuadro 17), y que se caracterizó por una alta contribución relativa de la supervivencia a la tasa finita de crecimiento poblacional, seguida de las contribuciones del crecimiento y de la fecundidad, que son mucho menores. Este patrón de elasticidad es similar al que muestran las especies arbóreas de larga vida (Silvertown *et al.* 1996). Asimismo, en *C. sabatoi* se ha encontrado que son también las categorías adultas (A4 y A6) las que explican en mayor medida el valor de la tasa de crecimiento de la población (82%) y por ende λ es más susceptible a cambios en dichas categorías.

En el triángulo demográfico además es posible apreciar que la población de *C. sabatoi* junto con las de *D. edule* y la de *E. villosus* forman un subgrupo separado de las demás poblaciones (Fig. 19). Esto como consecuencia de la contribución relativamente mayor del crecimiento a la λ de estas poblaciones.

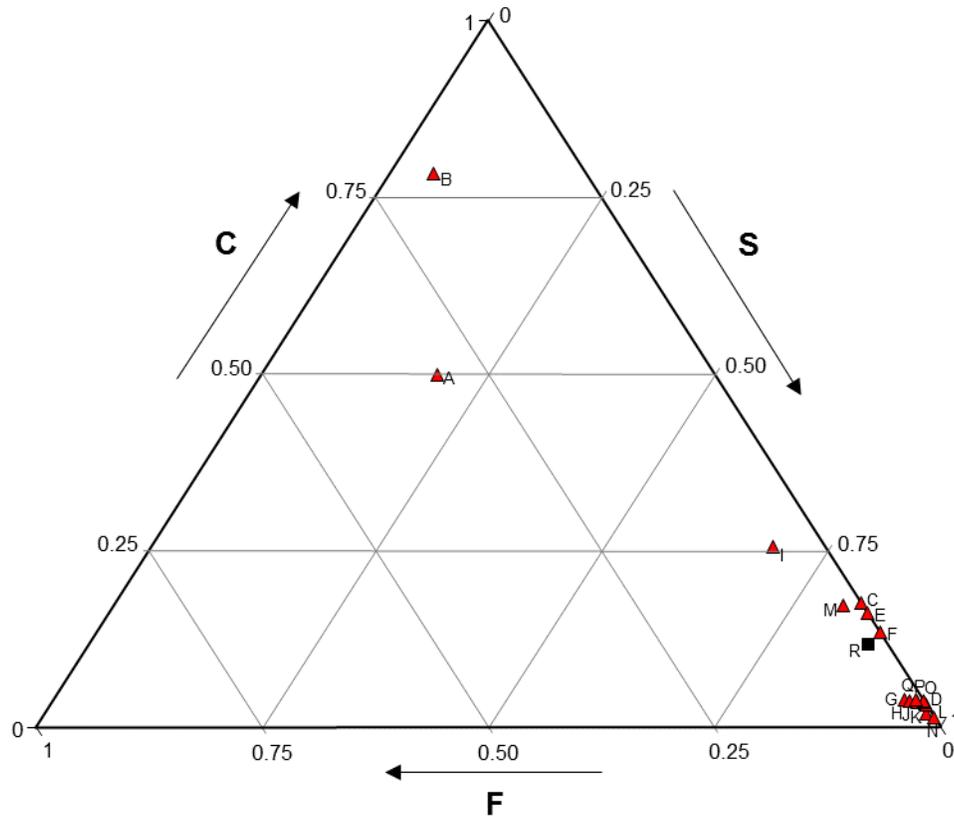


Figura 19. Triángulo demográfico en el que se muestran graficados los valores de elasticidad por proceso demográfico de la población de *Ceratozamia sabatoi* de “El Salto” y de otras poblaciones de cicadas que han sido estudiadas. A. *Ceratozamia mirandae* (Tres Picos), B. *Ceratozamia mirandae* (La Sombra), C. *Dioon edule* (El Farallón), D. *Dioon edule* (Monte Oscuro-Decapitadas), E. *Dioon edule* (Monte Oscuro-No decapitadas), F. *Dioon edule* (Rancho del Niño), G. *Dioon spinulosum* (El Potrero), H. *Dioon spinulosum* (Cerro Bola), I. *Dioon sonorensis*, J. *Dioon caputoi* (2003), K. *Dioon caputoi* (2004), L. *Dioon caputoi* (2005), M. *Encephalartos villosus*, N. *Encephalartos cycadifolius*, O. *Zamia amblyphyllidia* (1982), P. *Zamia amblyphyllidia* (1983), Q. *Zamia loddigesii* y R. *Ceratozamia sabatoi* (El Salto).

4.7 SIMULACIONES NÚMERICAS

Si bien los escenarios de manejo que plantearon incrementos en la fecundidad de los adultos tuvieron un efecto positivo bajo sobre λ (<0.02 con un aumento de hasta un 50% en las entradas de fecundidad), los incrementos en los componentes que la integran, en particular en la probabilidad de germinación, tuvieron un efecto relativamente más alto. Por

ejemplo, las simulaciones de porcentajes de germinación de 80 y 90% resultaron en tasas de crecimiento poblacional muy ligeramente mayores a la unidad (1.0001 y 1.005, respectivamente). Por otro lado, las simulaciones en donde se plantearon aumentos de un 10, 30 y 50% sobre la probabilidad de crecimiento de las plántulas tuvieron un impacto muy bajo en λ , con un incremento de su valor original menor a 0.01. La disminución de un 10% en la mortalidad de las plántulas acompañada por un aumento de hasta un 50% en la probabilidad de crecimiento de esta categoría tampoco resultó en un incremento considerable de λ (<0.02). No obstante, es importante señalar que, dada la alta sensibilidad que presentó esta entrada matricial, las probabilidades de transición de plántulas a juvenil ≥ 0.14 dan como resultado valores de λ por encima de la unidad. La extracción de individuos, simuladas a partir de aumentos en la mortalidad de cada categoría, mostró que λ es por mucho más vulnerable a la extracción o pérdida de los adultos 4, individuos con una longitud de tronco entre 10.1 y 12 cm.

Para poblaciones de *Dioon caputoi* también se han simulado escenarios de manejo a través de modificaciones en los valores de fecundidad, crecimiento y/o permanencia de las matrices. A partir de estas simulaciones se encontró que la reintroducción conjunta de juveniles y de adultos pequeños (individuos de 8 a 30 cm de altura) es la acción de manejo más efectiva para el crecimiento de las poblaciones estudiadas de esta especie. Si bien la extracción de semillas, así como la extracción simultánea de juveniles y de adultos de tamaño pequeño tuvieron un efecto negativo sobre la tasa promedio de crecimiento de las poblaciones, este no fue significativo (Cabrera-Toledo 2009). Simulaciones de la supervivencia de las plántulas y de la producción de semillas por cono de una población de

D. sonorensis mostraron que incrementos simultáneos de estas dos variables conlleva a un aumento sustancial de la λ de la población (Álvarez-Yépiz *et al.* 2011).

4.8 IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN

El estudio demográfico en poblaciones de cícadas ha mostrado que los individuos de poblaciones diferentes, o incluso subpoblaciones en un mismo sitio pero en diferentes microhábitats, pueden presentar diferencias en su producción de hojas, sus patrones de crecimiento y su estructura y dinámica poblacional (Pérez-Farrera 2004, Shung *et al.* 2004, Octavio-Aguilar 2009). Dado lo anterior, resulta de vital importancia que el estudio demográfico de *C. sabatoi* se extienda a sus demás poblaciones, lo que permitirá entender cómo afecta la variabilidad espacial a los procesos demográficos de esta especie. En este sentido, también es importante señalar que un año de datos no es suficiente para predecir la realidad de la especie. Las tasas vitales están sujetas a muchos factores, la fecundidad por ejemplo varía dependiendo de la actividad de los polinizadores, de las fluctuaciones del clima y de la depredación, aspectos que sólo se pueden resolver con por lo menos dos o tres ciclo (años) de datos (Vovides 2013, comunicación personal). El monitoreo continuo de las poblaciones permite tener un conocimiento más claro de su dinámica a largo plazo, en particular del efecto de eventos ambientales raros sobre la supervivencia y el reclutamiento de sus individuos (Álvarez-Yépiz *et al.* 2011).

En cuanto a las estrategias de manejo y conservación de esta población de *C. sabatoi*, es importante señalar que para lograr su permanencia será necesario implementar medidas de manejo y conservación que garanticen la protección y permanencia a largo plazo de los individuos de las categorías adultas que son los que tienen potencial reproductivo, en

particular las de tamaño más grande (adultos 4, 5 y 6). Evitar la potencial extracción de individuos adultos y el deterioro del hábitat son dos aspectos que deberán ser considerados.

Los resultados de este trabajo sugieren que las fases de semillas y plántulas tienen, como suele suceder en las poblaciones vegetales, un efecto de filtro en la regeneración de esta población de *C. sabatoi*, dada su baja abundancia y su alta mortalidad respecto a las demás categorías. De ahí que sea necesario profundizar en el estudio de los factores ecológicos que intervienen desde la producción y germinación de las semillas hasta el establecimiento de las plántulas de esta especie. A su vez, la identificación y caracterización del ciclo de vida de su polinizador y la evaluación del estado de sus poblaciones resulta crucial.

En esta población de *C. sabatoi* se producen muy pocas semillas como consecuencia de la baja probabilidad de los adultos de reproducirse y por variables ambientales como la herbívora de los megastróbilos. Además, la baja probabilidad de germinar de las semillas dentro de su hábitat y la alta mortalidad de las plántulas conllevan a una abundancia muy baja de plántulas. Sin embargo, tanto la contribución relativa de la fecundidad como la supervivencia de las plántulas a la tasa de crecimiento de la población es baja. Por ello, es posible sugerir como medida de manejo la extracción de una proporción de la producción anual de semillas para su germinación *ex situ*, y posterior introducción a su hábitat, cuando las plantas ya hayan sorteado dos de las fases más cruciales en el ciclo de vida de *C. sabatoi* que, como ya se mencionó, son la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas (e.g. reintroducir adultos). La reintroducción a la población de individuos adultos, aún en pequeñas cantidades, tiene dos ventajas; por un lado, la probabilidad de supervivencia de estos individuos es más alta, y por el otro, la producción de semillas

aunque sea esporádica asegura una contribución a la categoría de plántulas (Vovides *et al.* 2011). Además, la introducción de individuos adultos respecto a la de juveniles tiene la ventaja adicional de que no es necesario esperar a que estos alcancen la madurez reproductiva.

La conservación del habitat de esta cícada parece decisiva para la permanencia de sus poblaciones, dadas las tasas aceleradas de cambio de uso de suelo y las múltiples fuentes de disturbio observadas en el PNM (extracción de mármol y carbonato de calcio, deforestación y pastoreo de ganado, entre otras). En el sitio donde se localiza la población estudiada de *C. sabatoi* se observó poco disturbio antropogénico, tal vez como consecuencia de su pendiente y difícil acceso. No obstante, la extracción de mármol, así como la presencia de un camino para el transporte de este material, en una zona aledaña al sitio de estudio constituye una fuente latente de disturbio y pérdida del hábitat para esta población. Otra de las localidades con presencia de *C. sabatoi* en el PNM, que presenta una topografía menos accidentada, mostró fuertes evidencias de disturbio debido al ganado, sólo se observó un individuo remanente de *C. sabatoi*. A diferencia de otras especies de cícadas que han sido halladas en pequeños parches de vegetación natural y en zonas que han sufrido de un considerable disturbio antropogénico en el estado de Hidalgo (e.g. *Ceratozami fuscovitidis*, *Zamia fischeri*, *Z. loddigesii* y *D. edule*), las poblaciones de *C. sabatoi* muy frecuentemente están asociadas a zonas con un buen estado de conservación por lo que ha sido considerada como una especie relativamente sensible al disturbio antropogénico (Vite *et al.* 2013).

En 2007 se inició el proceso de recategorización del Parque Nacional Los Mármoles a Área de Protección de Flora y Fauna. En este sentido, es imperativo que la zonificación que se

plantee en el plan de manejo del hasta ahora PNM considere como una prioridad la protección y conservación de zonas con una alta diversidad específica y ecosistémica o que presentan especies amenazadas o de distribución restringida, como serían las áreas en donde se distribuyen poblaciones de *C. sabatoi*. Lo que en última instancia, es uno de los objetivos fundamentales para la existencia y el establecimiento de toda ANP. La creación de UMAS para la propagación y repoblación de *C. sabatoi*, podrían constituir una buena estrategia para la conservación y recuperación de esta especie con beneficios para los pobladores (Vovides *et al.* 2012).

5. CONCLUSIONES

- La población estudiada de *C. sabatoi* tiene una densidad baja comparada con la registrada en algunas poblaciones de cícadas.
- La estructura poblacional estuvo dominada por individuos adultos, mientras que la abundancia de semillas y plántulas observada fue baja.
- La población se encuentra en equilibrio numérico ($\lambda \approx 1$), aún a pesar de la baja reproducción y del bajo reclutamiento. La reproducción se presenta en una proporción muy baja de la población y se refleja en una baja producción de semillas, y un escaso reclutamiento de nuevos individuos.
- La germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas son dos procesos críticos en la regeneración de esta población.
- Al igual que otras cícadas, la permanencia de la población está dada por la alta supervivencia de sus individuos adultos.
- La categoría que más contribuyó a la tasa de crecimiento de la población fue la de los adultos con una longitud de tronco de 10 a 12 cm.
- La conservación del habitat de esta población es crítico para su permanencia, por lo que el diseño y adopción de un plan de manejo adaptado a las características geográficas y ecológicas del PNM y socioeconómicas y culturas de las comunidades que lo habitan debe ser considerado como una prioridad.

LITERATURA CITADA

Aguirre-Fey, D. 2004. Demografía y Genética de Poblaciones de *Zamia loddigesii* Miq. (Zamiaceae) en el Centro de Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana. México.

Alejandre-Rosas, J. A., Sánchez-Tinoco, M. I., y Vázquez-Torres, M. 1990. Estructura poblacional de *Ceratozamia mexicana* Brongn. (Zamiaceae) en un bosque del centro de Veracruz. *La Ciencia y El Hombre* 5: 93-112.

Alvárez-Yépez, J. C., Doviak, M. y Búrquez, A. 2011. Persistence of a rare ancient cycad: Effects of environment and demography. *Biological Conservation* 144:122-130.

Álvarez-Zúñiga, E. 2008. El género *Quercus* en el Parque Nacional Los Mármoles, estado de Hidalgo y morfología foliar de *Quercus laeta* Liebm. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del estado de Hidalgo, Pachuca, Hidalgo.

Álvarez-Zúñiga, E., Sánchez-González, A. y Valencia-Álamos, S. 2010. Los encinos del Parque Nacional Los Mármoles. Hidalgo, México. *Madera y Bosques* 16(4):55-66.

Bellardie, R. T. y Whelan, R. J. 1986. Masting, seed dispersal and seed predation in the cycad *Macrozamia communis*. *Oecologia* 70:100-105.

Benton, T. G. y Grant, A. 1999. Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *Trend of Ecology & Evolution* 14(12):467-471.

Bevill, R. L. y Louda, S. M. 1999. Comparisons on related rare and common species in the study of plant rarity. *Conservation Biology* 13:493-498.

Cabrera-Toledo, D., González-Astorga, J. y Vovides, A. P. 2008. Heterozygote excess in ancient populations of the critically endangered *Dioon caputoi* (Zamiaceae) from central México. *Botanical Journal of the Linnean Society* 158:436-447.

Cabrera-Toledo, D. 2009. Biología poblacional de dos cícadas mexicanas con distintos niveles de rareza. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, México.

Cabrera-Toledo, D., González-Astorga, J. y Flores-Vázquez, J.C. 2012. Fine-scale spatial genetic structure in two Mexican cycad species *Dioon caputoi* (Zamiaceae, Cycadales): Implications for conservation. *Biochemical Systematics and Ecology* 40: 43-48.

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. 2001. Matrix population models. 2nd ed. Sunderland. MA. Sinauer Associates Inc.

Chase, M.W., Soltis, D.E., Olmstead, R.G., Morgan, D., Les, D.H., Mishler, B.D., Duvall, M.R., Price, R.A., Hills, H.G., Qiu, Y-L., Kron, K.A., Rettig, J.H., Conti, E., Palmer, J.D., Manhart, J.R., Sytsma, K.J., Michaels, H.J., Kress, W.J., Karol, K.G., Clark, W.D., Hedrén,

M., Gaut, B.S., Jansen, R.K., Kim, K-L., Wimpee, C.F., Smith, J.F., Furnier, G.R., Strauss, S.H., Xiang, Q-Y., Plunkett, G.M., Soltis, P.S., Swensen, S.M. Williams, S.E., Gadek, P.A., Quinn, C.J., Eguiarte, L.E., Golenberg, E., Learn, G.H., Graham, S.W., Barrett, S.C.H., Dayanandan, S. y Albert, V.A. 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80, 528–580.

Clark, D. B. y Clark, D. A. 1988. Leaf production and the cost of reproduction in the neotropical rain forest cycad, *Zamia skinneri*. *Journal of Ecology* 76: 1153-1163.

Clark, D. B., Clark, D. A. y Grayum, M. H. 1992. Leaf demography of a neotropical rain forest cycad, *Zamia skinneri* (Zamiaceae). *American Journal of Botany* 79(1):28-33.

CONANP [Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas]. 2007. Estudio previo justificativo para la modificación del decreto por el que se pretende recategorizar el Parque Nacional Los Mármoles como Área de Protección de Flora y Fauna. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas-Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, México, D.F. <<http://www.conanp.gob.mx/anp/consulta/EPJ-marmoles.pdf>>. Consulta hecha el 10 marzo 2012.

Contreras-Medina, R., Luna, I. y Alcántara, O. 2003. Zamiaceae en Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM. Serie Botánica* 74(2): 289-301.

CITES [Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora silvestre]. 2003. Review of Significant Trade Cycads. PC14 Doc. 9.2.2. Annex 1. <<http://www.cites.org/eng/com/pc/14/E-PC14-09-02-02-A1.pdf>>. Consulta hecha el 15 de marzo 2012.

CITES. 2012. Apéndices I, II y III. <<http://www.cites.org/esp/app/appendices.php>>. Consulta hecha el 30 abril 2012.

Cruz-Alarcón, M. 2009. Germinación y maduración en semillas de *Ceratozamia mexicana* Brongn. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana, Xalapa.

de Kroon, H., Plaisier, A., Van Groenendael, J., Caswell, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67:1427-1431

Delgadillo-Moya, C., Cárdenas-Soriano, M. A., Gálvez-Aguilar, V. M. y Sánchez-González, A. 2011. Musgos del Parque Nacional Los Mármoles, Hidalgo, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 89:19-26. Donaldson, J. S. 1995. Understanding cycad life histories: an essential basis for successful conservation. En: Donaldson, J. S. (Ed.) *Cycad Conservation in South Africa: Issues, priorities and Actions*. Cycad Society of South Africa, Stellenbosch, South Africa.

Donaldson, J. S. 2003. Introduction. En: Donaldson, J. S. (Ed.) *Cycads, Status survey and conservation action plan*. Gland, Suiza: IUCN 1, 2.

Donaldson, J. S., Hill, K.D. y Stevenson, D. W. 2003. Cycads of the World: An Overview. En: Donaldson, J. S. (Ed.) Cycads, Status survey and conservation action plan. Gland, Suiza: IUCN 3-8.

Ellstrand, N. C. y Elam, D. R. 1993. Population genetics consequences of small population size: Implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:217-242.

Esparza-Olguín, L. G. 2004. ¿Qué sabemos de la rareza en especies vegetales? Un enfoque genético-demográfico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 75:17-32.

Esparza-Olguín, L., Valverde, T. y Mandujano, M. C. 2005. Comparative demographic analysis of three *Neobuxbaumia* species (Cactaceae) with differing degree of rarity. *Population Ecology* 47:229-245.

Flores-Vázquez, J. C. 2008. Dinámica de las fases tempranas de desarrollo y genética de poblaciones de la cícada *Dioon merolae* en los Taviches, Oaxaca. Tesis de Maestría. UNAM. México.

Frankham, R. 2005. Genetics and extinction. *Biological Conservation* 126:131-140.

Gaston, K. J. 1994. Rarity. Population and Community biology series 13. Chapman & Hall. England.

Hamrick, J. L. y Godt, M. J. W. 1996. Conservation Genetics of Endemic Plant Species. En: Avise, J. C. y Hamrick J. L. Conservation Genetics. Case histories from nature. Chapman & Hall. USA.

Haynes, J. L. 2011. World List of Cycads: A Historical Review. IUCN/SSC Cycad Specialist Group. Sin publicar 36 pp. <<http://www.cycadsg.org/pages/worldlist.htm>>. Consulta hecha el 15 de marzo 2012.

Hill, K.D., Stevenson, D.W. y Osborne, R. 2007. The world list of cycads. Proveniente de la 7th International Conference on Cycad Biology (CYCAD 2005), Xalapa, Mexico, Junio 2005. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 97:454-483.

INE-SEMERNAP. 2000. Protección Conservación y Recuperación de la Familia Zamiaceae (Cycadales) de México. Instituto Nacional de Ecología y Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. México.

IUCN [The IUCN Red List of Threatened Species]. 2010. Cycad Facts. <http://cmsdata.iucn.org/downloads/cycad_factsheet_final.pdf>. Consulta hecha el 20 mayo 2012.

IUCN [The IUCN Red List of Threatened Species]. 2012. Version 2011.2. <<http://www.iucnredlist.org>>. Consulta hecha el 19 mayo 2012

Jones, D. L. 1993. Cycads of the world. Ancient plants in today's landscape. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Kruckeberg, A. R. y Rabinowitz, D. 1985. Biological aspects of endemism in higher plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:447-479.

Lázaro-Zermeño, J. M., González-Espinosa, M., Mendoza, A. y Martínez-Ramos, M. 2012. Historia natural de *Dioon merolae* (Zamiaceae) en Chiapas, México. *Botanical Sciences* 90(1): 73-87.

Lázaro-Zermeño, J. M., González-Espinosa, M., Mendoza, A. y Martínez-Ramos, M. 2011. Individual growth, reproduction and population dynamics of *Dioon merolae* (Zamiaceae) under different leaf harvest histories in Central Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* 261:427-439.

Macip-Ríos, R., Brauer-Robleda, P., Zúñiga-Vega, J. J. y Casas-Andreu, G. 2011. Demography of two populations of the Mexican mud turtle (*Kinosternon integrum*) in central Mexico. *Herpetological Journal* 21:235-245.

Mamay, S. H. Paleozoic origin of the cycads. Professional Paper 934, U. S. Geological Survey, Washington, D.C., 1976.

Menges, E. S. 2000. Population viability analyses in plants: challenges and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution* 159(2):51-56.

Mesterton-Gibbons, M. 1993. Why demographic elasticities sum to one: a postscript to de Kroon et al. *Ecology* 74:2467-2468.

Nagalingum, N. S., Marshall, C. R., Quental, T. B., Rai, H. S., Little, D. P. y Mathews, S. 2011. Recent Synchronous Radiation of a Living Fossil. *Science* 334: 796-799.

Negrón-Ortiz, V. y Brackon, G. J. 1989. Population structure in *Zamia debilis* (Zamiaceae). I. Size classes, leaf phenology, and leaf turnover. *Amer. J. Bot.* 76(6): 891-900.

Negrón-Ortiz, V., Gorchov, D. L. y Breckon, G. J. 1996. Population structure in *Zamia* (Zamiaceae) in Northern Puerto Rico. II. Seed germination and stage-structured population projection. *International Journal of Plant Sciences* 157(5): 605-614.

Nixon, K.C., Crepet, W. L., Stevenson, D. W. y Friis, E. M. 1994. A Reevaluation of seed plant phylogeny. *Annals of the Missouri Botanic Garden* 81:484-533.

Norstog, K. 1987. Cycads and the Origin of Insect Pollination. *American Scientist* 75 (3): 270-279.

Norstog, K. y Fawcett, P. 1989. Insect-cycad symbiosis and its relation to the pollination of *Zamia furfuracea* (Zamiaceae) by *Rhopalotria mollis* (Curculionidae). *Amer. J. Bot.* 76(9): 1380-1394.

Norstog, K. y Nicholls, T. J. 1997. The biology of the cycads. Ithaca and London: Cornell University Press.

Norstog, K. 2003. Foreword. En Donaldson J.S. (Ed.). Cycads: Status Survey and Conservation Action Plan, IUCN. Gland, Suiza.

Octavio-Aguilar, P. 2009. Demografía y genética de poblaciones para tres localidades de *Dioon edule* Lindl. (Zamiaceae) en el estado de Veracruz. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, A. C. México.

Osborne, R., Calonje, M. A., Hill, K. D., Stanberg, L. y Stevenson, D. W. 2012. The World List of Cycads. En: Proceedings of the 8th International Conference on Cycad Biology (CYCAD 2008), January 2008, Panama City, Panama. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 106: 480-510. <<http://www.cycadsg.org/publications/World-List-CYCAD-2008.pdf>>. Consulta hecha el 3 de marzo de 2013.

Pérez-Farrera, M. A. y Vovides, A. P. 1997. Manual para el cultivo y propagación de cycadas. Instituto Nacional de Ecología, Universidad de Ciencias y Artes del Estado de Chiapas, Instituto de Historia Natural e Instituto de Ecología, A.C. México.

Pérez-Farrera, M.A., Vovides, A. P. y Álvarez-Moctezuma, J. G. 1999. A study on germination of the cycad *Dioon merolae* (Zamiaceae). *The New Plantsman* 6:214-218.

Pérez-Farrera, M. A., Quintana-Ascencio, P., Salvatierra-Izaba, B. 2000. Population dynamics of *Ceratozamia matudai* Lundell (Zamiaceae) in Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico. *Journal of the Torrey Botanical Society* 127(4): 291-299.

Pérez-Farrera, M. A y Vovides, A. P. 2004. Spatial Distribution, Population Structure and fecundity of *Ceratozamia matudai* Lundell (Zamiaceae) in El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico. *The Botanical Review* 70(2): 299-311.

Pérez-Farrera, M. A., Vovides, A. P., Octavio-Aguilar, P., Gónzales-Astorga, J., De la Cruz-Rodríguez, J., Hernández-Jonapá, R. y Maza, S. 2006. Demography of the cycad *Ceratozamia mirandae* (Zamiaceae) under disturbed and undisturbed conditions in a Biosphere Reserve of Mexico. *Plant Ecology* 187:97-108.

Peters, C. M. 1994. Sustainable harvest of non-timber plant resources in tropical moist forest: An ecological primer. *Biodiversity Support Program* (BSP). Washington, D.C.

Raimondo, D. C. y Donaldson, J. S. 2003. Responses of cycads with different life histories to the impact of plant collecting: simulation models to determine important life history stages and population recovery times. *Biological Conservation* 111:345-358.

Randell, B. 2008. Ordenamiento ecológico territorial regional en los municipios donde se ubica el Parque Nacional Los Mármoles. Consejo Estatal de Ecología. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. DQ006. México D.F.

Ramírez-Cruz, S., Sánchez-González, A. y Tejero-Díez, D. 2009. La Pteridoflora del Parque Nacional Los Mármoles, Hidalgo, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 84: 35-44.

Rundel, P.W., Patterson, M., Boonpragob, K. y Esler, K. J. 2002. Demography and ecophysiology of *Cycas siamensis* in a deciduous dipterocarp woodland of central Thailand. *Natural History Bulletin of the Siam Society* 50: 15-24.

Salomé-Castañeda, E. 2009. Parámetros demográficos de *Dioon spinulosum* Dyer & Eichler (Zamiaceae), en San Miguel Soyaltepec, Oaxaca. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, A. C. México.

Sánchez-González, A., Álvarez, Z. E., Tejero-Díez, J. D. 2010. Richness and distribution patterns of ferns and lycopods in Los Mármoles National Park, Hidalgo, Mexico. *Journal of the Torrey Botanical Society* 137(4): 373-379.

Sánchez-Tinoco, M. Y., Mark-Engleman, E. y Vovides, A. P. 2000. Cronología reproductora de *Ceratozamia mexicana* (Cycadales). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 66: 15-23.

Schneider, D., Wink, M., Sporer, F. y Lounibos, P. 2002. Cycads: their evolution, toxins, herbivores and insect pollinators. *Naturwissenschaften* 89:281-294.

SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestre-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. México.

Shong, H., Hui-Ting, H., Kang, F., y Yu-Chung, C. 2004. Patterns of Genetic Variation and Demography of *Cycas taitungensis* in Taiwan. *The Botanical Review* 70(1): 86-92.

Silvertown, J.W. 1987. Introduction to plant population ecology. Segunda edición. Longman Scientific & Technical. Estados Unidos.

Silvertown, J. W. y Lovett-Doust, J. 1993. Introduction to plant population biology. Oxford Blackwell Scientific Publications.

Silvertown, J., Franco, M. y Manges, E. 1996. Interpretation of Elasticity Matrices as an Aid to the Management of Plant Populations for Conservation. *Conservation Biology* 10(2):591-597.

Stevenson, D. W. 1980. Radial growth in the Cycadales. *American Journal of Botany* 67:465-475.

Stevenson, D. W. 1990. Morphology and systematics of the Cycadales. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 57:169-172.

- Stevenson, D. W. 1992. A formal classification of the extant cycads. *Brittonia* 44: 220-223.
- Vite, A., Pulido, M.T., Flores-Vázquez, J. 2013. Estrategia estatal de conservación de las cícadas (Zamiaceae): una propuesta para el estado de Hidalgo, México. *Rev. Biol. Trop.* 61(3): 1119-1131.
- Vovides, A. P. 1990. Spatial distribution, survival, and fecundity of *Dioon edule* (Zameaceae) in a Tropical Deciduous Forest in Veracruz, Mexico, with notes on its habitat. *American Journal of Botany* 77(2): 1532-1543.
- Vovides, A. P., Torres, V., Schutzman, B. e Iglesias, G.A. 1993. A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Queretaro and Hidalgo, Mexico. *Novon* 3(4): 502-506.
- Vovides, A. P. e Iglesias, C. G. 1994. An integrated conservation strategy for the cycad *Dioon edule* Lindl. *Biodiversity and Conservation* 3: 137-141.
- Vovides, A. P., Ogata, N, Sosa, V. y Esparza-García, E. 1997. Pollination of endangered Cuban cycad *Microcycas calocoma* (Miq.) A.DC. *Botanical Journal of the Linnean Society* 125: 210-210.
- Vovides, A. P. 1999. Zamiaceae. *Flora del Bajío y de regiones adyacentes* 71: 6-9.
- Vovides, A. P. 2000. México: segundo lugar en diversidad de cícadas. CONABIO. *Biodiversitas* 31:6-10.
- Vovides, A. P., Chemnick, J. y Gregory, T. 2010. *Ceratozamia sabatoi*. En: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <www.iucnredlist.org>. Consulta hecha el 10 abril 2010.
- Vovides, A.P., Pérez-Farrera, M. A. e Iglesias C. 2010. Cycad propagation by rural nurseries in Mexico as an alternative conservation strategy: 20 years on. *Kew Bulletin* 65: 603-611.
- Vovides, A. P., Pérez-Farrera, M. A., e Iglesias, C. (En prensa). Nuestro conocimiento sobre la diversidad de las cícadas (Zamiaceae, Cycadales). CONABIO, Estudio de Estado, (Tabasco) México D. F.
- Watkinson, A. R. y Powell, J. C. 1997. The life history and population structure of *Cycas armstrongii* in monsoonal northern Australia. *Oecologia* 111:341-349.
- Yañez-Espinosa, L. y Sosa-Sosa, F. 2007. Population structure of *Dioon purpusii* Rose in Oaxaca, Mexico. *Neotropical Biology and Conservation* 2(1): 46-54.
- Zar, J. H. 1984. Biostatistical Analysis. Segunda edición. Prentice Hall. Estados Unidos.
- Zhifeng, G y Thomas, B.A. 1989. A review of fossil cycad megasporophylls, with new evidence of *Crossozamia* Pomel and its associated leaves from the lower Permian of Taiyuan, China. *Review of Palaeobotany and Palynology* 60: 205-223.

Zúñiga, E., Sánchez-González, A. y Granados-Sánchez, D. 2009. Análisis de la variación morfológica foliar en *Quercus laeta* liebm. en el Parque Nacional Los Mármoles, Hidalgo, México. *Revista Chapingo*. Serie ciencias forestales y del ambiente 15(2): 87-93.