



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**CRITERIOS PARA EL MANEJO DE UN HÍBRIDO INVASOR,
Kalanchoe × houghtonii (CRASSULACEAE) MEDIANTE EL USO DE ANÁLISIS
DEMOGRÁFICOS PROSPECTIVOS Y RETROSPECTIVOS**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

OLIVIA TABARES MENDOZA

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. CARLOS MARTORELL DELGADO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. JORDAN KYRIL GOLUBOV FIGUEROA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA, UNIDAD XOCHIMILCO
CIUDAD DE MÉXICO, ABRIL DE 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**CRITERIOS PARA EL MANEJO DE UN HÍBRIDO INVASOR,
Kalanchoe × houghtonii (CRASSULACEAE) MEDIANTE EL USO DE ANÁLISIS
DEMOGRÁFICOS PROSPECTIVOS Y RETROSPECTIVOS**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

OLIVIA TABARES MENDOZA

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. CARLOS MARTORELL DELGADO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. JORDAN KYRIL GOLUBOV FIGUEROA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA, UNIDAD XOCHIMILCO
CIUDAD DE MÉXICO, ABRIL DE 2016



OFICIO FCIE/DEP/133/2016

ASUNTO: Oficio de Jurado

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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 14 de septiembre de 2015 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en el campo de conocimiento de Ecología del (la) alumno (a) TABARES MENDOZA OLIVIA con número de cuenta 408055721 con la tesis titulada "Criterios para el manejo de un híbrido invasor, *Kalanchoe xhoughtonii* (Crassulaceae) mediante el uso de análisis demográficos prospectivos y retrospectivos", realizada bajo la dirección del (la) DRA. MARÍA TERESA VALVERDE VALDÉS:

Presidente: DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO
Vocal: DR. ERNESTO VICENTE VEGA PEÑA
Secretario: DR. CARLOS MARTORELL DELGADO
Suplente: DRA. ANDREA MARTÍNEZ BALLESTÉ
Suplente: DR. JORDAN KYRIL GOLUBOV FIGUEROA

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 10 de marzo de 2016

M. del Coro Arizmendi

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



MCAA/MJFM/ASR/gr*

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

- Al posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por la excelente formación académica recibida.
- Al consejo nacional de Ciencia y Tecnología que me otorgó una beca nacional con número de becario 294540 y número de apoyo 363117 y una beca mixta con numero de convocatoria 290842 para realizar una estancia de en el extranjero.
- A mi tutora Dra. María Teresa Valverde Valdés y a mi comité Tutor, Dr. Carlos Martorell Delgado y Dr. Jordan Kyril Golubov Figueroa por construir este proyecto conmigo y guiarme a través de todo el proceso.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Quiero agradecer a Tere Valverde por su guía como asesora de este proyecto, que construimos juntas paso a paso. Gracias por fascinarme con la ecología de poblaciones y la demografía, y por ser una de las mejores profesoras que he tenido. Gracias por todo tu cariño y apoyo.

A Carlos Martorell y Jordan Golubov por hacer de los tutorales una experiencia muy enriquecedora y agradable, y por compartir conmigo sus conocimientos.

Special thanks to Dr. Pedro Quintana-Ascencio and the MEDIANS LAB in University of Central Florida: Lina Sanchez, Steffan Pierre, Maria Paniw, Matthew Tye, Jessica Hearn, Katelyn Dunigan and Luz Castro, for welcoming me in such a warm way, improving my work a lot, sharing adventures in Florida and making my research stay a great experience both academic and personal.

Pedro muchísimas gracias por todo lo que aprendí de ti en UCF, el trabajar contigo me hizo crecer y ser más crítica, y le dio a mi trabajo mucha más calidad y elementos.

A mis asistentes de campo: Ixchel Gonzalez, Eduardo Perez Pazos, Bruno Barrales, Valeria Petrone, Rogelio Montiel, Thai Khan Ramirez y Tania Benavidez. Muchas gracias por arriesgar el físico en esa ladera y coleccionar los miles de datos usados en este trabajo, pero sobre todo, gracias por su amistad y su tiempo.

Agradezco también a mis profesores de la maestría: Alex Correa, José Raventos, Daniel Piñeiro, María del Carmen Mandujano e Irene Pisanty por darme muchas herramientas y una formación sólida en estadística, genética y ecología de poblaciones.

A los miembros de mi gran laboratorio: Jaime Zuñiga, Consuelo Bonfil, Irene Pisanty, Mariana Hernández, Pedro Mendoza, Bruno, Mónica, Alex, Ana, Kari, Victor, Irene, Vale, Jazmín, Luisa, Mariana, Gonzalo, Rubén, Karla, Anaín, Adriana, Edgar, Claudia, Nabila y mucha gente más, por hacer cada día de este laboratorio un lugar excelente para trabajar.

Al Equipo Gula: Hibra, Kari, Victor, Irene, Alex, Ana y Jazmín por tantos momentos memorables en el karaoke y reunidos en torno a cantidades masivas de comida, los quiero un montón.

A la Tini gang: Stefan, Elena y Anne por ser unos amigos increíbles con los que he podido hablar y quejarme absolutamente de todo. Porque verlos siempre es la mejor parte de la semana y por tantas crisis superadas junto a ustedes. Que siga habiendo martinis para toda la vida. *Kiitos paljon!!*

Lalo no hay forma de poner lo mucho que te quiero y lo feliz que me hace compartir nuestro crecimiento académico. Tú me haces ser mejor investigadora, mejor profesora y mejor persona, me motivas a dar mi mejor esfuerzo.

Ix, desde la licenciatura has sido el apoyo más grande que he tenido en campo y cuando estoy contigo sé que todo se va a resolver, gracias por tu amistad y tu ayuda, cuenta conmigo siempre.

A los que están lejos pero aun así siempre tienen porras, consejos y tiempo de platicar: Rex, Alex, Viri y Thai. Muchas gracias por su amistad sin fronteras, los quiero muchísimo y en el corazón siempre estamos juntos.

A mi mamá y hermana por cada abrazo y palabra de aliento. Por todo el amor que junto con papá me han dado desde el día que nací. Porque sin ustedes yo no sería yo.

A Atenas, por tantísimo amor, por tantas lagrimas que secaste a lo largo de este proyecto, por aguantar ausencias e impulsarme siempre. Por despertar todos los días con un beso y poder platicar hasta la madrugada. Por ser lo mejor que me ha pasado.

A mi familia: Papá, Mamá, Cachi, Atenas, Pepe, Nugget y Telera
Por la vida, por el amor recibido y dado, por los ánimos y las sonrisas.

We must make no mistake [with invasive species]: we are seeing one of the great historical convulsions in the world's fauna and flora.

Charles Sunderland Elton, 1958. Pionero de la Ecología de las Invasiones

After all, a biological invasion consists of a new species arriving in the midst of an existing community of native species. Will the new entry survive or not, and if it does, how will it affect the natives? It seemed to me that answer to these questions would shed light on the forces structuring community ecology.

Daniel Simbeloff, 2013

Love wasn't something you bargained with or negotiated with...it lived by its own rules. It was like an invasive species that entered your garden without warning, and proceeded to grow wildly out of control, resistant to every method employed to kill it. Basically, love was pigweed..

Lisa Kleypas, 2013

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN.....	1
ABSTRACT	3
1. INTRODUCCIÓN	5
2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	8
3. ANTECEDENTES.....	10
3.1 Generalidades de las plantas invasoras	10
3.2 Patrones demográficos en especies invasoras.....	13
3.3 Manejo de plantas invasoras.....	14
3.4 El género <i>Kalanchoe</i>	15
4. MÉTODOS	17
4.1 Sitio de estudio	17
4.2 Especie de estudio.....	21
4.3 Métodos de Campo.....	23
4.4 Análisis numérico	25
5. RESULTADOS.....	35
5.1 Densidad y estructura poblacional inicial	35
5.2 Dinámica Poblacional de <i>Kalanchoe ×houghtonii</i> sin manejo.....	35
5.3 Evaluación de los tratamientos de manejo en <i>Kalanchoe ×houghtonii</i>	39
5.4 Supervivencia y crecimiento de propágulos en invernadero.....	49
6. DISCUSIÓN	51
6.1 Dinámica poblacional de <i>Kalanchoe ×houghtonii</i>	51
6.2 Evaluación de los tratamientos de manejo	53
6.3 Supervivencia y crecimiento de plantlets en el invernadero	62
7. CONCLUSIONES.....	63
8. LITERATURA CITADA	64
9. ANEXOS.....	69

LISTA DE FIGURAS Y CUADROS

Figura 1. Ubicación de la Reserva de la Biósfera “Barranca de Metztitlán”	17
Figura 2. Polígono de los límites de la Reserva y ubicación del sitio de estudio	18
Figura 3. Climograma de la Reserva de la Biósfera “Barranca de Metztitlán”	19
Figura 4. Sitio de estudio durante la temporada de floración de <i>Kalanchoe ×houghtonii</i>	20
Figura 5. A-Hojas y plantlets de <i>Kalanchoe ×houghtonii</i> . B-Inflorescencia de <i>K. ×houghtonii</i>	21
Figura 6. Inflorescencia seca con plantlets de <i>Kalanchoe ×houghtonii</i>	22
Cuadro 1. Propágulos colectados para su seguimiento en el invernadero	25
Cuadro 2. Valores de AIC para los diferentes GLM Poisson entre el número de plantlets producidos y las variables de tamaño medidas en el estudio.	26
Cuadro 3. Categorías de tamaño usadas en el análisis demográfico de <i>Kalanchoe ×houghtonii</i>	27
Cuadro 4. Estimación de la fecundidad empírica de <i>Kalanchoe ×houghtonii</i> en las parcelas sin manejo	28
Cuadro 5. Matriz mínima sumada a cada una de las matrices por tratamiento en el periodo 2013-2014.....	32
Cuadro 6. Matrices periódicas que simulan la aplicación de los métodos de manejo a largo plazo en <i>Kalanchoe ×houghtonii</i>	33
Figura 7. Estructura de tamaños observada para la población de <i>K.×houghtonii</i> en Metztitlán, Hgo. (mayo, 2013) 35	
Figura 8. Ciclo de vida de <i>K. ×houghtonii</i> que representa la dinámica poblacional del periodo 2013-2014	36
Cuadro 7. Matriz de proyección poblacional para la población de <i>Kalanchoe ×houghtonii</i> en ausencia de manejo, para el periodo de mayo de 2013 a mayo de 2014.....	36
Cuadro 8. Matriz de proyección poblacional para la población <i>Kalanchoe ×houghtonii</i> en ausencia de manejo, en el periodo de mayo de 2014 a mayo de 2015.....	37
Cuadro 9. Matrices de elasticidad de <i>Kalanchoe ×houghtonii</i> para los periodos 2013-2014 y 2014- 2015	38
Figura 9. Elasticidades por proceso para <i>Kalanchoe ×houghtonii</i> en condiciones naturales, correspondientes a los periodos 2013-2014 y 2014-2015 en Metztitlán, Hgo.	39
Figura 10. A- λ_{ins} promedio + error estándar de los tratamientos de manejo aplicados en <i>K. ×houghtonii</i>	40
Cuadro 10. ANOVA Factorial de la tasa instantánea de crecimiento (λ_{ins}) de la población de <i>Kalanchoe ×houghtonii</i> bajo diferentes métodos de manejo	41
Cuadro 11. Tasas finitas de crecimiento de la población de <i>Kalanchoe ×houghtonii</i> bajo diferentes tratamientos de manejo y de las parcelas sin manejo.....	42
Cuadro 12. Matrices de proyección poblacional para los diferentes tratamientos de manejo aplicados a <i>Kalanchoe ×houghtonii</i>	42

Figura 11. Análisis combinado de Elasticidades y Experimentos de Respuesta de Tabla de Vida para el periodo 2014-2015, en las parcelas de <i>Kalanchoe xhoughtonii</i> para el tratamiento de desmonte en temporada de lluvias (parte superior) y en temporada de secas (parte inferior),.....	45
Figura 12. Análisis combinado de Elasticidades y Experimentos de Respuesta de Tabla de Vida para el periodo 2014-2015, en las parcelas de <i>Kalanchoe xhoughtonii</i> para el tratamiento de herbicidas en temporada de lluvias (parte superior) y en temporada de secas (parte inferior),.....	46
Figura 13. Análisis combinado de Elasticidades y Experimentos de Respuesta de Tabla de Vida para el periodo 2014-2015, en las parcelas de <i>Kalanchoe xhoughtonii</i> con el tratamiento de desmonte + herbicida en temporada de lluvias (parte superior) y en temporada de secas (parte inferior),.....	47
Figura 14. Tasas finitas de crecimiento poblacional anualizadas, obtenidas de las matrices periódicas, para <i>Kalanchoe xhoughtonii</i> simulando ciclos de aplicación de los tratamientos con diferentes frecuencias.....	49
Figura 15. A-Curvas de supervivencia para plantlets de tres tamaños iniciales diferentes. B-Tasa relativa de crecimiento en tres tallas iniciales diferentes de plantlets de <i>K. xhoughtonii</i>	50
Cuadro 13. Resultados de los Modelos Lineales Generalizados entre el número de plantlets producidos (por los plantlets en invernadero) y su tamaño inicial y tasa relativa de crecimiento.....	50
Figura 16. Tasas finitas de crecimiento poblacional obtenidas en diversas especies de plantas invasoras.	51

RESUMEN

Las plantas invasoras amenazan a la biodiversidad y servicios ecosistémicos de las regiones en las que se establecen. Por lo tanto, resulta importante realizar investigación sobre su dinámica poblacional y su respuesta a diferentes métodos de manejo, con el fin de proponer estrategias para controlarlas y/o erradicarlas. *Kalanchoe ×houghtonii* (Crassulaceae), es un híbrido proveniente de Madagascar señalado en otros países como invasor, que crece en regiones áridas del centro de México. Esto representa una amenaza potencial para la flora nativa, debido a que podría ser desplazada por *K. ×houghtonii*, ya que presenta una gran capacidad de reclutamiento a través de propágulos clonales (llamados plantlets en lo sucesivo) que se producen en los márgenes de las hojas y las inflorescencias de la planta.

En este proyecto se evaluó la dinámica poblacional de *K. ×houghtonii*, así como su respuesta a tres métodos de manejo: desmonte o remoción mecánica de las plantas, herbicida (Glifosato) y la combinación de ambos métodos. Estos métodos fueron aplicados tanto en la temporada de lluvias (septiembre 2013), como en la temporada de secas (febrero 2014), conformando seis diferentes tratamientos de manejo. Cada tratamiento fue aplicado a cuatro cuadros (50 × 50 cm) con presencia de *K. ×houghtonii* en la Reserva de la Biósfera “Barranca de Metztitlán”, Hidalgo, México. Adicionalmente, cuatro cuadros no recibieron tratamiento alguno con el fin de evaluar la dinámica poblacional en condiciones silvestres (n=4, N=28). El destino demográfico de cada individuo dentro de los cuadros fue seguido a lo largo de dos años (2013-2015).

En los cuadros sin manejo, la dinámica poblacional fue obtenida mediante modelos matriciales de proyección poblacional, en los que se categorizó a los individuos en 6 clases de altura. Además se llevaron a cabo análisis prospectivos (sensibilidad y elasticidad) para identificar los procesos más importantes para la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) en condiciones silvestres, y comparar los resultados de dichos análisis con los patrones reportados para otras especies invasoras.

Por otra parte, la respuesta al manejo fue evaluada a corto, mediano y largo plazo. La respuesta a corto plazo a los tratamientos de manejo (4 meses después de aplicados los tratamientos de secas y 8 meses después de aplicados los tratamientos de lluvias) fue evaluada con tasas instantáneas de crecimiento (λ_{ins}), que fueron comparadas usando análisis de varianza factorial. Las respuestas a los tratamientos a mediano plazo, (16 meses después de aplicados los tratamientos de secas y 20 meses después de aplicados los tratamientos de lluvias) fueron evaluadas mediante modelos matriciales de proyección poblacional, utilizando la misma categorización por altura que en los cuadros sin manejo. Se obtuvo la tasa finita de crecimiento (λ) por tratamiento así como un análisis combinado prospectivo (elasticidades) y retrospectivo (experimentos de respuesta de tabla de vida) para detectar los procesos demográficos más importantes y entradas claves para la recuperación de la población en cada tratamiento. Los efectos de los tratamientos a largo plazo sobre *K. ×houghtonii* fueron simulados usando matrices periódicas y comparando tasas periódicas de crecimiento (λ_p) escaladas anualmente.

Se realizó un experimento en invernadero para evaluar la supervivencia y la tasa relativa de crecimiento en plantlets con diferente tamaño al caer al suelo, ya que el híbrido produce plantlets más grandes en las inflorescencias que los que se producen en los márgenes de las hojas. Las comparaciones se hicieron a través de análisis de varianza de una vía, y también se llevaron a cabo modelos lineales generalizados de la producción de plantlets como una función del tamaño inicial y de la tasa relativa de crecimiento.

Kalanchoe ×houghtonii está incrementando su tamaño poblacional en el sitio de estudio a una tasa del 36% anual en promedio. Por lo tanto es necesario implementar acciones para prevenir el

potencial desplazamiento de la flora nativa, particularmente en zonas rocosas de la región de Metztlán. La dinámica poblacional de *K. ×houghtonii* es similar a la dinámica de otras plantas herbáceas invasoras. Los procesos más importantes para la tasa finita de crecimiento poblacional en condiciones silvestres son la reproducción (en este caso clonal) y el crecimiento.

En los cuadros con manejo se observó una respuesta diferencial en las tasas de crecimiento registradas (λ_{ins}, λ_p). En el corto plazo, el tratamiento de manejo más eficiente para reducir λ_{ins} fue la combinación del desmonte y el herbicida, especialmente durante la temporada de lluvias. Por el contrario, los tratamientos de desmonte únicamente, resultaron ser contraproducentes, al dejar espacios libres para ser ocupados por plantas pequeñas ya presentes en los cuadros, o nuevos colonizadores.

La respuesta a mediano plazo mostró la recuperación numérica de la población en todos los tratamientos, siendo mayor en aquellos en los que la reducción poblacional había sido más drástica el año anterior (combinación de desmonte y herbicida en ambas temporadas) y menor en el tratamiento de herbicida en temporada de secas. Las categorías responsables de la recuperación (por lo tanto aquellas que deben ser afectadas para controlar a la población) incluyeron individuos entre 2.6 y 6 cm de altura. El proceso que contribuyó más a la recuperación de la población fue la fecundidad combinada con crecimiento o permanencia.

En el largo plazo, la mayoría de tratamientos son ineficientes para mantener a la tasa de crecimiento poblacional por debajo de 1, (lo que implica una reducción del tamaño poblacional) si son aplicados cada 5, 10 y 15 años. El único tratamiento que provocó tasas de crecimiento menores a 1 en cualquier ciclo de aplicación fue el uso combinado del desmonte y el herbicida en la temporada de lluvias, probablemente debido a una mejor absorción y translocación del Glifosato en condiciones de humedad. Por lo tanto, este tratamiento es propuesto como el mejor para controlar a *Kalanchoe ×houghtonii* en el sitio de estudio y en sistemas parecidos.

El experimento en invernadero mostró que los plantlets más grandes (producidos en las inflorescencias) tuvieron una mayor tasa de supervivencia y también produjeron más plantlets a su vez, que los plantlets producidos en las hojas. Esto podría constituir una medida indirecta de un mayor potencial invasor del híbrido sobre las especies parentales (*Kalanchoe delagoensis* y *Kalanchoe daigremontiana*) quienes sólo producen plantlets en las hojas.

ABSTRACT

Invasive plants threaten biodiversity and ecosystem services in the regions in which they establish. Thus, research concerning their population dynamics and responses to different management methods are important to propose strategies for controlling and/or eradicating them. *Kalanchoe ×houghtonii*, a crassulacean hybrid from Madagascar pointed in other countries as invasive, grows in arid environments in central Mexico; posing a potential threat for native flora, particularly in regions with many endemic species, as it could displace them due to its massive reproductive output, via small clonal propagules called plantlets, produced in the leaf margins and the inflorescence of the plant.

In this project, population dynamics of *K. ×houghtonii* were evaluated, as well as its response to three management methods: mechanical removal, herbicide (Glyphosate) and the combination of both. All these methods were applied in rainy season (September 2013) as well as in dry season (February 2014), conforming six different treatments. Each treatment was applied to four plots (50 × 50 cm) at “Barranca de Metztitlán” Biosphere Reserve in the state of Hidalgo, Mexico. Remaining four plots were used to assess population dynamics without management (n=4, N=28 plots). Demographic fate of all individuals in the plots was recorded for two years (2013-2015).

In unmanaged plots, population dynamics were assessed through matrix population models (MPM) categorizing individuals within the plots in 6 height classes. Also, prospective analyses (sensitivity and elasticity analyses) were performed to identify the most important processes for the finite population growth rate (λ) of *K. ×houghtonii* in wild conditions, and compare such analyses with patterns for invasive plants.

As for the managed plots, response to management was appraised in short, mid and long-term. Short-term responses to management treatments (4 months after applying the dry season treatments, and 8 months after applying rainy season ones) were evaluated with instant growth rates (λ_{ins}) that were compared using factorial Analyses of Variance. As for mid-term responses (16 months after applying the dry season treatments, and 20 months after applying rainy season ones) MPMs were used for obtaining population dynamics and finite population growth rate (λ). Mid-term analyses also included a combined prospective (Elasticity) and retrospective (Life Table Response Experiment) analysis, to detect the most important demographic processes and key entries for the population recovery. Long-term effects of the treatments were simulated using periodical matrices and comparing periodical growth rates (λ_p) annually scaled.

A greenhouse experiment was conducted to assess survival and relative growth rate in plantlets with different size when falling to the ground, since the hybrid produces larger plantlets in the inflorescences than the ones that are produced on leaf margins. Comparisons were made through one-way Analyses of Variance and Generalized Linear Models of plantlet production as a function of initial size and relative growth rate.

Kalanchoe ×houghtonii is increasing its population size in the study site, with an average growth rate of 36% per year. Thus, actions are needed to prevent a potential displacing of the native flora, particularly in bed-rock zones in Metztitlán region. The population dynamics of *K. ×houghtonii* is similar to dynamics of other herbaceous invasives. The most important processes to population growth rate in wild conditions are reproduction (clonal in this case) and growth.

In the managed plots, a differential response to management treatments was observed in the obtained growth rates ($\lambda_{ins}, \lambda, \lambda_p$). In short-term, the most efficient treatment to decrease λ_{ins} was the combination of mechanical removal and herbicide, especially on rainy season. On the contrary, plots

with only mechanical removal proved to be counterproductive, as spaces left by the removal were quickly filled with small remaining individuals and new colonizing plantlets.

Mid-term responses showed the numerical recovery of the population in all treatments, being the greatest in those that had the largest reduction the previous year (combined use of mechanical removal and herbicide). The slowest recovery was registered in the herbicide on dry season treatment. Categories responsible for recovery (thus the ones that should be affected for controlling the population) comprised individuals between 2.6 and 6 cm high. The process that contributed the most for population recovery was fecundity combined with growth or stasis.

In the long term, most treatments are inefficient to keep the population growth rate below 1 (which means population is decreasing), if they are applied every 5, 10 or 15 years. The only treatment that promoted population growth rates below one in any time-lapse was the combined use of mechanical removal and herbicide in rainy season, probably due to a better absorption and translocation of the glyphosate in humid conditions. Thus, this method is proposed as the best for controlling *Kalanchoe ×houghtonii* among the methods tested.

The greenhouse experiment showed that the bigger plantlets (which were produced by the inflorescences) had a greater survival rate and also produced more plantlets themselves than the ones produced by the leaves. As in the parental species (*Kalanchoe delagoensis* and *Kalanchoe daigremontiana*), plantlets are not commonly produced by the inflorescences but just by the leaves, this might suggest that the hybrid is more invasive than the parental species.

1. INTRODUCCIÓN

Hoy en día la biodiversidad se ve amenazada por diversos factores tales como el cambio de uso de suelo, la explotación directa de los organismos, el cambio climático, la contaminación y las especies invasoras (Dirzo & Raven, 2003). La problemática asociada con estas últimas ha sido reconocida como la segunda causa de pérdida de biodiversidad (Pejchar & Mooney, 2009) y como uno de los agentes del cambio ambiental global (Vitousek, 1997). Si bien en algunos países como Australia, Sudáfrica y Estados Unidos de América existe desde hace tiempo una conciencia aguda sobre los efectos negativos de las especies invasoras (Cronk y Fuller, 1995), la importancia que se les ha dado a nivel global es reciente (Sala *et al.*, 2000).

La Comisión para la Diversidad Biológica (CBD), define a las especies invasoras como especies exóticas (i.e. fuera de su área de distribución natural) cuya introducción y/o dispersión amenaza a la diversidad biológica (CBD, 2013). Son especies que sostienen poblaciones capaces de reemplazarse por varias generaciones en la región invadida, y que pueden dispersarse a grandes distancias del sitio de introducción (Richardson *et al.*, 2000). Estas especies pueden tener efectos negativos sobre los servicios ecosistémicos de abastecimiento y regulación, como la polinización y la retención de suelo; y sobre servicios culturales como el turismo y el valor estético de un ecosistema conservado (Pejchar & Mooney, 2009), por lo que pueden afectar directamente a los seres humanos. Igualmente pueden afectar a especies de importancia económica o bien ser vectores de enfermedades, ocasionando problemas de salud pública (CONABIO, 2014).

En particular, las plantas exóticas invasoras pueden modificar extensamente los ecosistemas que invaden y causar grandes pérdidas económicas (Cronk y Fuller, 1995); tan sólo en Estados Unidos de América, se estima que las pérdidas por año causadas por las plantas invasoras alcanzan cerca de 35 mil millones de dólares anuales (Pimentel *et al.*, 2005). Debido a ello, recientemente se ha dado más énfasis a la prevención de las invasiones por medio de evaluaciones de riesgo, y a la investigación respecto al proceso de invasión y sus mecanismos, centrándose en la dispersión, plasticidad fenotípica y características de historia de vida de las plantas invasoras (Catford *et al.*, 2012). Sin embargo, existen pocos estudios sobre otros aspectos de las plantas invasoras, como su dinámica poblacional (Ramula *et al.*, 2008) o estudios relativos a los híbridos invasores y sus efectos genéticos y ecológicos. (Hovick y Whitney, 2014).

La ecología de las invasiones es una ciencia integrativa que busca generar conocimiento respecto a diferentes aspectos relacionados con las especies invasoras, tales como su dinámica espacial, las interacciones que mantienen con especies nativas y el medio abiótico y su efecto sobre funcionamiento y servicios ecosistémicos. Asimismo, la ecología de las invasiones busca establecer recomendaciones para el manejo efectivo de las especies invasoras mediante el uso de diversos enfoques de estudio (Rejmánek, 2000; Pyšek & Richardson, 2010).

Uno de ellos ha sido el modelado numérico, para lo cual la demografía es una herramienta indispensable (Rejmánek, 2000). Esta resulta útil para evaluar la dinámica poblacional y riesgo de expansión de una especie invasora, así como para hacer recomendaciones de manejo al proporcionar información sobre los métodos de manejo más eficientes en términos de reducir las tasas finitas de crecimiento (λ) por debajo de 1, lo que implica una disminución del crecimiento poblacional.

Asimismo, la demografía puede proporcionar información sobre los procesos demográficos que podrían ser afectados para controlar el crecimiento de la población (Ramula *et al.*, 2008). Algunas de las herramientas de análisis demográfico utilizadas con estos fines son las matrices de proyección poblacional y los análisis prospectivos y retrospectivos (Ramula *et al.*, 2008).

Los modelos matriciales de proyección poblacional, son modelos que permiten evaluar la dinámica poblacional de organismos en poblaciones estructuradas por edades (matrices de Leslie) o bien estadios o tamaños (matrices de Leftkovich), mediante la cuantificación de las tasas vitales (supervivencia, crecimiento y reproducción) en una matriz de transiciones entre categorías (Caswell, 2002; Jongejans y de Kroon, 2012).

A partir de estas matrices es posible obtener la tasa finita de crecimiento (λ), la estructura estable de edades, estados o tamaños y los valores reproductivos para cada una de estas categorías, permitiendo evaluar los cambios en la población a través del tiempo, ya sea de manera determinística, o incorporando elementos estocásticos o caóticos (Jongejans y de Kroon, 2012).

Por otra parte, los análisis de perturbación prospectivos permiten conocer la respuesta de la tasa finita de crecimiento a cambios hipotéticos absolutos, (análisis de sensibilidad) o relativos (análisis de elasticidad) en las entradas de la matriz, con el fin de conocer qué categorías o procesos demográficos tienen una mayor contribución a la tasa finita de crecimiento. Con ello es posible identificar cuáles deberían ser afectados si se trata del control de especies invasoras, entre otras aplicaciones (Caswell, 2001). Al ser una herramienta ampliamente usada en ecología vegetal, también es posible comparar estos valores a través de muchas especies, tanto nativas como invasoras (Crone *et al.*, 2011).

Por su parte, los Experimentos de Respuesta de Tabla de Vida (ERTV) son análisis retrospectivos usados para comparar una serie de matrices que varíen espacial o temporalmente, o debido a un tratamiento; contra una matriz de referencia, que puede por ejemplo, ser la matriz correspondiente a control o una matriz promedio; con el fin evaluar las contribuciones de cada uno de los elementos de la matriz a la diferencia o cambio en la tasa finita de crecimiento (Caswell, 2001).

Utilizando los dos enfoques anteriores, es posible relacionar los resultados de ambos análisis, para poder encontrar aquellas transiciones que tanto resultan claves para el mantenimiento de la población (debido a una alta elasticidad) y también sean afectadas por el manejo (que puede apreciarse una contribución grande al cambio en λ) y así determinar qué tratamiento de manejo resulta más adecuado para una especie invasora (Zuidema *et al.*, 2007; Schmidt *et al.*, 2011).

En México se tienen documentadas 618 angiospermas exóticas (Villaseñor & Espinosa-García, 2004) y 132 especies de plantas invasoras, introducidas con fines agrícolas, ganaderos, ornamentales o por causas desconocidas (CONABIO, 2012). En 2010 se desarrolló la Estrategia Nacional de Especies Invasoras (Comité Asesor Nacional sobre Especies Invasoras, 2010), que plantea la necesidad de llevar a cabo investigación científica sobre la biología y las interacciones de estas especies, ya que ponen en riesgo a la biodiversidad del país y por ello resulta fundamental hacer una toma de decisiones informada respecto a su manejo y prevención (Comité Asesor Nacional sobre Especies Invasoras, 2010).

Considerando la necesidad de investigación acerca de la biología de las plantas invasoras en México y a los escasos estudios demográficos que se tienen sobre ellas en el país, se eligió a un híbrido proveniente de Madagascar, *Kalanchoe ×houghtonii*, presente en el centro de México, para evaluar distintos métodos de manejo mediante análisis demográficos prospectivos y retrospectivos, y así contribuir a su control, pues su expansión en las zonas áridas de México es altamente indeseable dado que potencialmente podría desplazar a especies raras y de distribución restringida, debido a su gran capacidad de reclutamiento de nuevos individuos a través de la producción de pseudobulbilos (aquí llamados plantlets) en los márgenes de sus hojas y en sus inflorescencias.

2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo general de este trabajo es evaluar la dinámica demográfica de *Kalanchoe ×houghtonii* en una población ubicada en la Reserva de la Biósfera “Barranca de Metztitlán” bajo diferentes condiciones de manejo, con el fin de identificar un método adecuado para su control.

Los objetivos particulares derivados del anterior son los siguientes:

- Evaluar la dinámica poblacional de *K. ×houghtonii* sin ningún manejo para conocer su potencial invasor en la zona.
- Aplicar tres métodos de manejo (desmote, herbicida y ambos) en dos temporadas distintas del año, conformando seis tratamientos de manejo, y evaluar las tasas de crecimiento poblacional de cada tratamiento, en los periodos 2013-2014 y 2014-2015, con el fin de encontrar el tratamiento más efectivo para el control de *K. ×houghtonii* a corto y mediano plazo.
- Llevar a cabo análisis de perturbación prospectivos (análisis de elasticidad) y retrospectivos (Experimentos de Respuesta de Tabla de Vida) con el fin de determinar qué entradas y procesos demográficos deben ser afectados para un control eficiente de *K. ×houghtonii*.
- Hacer simulaciones numéricas de diferentes ciclos de manejo (aplicación de los tratamientos cada tres, cinco, diez y quince años) con el fin de estimar el tratamiento y ciclo más efectivo para controlar a la población a largo plazo
- Evaluar la supervivencia y crecimiento de plantlets con diferente tamaño al caer al suelo, para tener más claridad sobre la dinámica de supervivencia y establecimiento de los individuos más pequeños, debido a la dificultad de observar esto en el campo.

Las hipótesis de investigación y predicciones son las siguientes:

1. Las plantas invasoras presentan altas tasas de crecimiento poblacional (Ramula *et al.*, 2008; Gurevitch *et al.*, 2011) así como valores de elasticidad altos para la reproducción y el crecimiento (Ramula *et al.*, 2008). Por lo que se espera que la población de *K. ×houghtonii* sin manejo presente una tasa finita de crecimiento poblacional por encima de la unidad y valores de elasticidad por proceso demográfico similares a otras plantas invasoras de vida corta.
2. Se reconoce que el uso combinado de varios tratamientos de manejo es la mejor estrategia para controlar especies invasoras, plagas y malezas (Cronk & Fuller, 1995; Tu *et al.*, 2001; Shea *et al.*, 2006) sin embargo existe poca evidencia empírica al respecto. Se espera que los tratamientos combinados tengan mejores resultados en la disminución de la población a corto, mediano y largo plazo respecto a los demás tratamientos.
3. Los híbridos entre especies invasoras suelen presentar heterosis (vigor híbrido), lo que les confiere una alta adecuación (Hovick & Whitney, 2014), si es el caso de *K. ×houghtonii*, se espera que presente una mayor tasa de crecimiento poblacional que la reportada para sus especies parentales, *Kalanchoe daigremontiana* y *Kalanchoe delagoensis*.

3. ANTECEDENTES

3.1 Generalidades de las plantas invasoras

El proceso de invasión y los impactos ecológicos de las plantas invasoras

A grandes rasgos, el proceso de invasión se inicia con la introducción de la especie exótica a un nuevo hábitat. Dichas introducciones pueden hacerse de manera deliberada si se trata de plantas de interés económico (alimentos, forrajes, ornamentales, forestales), o de forma accidental como resultado de la gran movilidad humana actual (Sakai *et al.*, 2001). Después de la introducción ocurre la colonización inicial y el establecimiento; si éste es exitoso, posteriormente ocurre la dispersión (con o sin ayuda humana) hacia nuevos hábitats, tanto naturales como modificados (Sakai *et al.*, 2001). En general, el proceso de invasión se caracteriza por un rápido incremento poblacional a nivel local, una dominancia por parte de la especie invasora y/o la expansión rápida su área de distribución (Gurevitch *et al.*, 2011).

Las plantas invasoras tienen impactos negativos en múltiples niveles de organización. A nivel genético, el acervo (*pool*) de las especies nativas cercanamente emparentadas puede alterarse por introgresión, que ocurre cuando una especie invasora y una nativa hibridan, y el híbrido resultante es capaz de cruzarse con la especie nativa (retrocruza), de manera que los genes de la especie invasora se incorporan al acervo de la especie nativa con la consecuente pérdida de su integridad genética (Vilà *et al.*, 2000; Lockwood *et al.*, 2013). En casos extremos este proceso puede llevar a la extinción de la especie nativa (Vilà *et al.*, 2000; Sakai *et al.*, 2001).

A nivel poblacional, las especies invasoras pueden ser mejores competidoras que las especies nativas, al explotar con mayor eficiencia los recursos locales (Sakai *et al.*, 2001), presentar una mayor capacidad reproductiva (Rejmánek y Richardson, 1996), alelopatía (Lesica y Shelly, 1996; Ens *et al.*, 2008) y/o crecimiento clonal (Pyšek, 1997), entre otros atributos (ver sección siguiente). La mayor habilidad competitiva de las invasoras tiene efectos negativos sobre las poblaciones nativas, los cuales en última instancia llevan a extinción total o local por exclusión competitiva (Cronk y Fuller, 1995; Lockwood *et al.*, 2013).

Se ha documentado que a nivel de la comunidad, las especies invasoras provocan el reemplazo de comunidades diversas por sistemas muy pobres, dominados por ellas (Thomas *et al.*, 1986; Mack, 2010; Lockwood *et al.*, 2013). Por otra parte, las plantas invasoras pueden representar una amenaza a la

fauna nativa, al ocupar sitios de anidamiento o reproducción (McDonald *et al.*, 1989; Cronk y Fuller, 1995).

Entre los efectos ecosistémicos de las plantas invasoras se encuentran la alteración de procesos geomorfológicos, como la dinámica de dunas costeras (McDonald *et al.*, 1989); modificación del régimen de fuego, en caso de invasión por especies adaptadas a este disturbio, que liberan aceites volátiles que incrementan la frecuencia e intensidad de este disturbio (Mack, 2010); y cambios en la dinámica hidrológica, ya sea al consumir gran parte del agua disponible e incrementar la salinidad (Di Tomaso, 1998) o aumentar la escorrentía superficial (Mueller-Dombois, 1972). Algunas especies invasoras pueden causar modificaciones al ciclaje de nutrientes que a su vez alteran el proceso de sucesión ecológica, favoreciendo la entrada de más especies invasoras o nativas arvenses (Vitousek, 1990).

Atributos y patrones ecológicos en plantas invasoras

El éxito de una invasión biológica en la nueva área de distribución, se ha atribuido a dos conjuntos de causas: por un lado, los atributos de las especies que favorecen la invasión, y por otro características del medio que contribuyen a generar nuevas dinámicas ecológicas y evolutivas (Parker *et al.* 2013), o bien a ambos factores (atributos y características del medio) actuando en conjunto (Catford *et al.*, 2012).

A continuación se mencionan los atributos ecológicos compartidos por un gran número de especies de plantas invasoras que se considera favorecen las invasiones:

- Adecuación homeostática, es decir la habilidad de un individuo o población de mantener una adecuación constante a través un gradiente ambiental (Rejmánek *et al.* 2005) incluso se ha observado que las plantas invasoras presentan un mejor desempeño en los hábitats invadidos en términos de un mayor crecimiento individual y fecundidad, respecto al desempeño presentado en sus áreas de distribución nativa (Parker *et al.* 2013).
- Amplia área de distribución natural, aunque existen invasoras con un rango moderado (Rejmánek *et al.* 2005) como *Pinus radiata*, naturalmente distribuido en California e invasor en Australia, Nueva Zelanda y Sudáfrica (Richardson *et al.*, 1990; Cronk & Fuller, 1995) o algunas especies del género *Kalanchoe*, que se distribuyen en Madagascar y Mozambique (Beckett, 1990), y son invasoras en regiones tropicales y subtropicales (Eggli 2003).

- Crecimiento poblacional rápido. Las plantas invasoras presentan una mayor tasa finita de crecimiento poblacional en comparación con especies nativas, pudiendo aumentar su tamaño poblacional hasta en veinte veces por intervalo de tiempo (Ramula et al. 2008).
- Alta plasticidad fenotípica. Se ha observado en 75 especies de plantas invasoras una plasticidad fenotípica significativamente mayor respecto a plantas nativas presentes en los mismos sitios, en rasgos como la eficiencia en el uso del agua, tasa fotosintética, tasa relativa de crecimiento, área foliar específica y eficiencia en el uso del nitrógeno entre otros (Davidson et al. 2011) .
- Sistemas de apareamiento flexibles en los que pueda haber autofertilización. Sin embargo, se han registrado tanto especies invasoras que requieren polinización cruzada, como aquellas que son autocompatibles, apomícticas facultativas y apomícticas obligadas (Cronk y Fuller, 1995).
- Clonalidad. Es un atributo presente en invasoras de todas las regiones del mundo y muy común en la flora templada; las invasoras de regiones superiores a los 50° de latitud tienen un porcentaje de plantas clonales del 60 al 90% (Pyšek 1997). Se ha relacionado a la clonalidad con el éxito de las invasiones particularmente en la fase de establecimiento, puesto que los propágulos clonales a menudo son más grandes que las plántulas y su probabilidad de establecimiento es mayor, no requieren de un periodo de latencia ni de otro individuo para producirse y a menudo la producción puede iniciar rápidamente después de la introducción de la planta a un nuevo rango de distribución (Pyšek 1997).

En cuanto a características del medio que lo hacen susceptible a una invasión, se señalan una serie de factores tanto relacionados a las condiciones, recursos e interacciones bióticas del medio, como a si existe compatibilidad del hábitat invadido con la planta invasora (Rejmánek *et al.*, 2005) .

Se ha observado que los ecosistemas con un dosel abierto y con perturbaciones son más susceptibles a ser invadidos que sistemas conservados en estadios sucesionales maduros. Las condiciones métricas también favorecen la invasión en comparación con la presencia de las condiciones extremas. (Rejmánek *et al.* 2005). Asimismo, la falta de enemigos naturales (depredadores, parásitos y patógenos) de las especies invasoras en el ecosistema invadido, así como la hibridación con especies nativas pueden ser factores que favorecen la invasión (Parker et al. 2013).

Las islas oceánicas son más propensas a ser invadidas que ecosistemas continentales debido a su diversidad relativamente baja (a causa de la lejanía con fuentes de colonización) y poca competencia

entre especies, por lo que tanto plantas como animales nativos no han desarrollado mecanismos eficientes para la competencia (Cronk y Fuller, 1995). En cuanto a patrones en ecosistemas continentales se ha observado una mayor cantidad de invasoras en sabanas y pastizales, matorrales de clima mediterráneo y humedales (Cronk y Fuller, 1995; Parker et al., 2013).

3.2 Patrones demográficos en especies invasoras

Los estudios demográficos de plantas invasoras utilizando análisis matriciales fueron revisados por Ramula *et al.* (2008), quienes encontraron trabajos para sólo 21 especies. Al hacer la comparación con modelos matriciales de 179 plantas nativas se encontró que las especies invasoras presentaban mayores valores de λ . Las elasticidades por proceso mostraron que en general las especies invasoras presentaban mayores valores para la fecundidad y el crecimiento, a diferencia de las nativas que presentaban mayores valores de supervivencia. Sin embargo también se observó que la longevidad de las especies influía en el proceso demográfico que tendría una mayor contribución a λ : las especies de vida corta (menor a 11 años) presentaban mayores valores de elasticidad para la fecundidad y el crecimiento, mientras que las especies de vida larga se comportaban parecido a especies nativas, con mayores valores en la supervivencia.

Con el fin de hacer una revisión bibliográfica que incluyese a estudios más recientes, en este trabajo se hizo una búsqueda de literatura del 2008 hasta octubre de 2013 encontrando siete trabajos que utilizaron matrices de proyección poblacional y análisis de perturbación prospectivos en especies de plantas invasoras (Anexo 2). Al comparar las tasas finitas de crecimiento del conjunto de datos de Ramula *et al.* (2008) añadiendo los datos obtenidos con esta revisión, contra las 179 especies nativas que registran Ramula *et al.* (2008), no cambió el patrón, presentándose tasas finitas de crecimiento (λ) significativamente mayores en las plantas invasoras. Considerando la cantidad de plantas invasoras reportadas tan sólo para México (132 especies, CONABIO, 2012), el número de estudios demográficos es muy escaso, a pesar de su utilidad, para establecer recomendaciones al manejo. El híbrido estudiado en este trabajo no cuenta con ningún trabajo demográfico previo.

3.3 Manejo de plantas invasoras

Desde la perspectiva de la ecología de las invasiones, el manejo óptimo de las especies invasoras parte de una evaluación de riesgo, que contempla diferentes aspectos; tales como el rango potencialmente invasible, los efectos que una invasora pueda tener en las interacciones y procesos ecológicos del área a invadir, diferentes métodos de control buscando la erradicación o contención, y finalmente la restauración del área invadida (Lockwood *et al.*, 2013).

Idealmente, el control de especies invasoras debe hacerse en el marco de un manejo integrado de plagas (IPM por sus siglas en inglés) que es un conjunto de estrategias enfocadas en la prevención y control a largo plazo de plagas (entre las que pueden considerarse a las especies invasoras) a través de la combinación de técnicas como el control biológico, manipulación del hábitat, modificación de las prácticas culturales, métodos mecánicos y un uso moderado de herbicidas, con el fin de erradicar o controlar al organismo blanco y también minimizar los riesgos a la salud humana, organismos no blanco y al ambiente (University of California Agriculture and Natural Resources, 2014).

En este trabajo se probaron tres métodos de manejo para *Kalanchoe ×houghtonii* que se detallan a continuación:

El control físico consiste en remover las plantas con las manos en el caso de herbáceas anuales y plántulas de árboles, y la extracción desde las raíces mediante gatos hidráulicos o barretas para partes subterráneas, y podas cuando se trata de árboles. La efectividad de estos métodos depende del hábito y fisiología de la planta, y no resulta muy viable para extensiones grandes de terreno, para las que resulta mejor hacer quemas, siempre y cuando estas sean controladas y no perjudiquen a la flora y fauna nativas (Cronk y Fuller, 1995). Por lo general, las estrategias de control físico forman parte de un seguimiento del control de la especie exótica invasora o maleza.

Por otra parte, el control químico consiste en la aplicación de herbicidas a las hojas y tallos o raíces de las plantas. Sin embargo debido a que la mayoría de herbicidas no son específicos, su uso debe hacerse con mucha precaución, particularmente en áreas sujetas a conservación, ya que pueden perjudicar a flora y fauna nativas, filtrarse a cuerpos de agua o comprometer la salud humana (Cronk y Fuller, 1995). Los herbicidas pueden actuar de diferentes modos: como inhibidores de la división celular; la fotosíntesis o síntesis de aminoácidos o bien imitando auxinas que regulan el crecimiento vegetal y causando deformidades en el nuevo crecimiento (EPA, 2013). Son relativamente fáciles de usar, de fácil acceso y se pueden usar a gran escala. Dados los riesgos de la aplicación de controles

químicos, las estrategias del manejo integrado de plagas pretenden disminuir el uso de herbicidas y combinar otros métodos para el control más eficiente y a largo plazo de especies exóticas invasoras (University of California Agriculture and Natural Resources, 2014).

Por último, el control biológico es la regulación por enemigos naturales, que pueden ser depredadores, parásitos y patógenos, del tamaño poblacional de una especie, a densidades menores de las observadas habitualmente para dicha especie (Van Driesche *et al.*, 1996). De ser exitoso, este método resulta barato y efectivo; sin embargo, en la selección del agente de control biológico debe considerarse que este sea altamente específico, particularmente si se trata de un agente exótico que pueda atacar a otras plantas nativas (Cronk y Fuller, 1995).

Además de los métodos de control, el manejo de las plantas invasoras ya establecidas involucra tanto educación ambiental para evitar introducciones subsecuentes (Cronk y Fuller, 1995), así como un marco legal y estrategias nacionales, en las que se establecen mecanismos de prevención para el ingreso de invasoras, determinación de las especies deben ser monitoreadas y/o erradicadas y la restauración de áreas degradadas (Pyšek y Richardson, 2010).

3.4 El género *Kalanchoe*

El género *Kalanchoe* es originario de Mozambique y Madagascar. Habita en pastizales y pendientes rocosas de climas muy secos (Beckett, 1990), presenta bufadenólidos que pueden inducir paro cardíaco lo cual limita a sus depredadores y puede producir el envenenamiento en animales domésticos (Capon *et al.*, 1986). Miembros de este género han sido introducidos como plantas ornamentales en numerosos países y actualmente se encuentran ampliamente distribuidos en países tropicales y subtropicales (Eggl, 2003). En México se han registrado 8 especies (*K. pinnata*, *K. delagoensis*, *K. daigremontiana*, *K. blossfeldiana*, *K. fedtschenkoi*, *K. calcynum*, *K. lacineata* y *K. integra*) que se distribuyen en 13 estados (Golubov, 2012). *K. delagoensis*, *K. daigremontiana* y el híbrido entre ambas (*K. ×houghtonii*) han sido consideradas plagas altamente nocivas (Hannah-Jones y Playford, 2002).

Algunas especies del género *Kalanchoe* como *K. delagoensis*, *K. daigremontiana* y el híbrido entre *K. ×houghtonii* producen abundantes propágulos clonales (plantlets o pseudobulbilos) que surgen de meristemos ubicados en los márgenes de sus hojas, los cuales antes de que se desprendan ya cuentan con raíces secundarias, tallo y dos pares de hojas, además de una reserva de almidón y agua que aprovechan durante la fase del establecimiento (Johnson, 1934). Se ha reportado que los pseudobulbilos tienen una alta sobrevivencia bajo diferentes condiciones de luz y agua (Herrera y Nassar, 2009; Guerra-García, 2011).

En cuanto a los métodos de control implementados para algunas especies del género *Kalanchoe*, se ha recomendado el uso de herbicidas como el 2-4 D, glifosato, tricyclopyr y picloram (Ensbey, 2009) así como el control con fuego y el control biológico por parte del coleóptero *Osphilia tenuipes* (Coleoptera: Curculionidae), sin embargo este último no sería viable en México debido a que consume especies nativas de los géneros *Echeveria*, *Crassula* y *Opuntia* (Witt, 2004).

K. daigremontiana ha sido señalada como altamente invasora en Venezuela debido a su capacidad tanto de producir semillas viables como propágulos clonales. Se observó que el establecimiento y crecimiento de las poblaciones es dependiente del reclutamiento de pseudobulbilos a pesar de que la especie si presenta reproducción sexual, por lo que los métodos de manejo deben contemplar una reducción de la dispersión por propágulos así como un control muy estricto de focos de invasión mediante control químico (Herrera et al., 2011).

En México la especie más estudiada ha sido *K. delagoensis*. Un mapa de su distribución potencial muestra que puede distribuirse ampliamente cerca de las costas (Golubov, 2012). En cuanto a su demografía, se ha encontrado una tasa de crecimiento mayor a la unidad que indica un incremento de la población incluso en un 91% (población de Cadereyta, Qro.) (Golubov, 2012). Se ha evaluado también el efecto de sus exudados sobre otras plantas para determinar alelopatía y se ha visto que tiene efectos negativos sobre la germinación y crecimiento de algunas especies (Golubov, 2012). En cuanto a *K. ×houghtonii*, se cuentan con pocos estudios, Guerra-García *et al.* (2014) muestran que la introducción de este híbrido a México ha ocurrido una sola vez muy probablemente con fines ornamentales y un mismo clon se ha dispersado por varios estados.

4. MÉTODOS

4.1 Sitio de estudio

Ubicación geográfica

La Reserva de la Biósfera “Barranca de Metztitlán”(RBBM) se localiza en el centro-este del estado de Hidalgo, ($20^{\circ} 14' 15''$ - $20^{\circ} 45' 26''$ N y $98^{\circ} 23'00''$ - $98^{\circ} 57'08''$ O) e incluye la zona de barrancas de ocho municipios (Acatlán, Atotonilco el Grande, Eloxochitlán, Huasca de Ocampo, Metepec, Metztitlán, San Agustín Mezquititlán y Zacualtípan de Ángeles) (Fig. 1). Tiene una extensión de 96, 042. 94 ha y fue decretada como Reserva de la Biósfera el 27 de noviembre de 2000 (CONANP 2003).

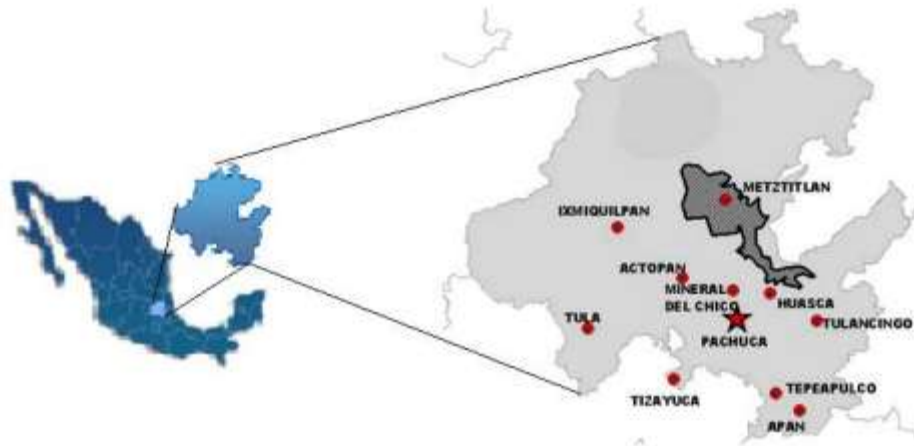


Figura 1. Ubicación de la Reserva Biósfera Barranca de Metztitlán (área sombreada en el mapa de la derecha) en el estado de Hidalgo, México. Se señala la ubicación del poblado de Metztitlán, cercano al sitio de estudio y de otros centros urbanos importantes. Tomado de Petrone-Mendoza, 2015.

El sitio de estudio se localiza en una ladera rocosa en el camino rural entre las localidades de El Pirú y El Palmar ($20^{\circ} 31'42.5''$ N $98^{\circ}47'46''$ O) municipio de Metztitlán. Se indica en la figura 2 con un círculo rojo.

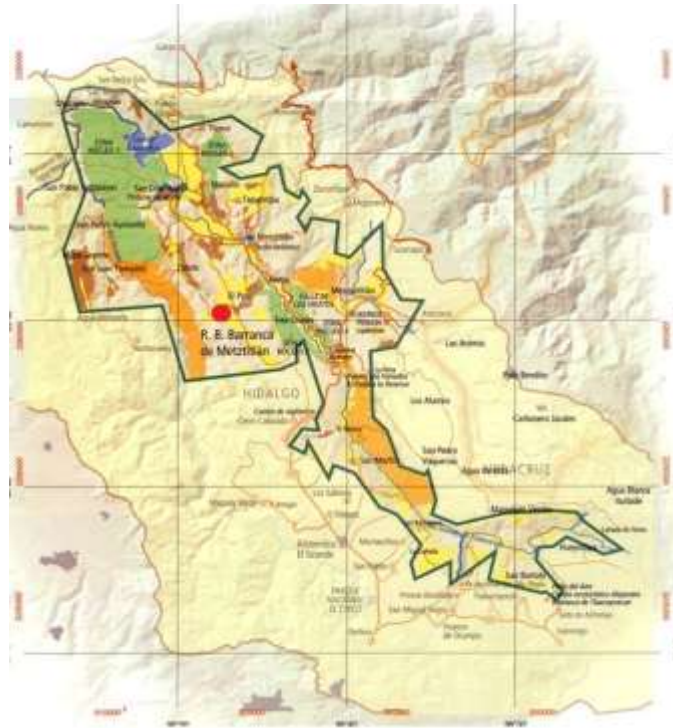


Figura 2. Polígono de los límites de la Reserva y ubicación del sitio de estudio con un círculo rojo. Tomado de CONANP 2013.

Clima

En la RBBM se presentan en términos generales, los climas seco semiárido con lluvias en verano (BS_0hw) y semiseco templado con lluvias en verano (BS_1kw), debidos al efecto de sombra orográfica producido por la Sierra Madre Oriental (CONANP 2003). Existen otros tipos de clima, particularmente en las zonas altas, como templado subhúmedo y húmedo (CONANP, 2003; INEGI, 2016). La temperatura media anual es de $20.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ (SMN 2013) y la precipitación media anual es de 377.8 mm , siendo junio y septiembre los meses con mayor precipitación (Fig. 3) (SMN 2013). En el sitio particular de estudio se presenta el clima seco semiárido con lluvias en verano (BS_0hw) (CONANP 2003) y debido a que es una ladera abrupta de roca basáltica, hay mucho escurrimiento superficial de agua de lluvia (Obs. pers.).

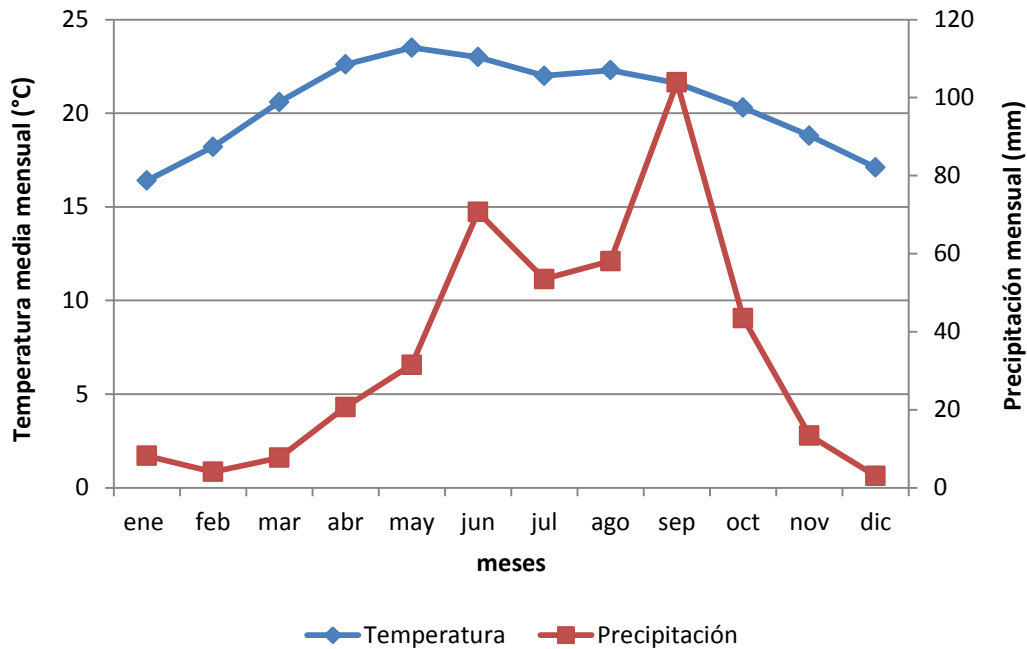


Figura 3. Climograma de la Reserva de la Biósfera "Barranca de Metztitlán". Datos tomados de la estación meteorológica de Metztitlán de 1951 a 2010 (Elaboración propia con datos de SMN, 2013)

Aspectos orográficos e hidrográficos

La topografía de la Reserva es accidentada y presenta gradientes altitudinales que van de los 1000 a 2000 metros, siendo las laderas abruptas la geofoma más abundante. La RBBM se ubica en la provincia fisiográfica de la Sierra Madre Oriental, en la zona del Carso Huasteco (CONANP, 2003). Las barrancas presentes en la reserva fueron excavadas por afluentes del Río Pánuco, por lo que se le incluye en la región hidrológica número 26. En la reserva existe una variedad de unidades de suelo como litosol, rendizna, regosol y fluvisol entre otros (CONANP 2003). El sitio de estudio tiene una altitud de 1800 m s.n.m. y es una ladera de roca basáltica con orientación Este y pendiente de 40°, con un suelo de muy escasa profundidad (Obs.Pers).

Flora y fauna

La Barranca de Metztitlán es un corredor biológico entre las zonas áridas del Altiplano, con presencia de especies tanto neárticas como neotropicales, así como de especies endémicas de México y de la propia Barranca, lo que la hace un área prioritaria para la conservación (CONANP 2003).

Los tipos de vegetación principales son: matorral xerófilo, matorral submontano, bosque de pino-encino, bosque tropical caducifolio, pastizales y vegetación ribereña. Entre ellos destacan las

comunidades de matorral xerófilo de *Cephalocereus senilis* y de *Stenocereus dumortieri* así como el matorral submontano. La flora de la RBBM la componen 270 especies y 83 familias (CONANP 2003).

En cuanto a la fauna, en la RBBM habitan 60 especies de mamíferos, 215 especies de aves, 46 especies de reptiles y 17 especies de anfibios, siendo estos últimos en su mayoría endémicos de México. En la reserva también algunas especies de peces (Laguna de Metztlán y río Venados) y numerosas especies de artrópodos (CONANP 2003).

El sitio de estudio es un matorral xerófilo con una alta densidad de *Kalanchoe ×houghtonii* (Fig. 4) y con presencia de *Agave stricta*, *Opuntia* sp., *Jatropha dioica*, *Croton ciliatoglandulifer*, *Karwinskia humboldtiana* y *Pilea microphylla*, se encuentran también algunos individuos del género *Mammillaria* y numerosas hierbas pertenecientes a las familias Asteraceae y Verbenaceae entre otras plantas descritas en el Anexo 1.



Figura 4. Sitio de estudio durante la temporada de floración de *Kalanchoe ×houghtonii* (Diciembre 2014)

Durante la temporada de secas (Febrero) se observaron algunas avispas sobrevolando las inflorescencias de *K. ×houghtonii*, mientras que durante la temporada de lluvias (Septiembre) se observaron numerosos chapulines (*Sphenarium purpuracens*, *Prygomorphidae*), abejas (*Apis mellifera*, *Apidae*) y arañas tejedoras orbiculares como *Neoscona oaxacensis* y *Argiope trifasciata* (ambas de la familia *Araneidae*) (Obs. Pers.). El sitio es visitado regularmente por ganado caprino y recientemente (mayo 2015) se avistaron colibríes anidando en el sitio, usando a inflorescencias secas de *K. ×houghtonii* como soporte para el nido (Obs. Pers.).

El plan de manejo de la RBBM señala la presencia de especies exóticas características de sitios perturbados como *Nicotiana glauca* y *Ricinus comunis* (CONANP 2003). No se hace mención al híbrido *K. ×houghtonii*. Al hablar con personas de la comunidad cercana al sitio de estudio, manifestaron la presencia de la planta desde hace un tiempo, su gran abundancia y su facilidad para crecer (Com.Pers.).

4.2 Especie de estudio

Kalanchoe ×houghtonii Ward es un híbrido entre *Kalanchoe delagoensis* Ecklon y Zehner y *Kalanchoe daigremontiana* Hamet y Perrier; ambas de la familia Crassulaceae. Son plantas monocárpicas que presentan un tallo erecto no ramificado, con hojas opuestas y lanceoladas, que tienen márgenes serrados en los que se producen propágulos clonales (pseudobulbilos en lo sucesivo llamados *plantlets*) (Fig. 5 A). Las hojas tienen un patrón de manchas cafés similar al de *K. delagoensis*, sin embargo a diferencia de esta, su morfología foliar no es tubular.



Figura 5. A-Hojas y plantlets de *Kalanchoe ×houghtonii*. B-Inflorescencia de *K. ×houghtonii*

Llegado cierto tamaño las plantas pierden todas las hojas y los entrenudos en el tallo se elongan para formar un escapo terminado en una cima (tipo de inflorescencia), con alrededor de 100 flores o más de color rojo oscuro (Ward 2006) (Fig. 5B). Pasada la temporada de floración, en las inflorescencias también se producen plantlets, de mayor tamaño que los producidos en las hojas y a menudo con pequeñas raíces secundarias e incluso con pequeños plantlets en los márgenes de sus hojas (Obs. Pers) (Fig.6).



Figura 6. Inflorescencia seca con plantlets de *Kalanchoe ×houghtonii*. Se señala un plantlet con una flecha blanca

K. ×houghtonii es un híbrido aloploiploide (i.e. organismo poliploide con cromosomas derivados de diferentes especies (Rieger *et al.*, 1976)) desarrollado con fines ornamentales (Guerra-García *et al.*, 2014). Debido a su condición triploide es estéril, ya que durante la meiosis no puede ocurrir adecuadamente la sinapsis entre pares de cromosomas (Griffiths *et al.*, 2000). A pesar de no producir semillas, *K. ×houghtonii* produce abundante néctar en las inflorescencias (Guerra-García *et al.* 2014, Obs. Pers.) que en el sitio de estudio es consumido por áfidos (Hemiptera: Aphididae). En cuanto a la polinización, las especies parentales son polinizadas por aves en sus áreas nativas de distribución (Traveset y Richardson 2011), sin embargo se desconocen visitantes florales para el híbrido.

En México existe un solo genotipo de *K. ×houghtonii*, lo que sugiere un solo evento de introducción y la posterior expansión del clon en el país (Guerra-García *et al.*, 2014). Se le ha registrado en los estados de Hidalgo, Querétaro y Tamaulipas, así como en México D. F. (Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel) (Guerra-García *et al.*, 2014) ocupando zonas semiáridas y con poco suelo. En la Reserva de la Biósfera “Barranca de Metztitlán” *K. ×houghtonii* crece en parches densos en el sitio de estudio y también en pequeños parches en otras laderas rocosas así como en solares particulares de los pobladores de la región (Obs. Pers.).

La fenología de las plantas observada en el sitio durante los dos años de muestreo coincide aproximadamente con la reportada (Ward, 2006), aunque tampoco es claro cuántos años vive la planta antes de producir la inflorescencia y posteriormente morir. La floración ocurre entre diciembre y marzo y simultáneamente se producen plantlets en las hojas, para mayo se observa a las inflorescencias secas, con plantlets más grandes, que al igual que los plantlets producidos en las hojas están próximos a ser

desprendidos con las lluvias. Durante la temporada de lluvias los plantlets caen al suelo y se establecen, ya no se observa producción en las hojas, que vuelve a iniciar alrededor de diciembre siguiente.

4.3 Métodos de Campo

En mayo de 2013 (14,15, 25 y 26) se establecieron 28 cuadros permanentes de 50 × 50 cm, en los que se registró a todos los individuos presentes de *K. ×houghtonii* mediante un sistema de coordenadas. Los cuadros fueron dispuestos en toda la superficie de la ladera, en parches de *K. ×houghtonii* con densidades estimadas como intermedias.

A cada individuo presente en los cuadros se le midieron tres variables de tamaño con el fin de establecer categorías para los análisis demográficos. Estas variables fueron la altura (base del tallo a la hoja más alta), el diámetro de la roseta y el número de hojas en caso de ser mayores a 1 cm de altura; los individuos menores a esta talla se consideraron plantlets y únicamente se marcó su posición debido a su alta densidad y la dificultad para medirlos con precisión.

Se siguió el destino de cada individuo a lo largo de dos años (mayo de 2013 a mayo de 2015) mediante censos anuales de todos los individuos registrados, midiendo nuevamente las variables de tamaño.

Se aplicaron tres métodos de manejo en dos temporadas distintas: Lluvias (septiembre de 2013) y Secas (21 y 22 de febrero de 2014) conformando 6 tratamientos de manejo. Estos tratamientos fueron asignados aleatoriamente a grupos de cuatro cuadros, dichos grupos tenían una densidad similar (\approx 330 ind.), así como una estructura de tamaños similar a la estructura de tamaños general para toda la población. A uno de los grupos no se le asignó sin ningún tipo de manejo para evaluar la dinámica poblacional en condiciones silvestres (N=28, n=4).

Todos los tratamientos se aplicaron en un radio de 50 cm alrededor de cada cuadro conformando una zona de amortiguamiento para así evitar que posibles efectos de borde afectasen al cuadro. Las plantas removidas en los tratamientos fueron colectadas en bolsas de plástico y posteriormente incineradas en la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM.

Los métodos de manejo utilizados fueron los siguientes:

- Desmonte, que consistió en la remoción mecánica de las plantas, sacándolas con las manos. Se removieron todas las plantas en el cuadro mayores a aproximadamente 3 cm de altura, simulando un desmonte rápido por parte de un campesino.
- Herbicida, que consistió en la aplicación de Glifosato (Coloso[®] Total, Syngenta) en una dosis de 5 ml/L.

Este herbicida se absorbe por el follaje e inhibe la producción de aminoácidos aromáticos, impidiendo la síntesis correcta de proteínas y hormonas de crecimiento (auxinas y fitoalexinas) (Shaner, 2006; Henderson *et al.*, 2010). Se seleccionó considerando a los herbicidas sugeridos por el gobierno de Australia para el control de *Kalanchoe delagoensis* y *K. ×houghtonii* (Ensbey 2009), así como las sugerencias emitidas por la World Wildlife Foundation (WWF) para la aplicación de herbicidas (Cronk & Fuller, 1995); ya que el glifosato a pesar de ser un herbicida no específico, tiene muy poca movilidad en el suelo y es degradado alrededor de dos meses a CO², por lo que respecto a otros herbicidas más agresivos como 2, 4-D, Tricyclopyr o Picloram, se considera que tiene riesgos menores para el ecosistema (Cronk & Fuller, 1995; Langeland *et al.*, 2011).

El Glifosato se aplicó con un aspersor de 7 L, empapando a todas las plantas en el cuadro y zona de amortiguamiento. Se utilizó equipo de seguridad para evitar cualquier contacto con el químico. Se usaron alrededor de 10 L de la solución de herbicida por temporada de aplicación (10 L en temporada de lluvias y 10 L en secas).

- Desmonte + Herbicida, que consistió en desmontar primero los cuadros e inmediatamente después aplicarles herbicida, en los mismos periodos que en los tratamientos anteriores: temporada de lluvias de 2013 (28 y 29 de septiembre de 2013) y temporada de secas de 2014 (21 y 22 de febrero de 2014).

Adicionalmente, durante el establecimiento de los cuadros permanentes se colectaron plantlets provenientes de las hojas e inflorescencias secas de *K. ×houghtonii*, para su seguimiento en el invernadero de la Facultad de Ciencias, UNAM con el fin de observar si la supervivencia y la reproducción clonal diferían en función del tamaño con el que los plantlets cayeran al suelo. Para ello los plantlets se clasificaron en tres categorías de tamaño (Cuadro 1).

Cuadro 1. Propágulos colectados para su seguimiento en el invernadero.
d=rango de diámetro, h= rango de altura.

Categoría	Rango de tamaño	No. de plantlets colectados
Grandes	d= 7.87- 8.5 mm h= 9.68-13.12mm	36
Medianos	d= 5-7mm h= 7.72-10.58 mm	36
Pequeños	d= 2.42-4.41 mm h= 2.68-4.33 mm	32

Se hicieron tres grupos de 12 plantlets cada uno en el caso de los propágulos medianos (n=36) e igualmente en el caso de los plantlets grandes, (n=36) y dos grupos de 16 plantlets en el caso de los pequeños (n=32). Los grupos se colocaron en charolas cuya posición se rotó para evitar un efecto de bloque. Se les regó semanalmente y se hicieron mediciones quincenales de junio de 2013 hasta junio de 2014, de su diámetro, altura, número de hojas y propágulos producidos

4.4 Análisis numérico

Variables de tamaño y categorización de los individuos

Kalanchoe ×houghtonii, al igual que el resto de las plantas, es un organismo modular con un ciclo de vida complejo; en el que los individuos pueden crecer, perder partes, reproducirse clonalmente, o permanecer en un tamaño similar al del año anterior. Por lo tanto, una variable asociada al tamaño resulta adecuada como predictora de las tasas vitales (supervivencia, crecimiento y reproducción), y resulta conveniente para analizar su dinámica poblacional (Caswell, 2001; Gotelli, 2008). Es por ello que en este estudio se midieron tres variables de tamaño: diámetro de la roseta, altura y número de hojas.

La reproducción vegetativa mediante plantlets es un proceso central para el mantenimiento de las poblaciones invasoras en una de las especies parentales de *K. ×houghtonii*, *K. daigremontiana* (Herrera & Nassar, 2009). Con el fin de evaluar qué variable de las medidas en el estudio resultaba más informativa respecto a la reproducción clonal, se realizaron modelos lineales generalizados (GLMs) de tipo Poisson, las variables predictoras o explicativas fueron la altura, diámetro de la roseta y número de

hojas, y la variable de respuesta fue el número de plantlets producidos en total. Los GLMs se ajustaron usando el paquete Stats para R (R Core Team, 2013). El mejor modelo fue elegido utilizando el Criterio de Información de Akaike (AIC) obtenido para cada uno de los modelos.

El AIC es un criterio utilizado para seleccionar el modelo más informativo de un conjunto de modelos candidatos. El mejor modelo es tanto el más verosímil (i.e. el modelo que tiene la mayor probabilidad de reflejar el escenario biológico verdadero) como el más parsimonioso (explica los datos con el menor número de parámetros), y es el que presenta el menor valor de AIC (Burnham & Anderson, 2002).

En este caso, el modelo que utilizó a la altura como variable predictora fue el más informativo (Cuadro 2), por lo que se seleccionó a esta variable para categorizar a los individuos y poder construir los modelos matriciales de proyección poblacional.

Cuadro 2. Valores de AIC para los diferentes GLM Poisson entre el número de plantlets producidos y las variables de tamaño medidas en el estudio.

Modelo	AIC
No. plantlets~Dímetro	580.44
No. plantlets~No. Hojas	502.00
No. plantlets~Altura	460.60

Se clasificó a los individuos de *K. thoughtonii* en seis categorías de altura (Cuadro 3). La primera corresponde a los individuos más pequeños, en los que no observó producción de plantlets, seguida de cuatro categorías intermedias y la última categoría corresponde a individuos con una alta producción de plantlets y que además pueden producir una inflorescencia apical.

Cuadro 3. Categorías de tamaño usadas en el análisis demográfico de *Kalanchoe ×houghtonii*.

Categoría	Altura (cm)	Potencial de producir plantlets/inflorescencias
1	<1	No/No
2	1.0-2.4	Sí/No
3	2.5-3.9	Sí/No
4	4.0-5.9	Sí/No
5	6.0-8.5	Sí/No
6	>8.5	Sí/Sí

Análisis de la dinámica poblacional sin manejo

La evaluación de la dinámica poblacional en condiciones silvestres se llevó a cabo con matrices de proyección poblacional de tipo Lefkovitch en las parcelas sin ningún tipo de manejo, para los periodos 2013-2014 y 2014-2015.

La ecuación fundamental que señala la forma en la que se trabaja en demografía matricial es la siguiente: $n_{t+1} = A \cdot n_t$ donde n_{t+1} y n_t son vectores que representan la estructura poblacional al tiempo t y $t+1$, y A una matriz de transiciones anual, que contiene las probabilidades de transición o las contribuciones entre una categoría y otra del tiempo t al tiempo $t+1$. Estas probabilidades corresponden a los diferentes procesos demográficos que ocurren en la población: supervivencia, crecimiento, retrogresión, permanencia y reproducción (Caswell, 2001).

Las matrices se analizaron con el paquete Popbio para R (Stubben & Milligan, 2007), con el que se obtuvo la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) correspondiente al eigenvalor dominante de la matriz, la estructura estable de tamaños (w) correspondiente al eigenvector derecho y el vector de los valores reproductivos específicos por categoría (v) correspondientes al eigenvector izquierdo de la matriz (Caswell, 2001).

Debido a que no se registró producción de semillas, se estimó la fecundidad promedio por categoría utilizando a los plantlets producidos por las hojas, según la estimación empírica de la fecundidad (un ejemplo puede consultarse en Valverde & Silvertown, 1998). Esta estimación se realizó de la manera siguiente: 1) se contó a todos los plantlets observados en las hojas de cada una de las

plantas; este número representa una medida del esfuerzo reproductivo de los individuos de cada categoría (renglón 1, cuadro 4). 2) se calculó la proporción de plantlets producidos por categoría de tamaño en el tiempo t , respecto al total producido por todas las plantas (fila 1, cuadro 4).

3) Posteriormente, los individuos establecidos entre t y $t+1$ fueron asignados proporcionalmente a cada categoría de acuerdo con las proporciones de los plantlets producidos en el tiempo t (fila 3, cuadro 4).

4) Finalmente se obtuvo la fecundidad promedio al dividir la asignación proporcional de nuevos individuos entre los individuos por categoría al tiempo t . En el cuadro 4 se presenta un ejemplo de esta estimación (fila 6, cuadro 4).

Cuadro 4. Estimación de la fecundidad empírica de *Kalanchoe ×houghtonii* en las parcelas sin manejo

	Total	Categorías					
		1	2	3	4	5	6
Esfuerzo reproductivo en 2014	649	0	4	28	66	192	359
Proporción del esfuerzo reproductivo	1	0	0.006	0.043	0.102	0.296	0.553
Individuos nuevos en categoría 1 2015	60	0	0.370	2.589	6.102	17.750	33.190
Individuos por categoría 2014			46	36	25	22	16
Fecundidad promedio			0.008	0.072	0.244	0.807	2.074

Análisis prospectivos

Se llevaron a cabo análisis prospectivos (sensibilidad y elasticidad) tanto para las matrices sin manejo como para las matrices obtenidas bajo los diferentes tratamientos de manejo.

El cálculo de la sensibilidad (cambio absoluto en la tasa finita de crecimiento cuando una de las entradas es hipotéticamente perturbada) puede expresarse como una derivada ($\partial\lambda/\partial a_{ij}$) que se resuelve mediante el cociente del producto de los eigenvectores (estructura estable de tamaños v y vector de los valores reproductivos) y el producto escalar de los mismos (ec. 1):

$$S_{i,j} = \frac{\partial\lambda}{\partial a_{i,j}} = \frac{v_i \times w_j}{\langle w, v \rangle} \quad (1)$$

Dónde $S_{i,j}$ es la sensibilidad de λ a cambios absolutos en cada valor de la matriz, v_i es el i -ésimo elemento del vector v , w_j es el j -ésimo elemento del vector w , y $\langle w, v \rangle$ es el producto escalar de los eigenvectores (Caswell, 2001).

La elasticidad es una medida de la sensibilidad proporcional de λ a pequeños cambios relativos en las entradas de la matriz, lo que permite evaluar el aporte proporcional de cada entrada a la tasa de crecimiento (λ). Las elasticidades de una matriz suman 1 y pueden obtenerse por proceso (crecimiento, fecundidad, permanencia y retrogresión) y por categoría, de manera que puede conocerse qué entrada, proceso o categoría tiene una mayor contribución a λ , lo cual tiene aplicaciones en la conservación y manejo de especies (Caswell, 2001). El cálculo de las elasticidades se llevó a cabo a partir de la siguiente ecuación (2):

$$\mathbf{e}_{i,j} = \frac{a_{i,j}}{\lambda} \times \mathbf{S}_{i,j} \quad (2)$$

Dónde $\mathbf{e}_{i,j}$ es la elasticidad de la entrada $\mathbf{a}_{i,j}$ y $\mathbf{S}_{i,j}$ es la sensibilidad de esa entrada particular.

En matrices con entradas compuestas por más de una tasa vital (por ejemplo entradas que representan simultáneamente retrogresión y fecundidad) calcular las elasticidades por proceso requiere de un análisis de tasas vitales básicas (*lower vital rates*). En este trabajo este análisis se abordó de acuerdo a lo propuesto por Morris y Doak (2002). En primer término, deben separarse cada una de las entradas de la matriz de proyección poblacional ($a_{i,j}$) en las tasas vitales que la componen (supervivencia, crecimiento, retrogresión y fecundidad), expresándose como una ecuación. Por ejemplo, la entrada matricial $a_{3,3}$, se puede descomponer de la siguiente forma (3):

$$a_{3,3} = \sigma_3 \times (1 - \rho_{2,3} - \gamma_{4,3} - \gamma_{5,3} - \gamma_{6,3}) + f_{3,3} \quad (3)$$

Donde σ_3 es la supervivencia de la categoría 3; $\rho_{2,3}$ es la retrogresión de la categoría 3 a la 2; $\gamma_{4,3}$ es el crecimiento de la categoría tres a la cuatro; $\gamma_{5,3}$ es el crecimiento de la categoría tres a la cinco; $\gamma_{6,3}$ es el crecimiento de la categoría 3 a la 6 y $f_{3,3}$ es la fecundidad de los individuos de la categoría 3 que producen individuos que alcanzan la categoría 3 al año siguiente. La permanencia o estasis es representada por una diferencia $(1 - \rho_{2,3} - \gamma_{4,3} - \gamma_{5,3} - \gamma_{6,3})$, es decir, corresponde a la proporción de los individuos sobrevivientes de la categoría 3 que no crecieron o tuvieron retrogresión.

Una vez descrita cada entrada en términos de las tasas vitales básicas que la componen, se calculó cada una de estas tasas mediante el siguiente procedimiento: 1) Se obtuvo la supervivencia por categoría; dividiendo al número de individuos sobrevivientes en $t+1$ para una categoría determinada, entre los que iniciaron en dicha categoría al tiempo t . 2) El resto de tasas vitales correspondientes a

cada transición , por ejemplo el crecimiento de la categoría 5 a 6 ($\gamma_{6,5}$), se calcularon dividiendo a los individuos que tuviesen ese destino demográfico en particular, entre el número de sobrevivientes por categoría. 3) Las fecundidades (f) tuvieron los mismos valores que en las matrices originales. Una vez obtenido el valor de cada una de las tasas vitales básicas, se realizaron los análisis prospectivos que se describen a continuación.

La sensibilidad de las tasas vitales básicas ($S_{r,k}$) se obtuvo mediante el producto de la sensibilidad por entrada ($S_{i,j}$) y las derivadas parciales de cada entrada respecto a la tasa vital (r_k), manteniendo los otros elementos como constantes (Morris & Doak, 2002) (ec. 4) :

$$\mathbf{S}_{r,k} = \mathbf{S}_{i,j} \frac{\delta a_{i,j}}{\delta r_k} \quad (4)$$

Posteriormente se calculó la elasticidad de cada una de las tasas vitales de la misma forma en la que se calculan las elasticidades por entrada, pero usando la sensibilidad de las tasas vitales básicas ($S_{r,k}$) en lugar de la sensibilidad definida en la ecuación 1 (Morris & Doak, 2002)(5):

$$\mathbf{e}_{r,k} = \frac{a_{i,j}}{\lambda} \mathbf{S}_{r,k} \quad (5)$$

Las sensibilidades y elasticidades de las tasas vitales básicas se calcularon con el paquete Popbio para R (Stubben & Milligan, 2007).

Evaluación de los tratamientos de manejo a corto plazo

Debido a que los tratamientos de manejo eliminaron a un gran número de individuos de las parcelas en el periodo 2013-2014, no se construyeron las matrices correspondientes a este periodo, ya que la mayoría de transiciones resultantes eran iguales a 0.

Como una alternativa al análisis matricial del periodo 2013-2014, se evaluaron los efectos de los tratamientos de manejo a corto plazo (8 meses después de la aplicación de los tratamientos de lluvias y 4 meses después de la aplicación de los de secas) mediante la comparación de las tasas instantáneas de crecimiento de cada tratamiento ($\lambda_{ins} = N_{t+1}/N_t$) utilizando un Análisis de Varianza Factorial, considerando al método de manejo (desmonte, herbicida, desmonte+herbicida) y a la temporada (Lluvias y Secas) como factores, y evaluando también la interacción entre ambos.

Con el fin de cumplir los supuestos del Análisis de Varianza se normalizaron los datos de λ_{ins} utilizando una transformación de potencia (Sokal y Rohlf, 2012) elevando a cada valor a 0.335. El ajuste a la distribución normal se verificó mediante una prueba de Shapiro-Wilk (Zar, 2010).

Para el periodo 2014 -2015 sí fue posible construir matrices de proyección poblacional para los cuadros correspondientes a los tratamientos de manejo y así evaluar su dinámica poblacional a mediano plazo (a 20 meses de aplicados los tratamientos en lluvias y 16 meses de la aplicación en temporada de secas).

Las transiciones en las matrices por tratamiento de manejo fueron calculadas siempre y cuando cada una de las categorías contara con 10 individuos al inicio del periodo (2014). De no ser así (debido a que aún no se hubiesen establecido suficientes individuos luego de la aplicación de los tratamientos), se utilizaron los valores de las transiciones de los cuadros sin manejo para esas categorías, ya que la estimación de las transiciones con muy pocos individuos podría afectar (sobreestimar o subestimar) el valor de la transición al ser una muestra muy pequeña. Los valores tomados de la matriz sin manejo se indicarán en cada matriz de tratamientos con negritas.

En cuanto a las fecundidades para cada tratamiento, se calcularon de manera empírica al igual que en los cuadros sin manejo (ver sección de "Evaluación de la dinámica poblacional de *K. ×houghtonii* sin manejo"). Sin embargo, el número de individuos por categoría para calcular las fecundidades no fue el observado en mayo de 2014, si no el registrado en una revisión intermedia (entre censos) de las parcelas realizada en diciembre de 2014; considerando que los individuos presentes en ese momento serían los que producirían los propágulos que observamos en mayo de 2015, ya que en mayo de 2014 las poblaciones aún estaban muy mermadas por los tratamientos de manejo, por lo que había muy pocos individuos con los que estimar la fecundidad.

Con el fin de comparar los tratamientos de manejo se llevaron a cabo Experimentos de Respuesta de Tabla de vida (ETRV). Los ETRV con diseños fijos consisten en construir una matriz de diferencias (**D**) (ec. 6) entre una matriz a comparar (para este caso las matrices de cada uno de los tratamientos), y una matriz de referencia (matriz de los cuadros sin manejo). La matriz de diferencias luego es multiplicada por las sensibilidades de una matriz intermedia(**A***) entre la matriz de referencia y la matriz a comparar (ec. 7), el producto resultante es una matriz de contribuciones (**C**) (ec. 8), de cada entrada al cambio en la tasa finita de crecimiento (λ) (Caswell, 2001).

$$\mathbf{D} = \mathbf{A}^m - \mathbf{A}^r \quad (6)$$

$$\mathbf{A}^* = \frac{\mathbf{A}^m + \mathbf{A}^r}{2} \quad (7)$$

$$\mathbf{C} = \mathbf{D} \times \mathbf{S}_{\mathbf{A}^*} \quad (8)$$

Además de los ETRV se llevaron a cabo también análisis de elasticidades de las matrices de los tratamientos de manejo, con el fin de integrar ambos análisis en un análisis combinado.

Este es un método propuesto por Zuidema (2007) para evaluar la sustentabilidad de prácticas de manejo en especies sujetas a aprovechamiento (por ejemplo, especies que constituyen recursos forestales no maderables como las palmas), aunque también puede usarse para evaluar el manejo de especies invasoras (Zuidema, 2007; Schmidt *et al.*, 2011).

Los análisis combinados de elasticidad y ETRV consisten en obtener los resultados de ambos análisis y relacionarlos a través de una gráfica de dispersión, de tal manera que es posible identificar las entradas que tanto tienen una alta elasticidad como una alta contribución a λ (Zuidema *et al.*, 2007; Schmidt *et al.*, 2011). En términos del manejo de especies invasoras estos análisis permiten identificar aquellas entradas y procesos que deben ser atacados, ya que tanto tienen mucha importancia para la tasa de crecimiento, como contribuyen de manera importante al cambio en λ entre la población sin manejo o control y las poblaciones sujetas a los tratamientos de manejo, de manera que pueden escogerse métodos que afecten precisamente a esas entradas y procesos (Zuidema *et al.*, 2007).

Simulación de métodos de manejo a largo plazo

Para simular la dinámica poblacional si se implementaran a largo plazo los tratamientos de manejo, se utilizaron matrices periódicas para cada uno de los tratamientos con tres ciclos de aplicación: uno cada cinco años, otro cada diez años y otro cada quince años. Estas matrices incorporan la dinámica poblacional con manejo, la recuperación de la población y la dinámica sin manejo (dinámica observada en los cuadros sin manejo).

Tomando en consideración que para el primer periodo (2013-2014) no fue posible construir matrices debido al gran número de transiciones con cero (ver sección de Evaluación de métodos de manejo a corto plazo), para poder incorporar una matriz correspondiente a la dinámica poblacional afectada por el tratamiento, se calcularon las transiciones existentes y se les sumó una matriz mínima (Cuadro 5), conformando matrices cumplieran las condiciones de irreducibilidad y primitividad requeridas para el análisis matricial.

Cuadro 5. Matriz mínima sumada a cada una de las matrices por tratamiento en el periodo 2013-2014.

	1	2	3	4	5	6
1	0	0	0	0	0,001	0,001
2	0,001	0	0	0	0	0
3	0	0,001	0	0	0	0
4	0	0	0,001	0	0	0
5	0	0	0	0,001	0	0
6	0	0	0	0	0,001	0

Cada matriz periódica constó de una sucesión de matrices descrita a continuación (Cuadro 6). Las matrices periódicas se denotan con la letra B y el superíndice correspondiente al número de años que pasan entre aplicaciones del tratamiento.

Cuadro 6. Matrices periódicas que simulan la aplicación de los métodos de manejo a largo plazo en *Kalanchoe ×houghtonii*. A^t corresponde a la matriz de tratamiento (matrices 2013-2014), A^r es la matriz de recuperación que corresponde a la dinámica por tratamiento del periodo 2014-2015 y A^c es la dinámica sin manejo que corresponde a una matriz promedio de las matrices sin manejo.

$B^5 = [A^t \times A^r \times A^c \times A^c \times A^c]$
$B^{10} = [A^t \times A^r \times A^c \times A^c \times A^c \times A^c \times A^c \times A^c \times A^c \times A^c]$
$B^{15} = [A^t \times A^r \times A^c \times A^c \times A^c \times A^c \times A^c \times A^c \times A^c \times A^c \times A^c \times A^c \times A^c \times A^c \times A^c]$

Posteriormente, las tasas de crecimiento periódicas obtenidas se transformaron a tasas per cápita de crecimiento poblacional: r ($r = \ln \lambda$). El valor resultante se dividió entre el número de años correspondiente al ciclo de manejo y se transformaron nuevamente los valores a tasas finitas de crecimiento (λ), ahora comparables entre si al estar en la misma unidad de tiempo.

Supervivencia y crecimiento de plantlets en invernadero

Se realizaron curvas de supervivencia para cada grupo de plantlets. En cuanto al crecimiento de los plantlets en el invernadero, este fue evaluado mediante una tasa relativa de crecimiento con la siguiente fórmula (ec. 9):

$$RGR = \frac{\ln(h_f) - \ln(h_i)}{t} \quad (9)$$

Donde h_i y h_f corresponden a la altura inicial y final de los propágulos estandarizada con el logaritmo natural y t corresponde al tiempo en este caso un año.

Se realizaron pruebas de ANOVA de una vía para evaluar si existían diferencias entre la supervivencia y el crecimiento de los grupos con distinto tamaño inicial (grandes, medianos o pequeños, Cuadro 1)

Asimismo se llevaron a cabo modelos lineales generalizados (GLM) ajustados con una distribución binomial negativa (Crawley, 2012) para evaluar si el crecimiento y el tamaño inicial de los plantlets afectaban la producción de nuevos plantlets producidos en el invernadero a partir de los plantlets colectados en campo.

Todos los análisis numéricos y estadísticos se realizaron con R versión 3.1.(R Project, 2014)

5. RESULTADOS

5.1 Densidad y estructura poblacional inicial

En las 28 parcelas marcadas en el campo en mayo de 2013, se registraron 2312 individuos, de los cuales el mayor porcentaje correspondió a la categoría de plantlets (menos de 1 cm de altura) (53.66%, Figura 7). El número de individuos fue disminuyendo en las siguientes categorías hasta las últimas dos, en las que sólo se registraron 40 individuos en cada una. Se observaron en promedio 82.57 individuos por cuadro de 50 ×50 cm, teniendo el de menor densidad 20 individuos y el de mayor densidad 232 individuos.

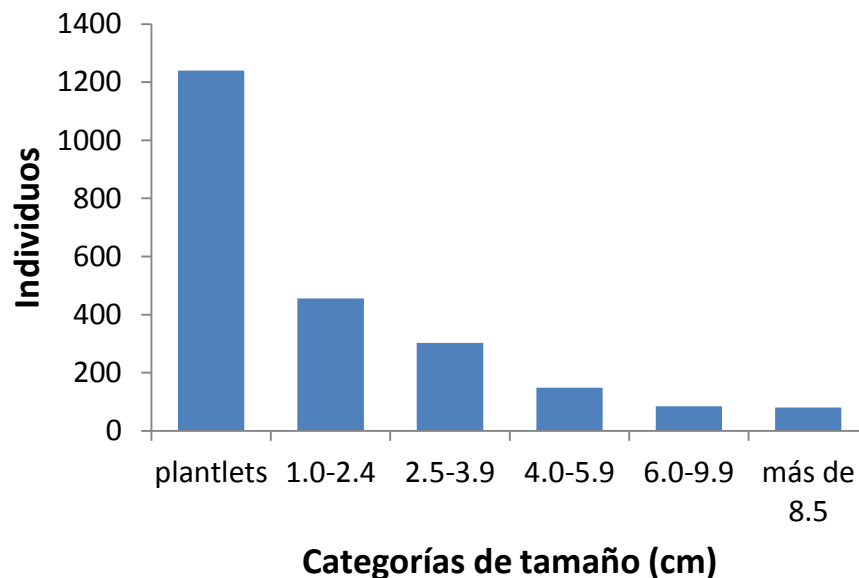


Figura 7. Estructura de tamaños observada para la población de *K. ×houghtonii* en Metztlán, Hgo. en mayo del 2013.

5.2 Dinámica Poblacional de *Kalanchoe ×houghtonii* sin manejo

En ambos periodos estudiados (2013-2014 y 2014-2015) se observó una dinámica poblacional compleja, en la que el destino de un individuo puede ser el crecimiento (a la categoría inmediata superior o categorías superiores), la permanencia dentro de una misma categoría, la retrogresión a categorías inferiores de tamaño (sólo observado en 2013-2014), y la producción de plantlets a partir de un centímetro de altura (categoría 2 en adelante). Los plantlets producidos por todas las categorías pueden

contribuir tanto a la primera categoría como a las categorías subsecuentes. La dinámica poblacional para *K. ×houghtonii* se esquematiza en el siguiente diagrama del ciclo de vida (Figura 8).

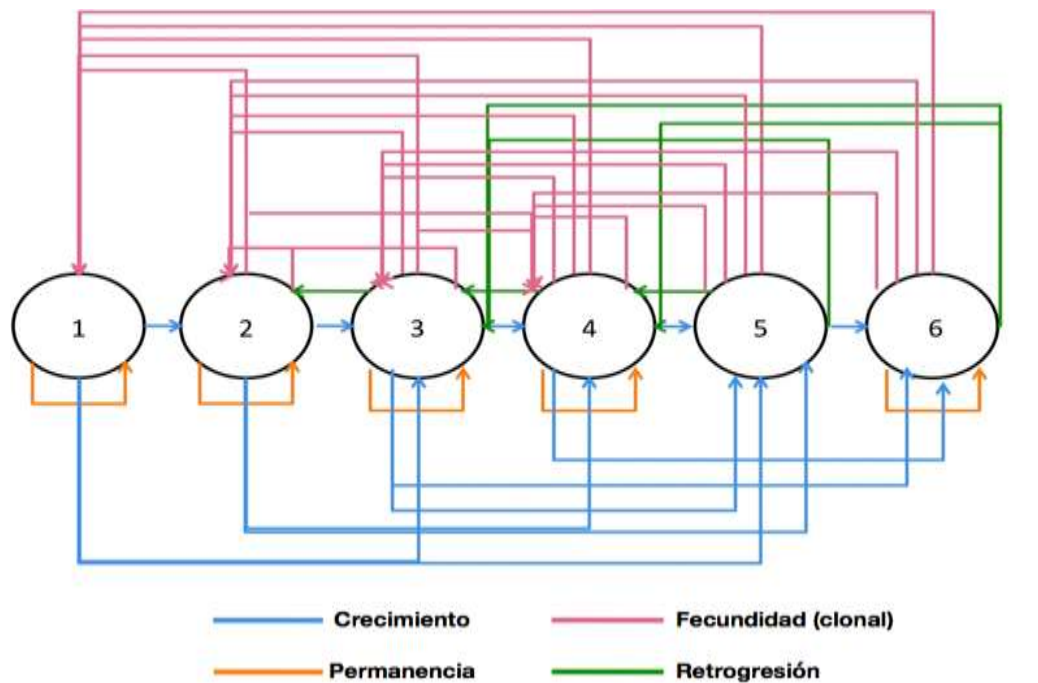


Figura 8. Ciclo de vida de *K. ×houghtonii* que representa la dinámica del periodo 2013-2014.

Esta dinámica es representada también en las matrices de proyección poblacional que a continuación se muestran (cuadros 7 y 8) y que reflejan el comportamiento demográfico del híbrido en las condiciones naturales del sitio.

Cuadro 7. Matriz de proyección poblacional para la población de *Kalanchoe ×houghtonii* en ausencia de manejo, para el periodo de mayo de 2013 a mayo de 2014. Se muestra la tasa finita de crecimiento (λ), el vector de la estructura estable de tamaños (w), el vector de los valores reproductivos (v), la mortalidad (q_x) y el número inicial de individuos por categoría (n_x).

	1	2	3	4	5	6	λ	w	v
1	0.144	0.001	0.027	0.253	1.545	7.698	1.327	0.479	0.024
2	0.061	0.157	0.086	0.202	0.515	2.566			
3	0.017	0.186	0.185	0.112	0.325	1.621			
4	0	0.200	0.154	0.063	0.027	0.135			
5	0.022	0.114	0.179	0.235	0	0			
6	0	0	0.077	0.353	0.600	0.250			
q_x	0.756	0.343	0.333	0.176	0.400	0.750			
n_x	180	70	39	17	10	4			

Cuadro 8. Matriz de proyección poblacional para la población *Kalanchoe ×houghtonii* en ausencia de manejo, en el periodo de mayo de 2014 a mayo de 2015. Se muestra la tasa finita de crecimiento (λ), el vector de la estructura estable de tamaños (w), el vector de los valores reproductivos (v), la mortalidad (q_x) y el número inicial de individuos por categoría (n_x).

	1	2	3	4	5	6	λ	w	v
1	0.037	0.001	0.031	0.181	0.739	2.026	1.408	0.189	0.030
2	0.256	0.154	0.054	0.316	1.293	3.545			
3	0.073	0.109	0.185	0.108	0.443	1.215			
4	0	0.044	0.260	0.217	0.234	0.641			
5	0	0.022	0.028	0.120	0.091	0			
6	0	0.065	0.195	0.166	0.570	0.568			
q_x	0.634	0.609	0.361	0.560	0.364	0.500	0.021	0.666	
n_x	82	46	36	25	22	16	0.107	1.000	

Para ambos periodos se registró una tasa finita de crecimiento superior a la unidad, de 1.32 en el primer periodo y 1.40 en el segundo. Estos resultados sugieren que de mantenerse el comportamiento demográfico de estos periodos, la población crecería a una tasa del 32% y 40% anual respectivamente.

La estructura estable de tamaños es similar en ambos periodos, con la mayor proporción de individuos en las primeras categorías. Los valores reproductivos fueron en aumento conforme se incrementó la talla de los individuos. En cuanto a la mortalidad, en el primer periodo los mayores valores están en la primera y última categoría mientras que en el segundo periodo se presentan en las dos primeras categorías de talla. Esto es consistente con una curva de supervivencia de tipo III (Gurevitch *et al.*, 2006).

Análisis de perturbación prospectivos

Se llevaron a cabo análisis de perturbación prospectivos (análisis de sensibilidad y elasticidad) en la población sin manejo con el fin de identificar las categorías y procesos más importantes para la tasa finita de crecimiento de la población. Con ello, es posible evaluar qué parámetros deben ser afectados para reducir eficientemente el tamaño poblacional del híbrido.

Los análisis de sensibilidad de ambos periodos pueden consultarse en el anexo 5. Las elasticidades, que representan las contribuciones relativas de las entradas, categorías y procesos a la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), tuvieron un patrón similar para ambos periodos en cuanto a las entradas con mayores valores de elasticidad (Cuadro 9).

En el primer periodo, las mayores contribuciones a λ corresponden a las fecundidades de la categoría 6 y el crecimiento de la categoría 5 a 6. En el segundo periodo, las entradas con los valores más altos corresponden al crecimiento de la categoría 5 a la 6, la permanencia combinada con la fecundidad en la categoría 6, y la fecundidad de la categoría 6. Al sumar las elasticidades por categoría, la última categoría de talla resulta tener la mayor importancia para λ en ambos periodos (Cuadro 9).

Cuadro 9. Matrices de elasticidad de *Kalanchoe ×houghtonii* para los periodos 2013-2014 y 2014- 2015. Las entradas subrayadas corresponden a las que presentaron los valores más altos. Los colores de los valores indican los procesos demográficos involucrados en cada entrada: el verde indica permanencia, el azul crecimiento, el rosa fecundidad y el amarillo entradas compuestas por más de un proceso demográfico. Se muestra la contribución relativa de cada categoría a λ , por medio de la suma de elasticidades.

		Elasticidades 2013-2014					
		1	2	3	4	5	6
1		0.006	<0.001	<0.001	0.001	0.008	0.041
2		0.019	0.021	0.008	0.008	0.019	<u>0.101</u>
3		0.007	0.033	0.024	0.006	0.016	<u>0.087</u>
4		0	0.068	0.038	0.006	0.003	0.014
5		0.024	0.053	0.06	0.031	0	0
6		0	0	0.042	0.076	<u>0.124</u>	0.056
Elasticidad por categoría		0.056	0.175	0.172	0.128	0.17	0.299

		Elasticidades 2014-2015					
		1	2	3	4	5	6
1		0.001	<0.001	<0.001	0.002	0.001	0.020
2		0.014	0.017	0.003	0.010	0.008	<u>0.108</u>
3		0.010	0.031	0.023	0.009	0.007	<u>0.093</u>
4		0	0.014	0.035	0.019	0.004	0.054
5		0	0.018	0.010	0.028	0.004	0
6		0	0.079	<u>0.102</u>	0.058	0.036	<u>0.185</u>
Elasticidad por categoría		0.024	0.159	0.172	0.126	0.059	0.460

Para poder conocer las elasticidades por proceso demográfico, se llevó a cabo un análisis de tasas vitales básicas (*Low vital rate analysis*, Morris & Doak, 2002).

La descripción de cada entrada matricial en términos de sus tasas vitales básicas para los periodos 2013-2014 y 2014-2015, se encuentra en los cuadros 1 y 3 del anexo 3. Asimismo, las sensibilidades y elasticidades correspondientes a estas tasas vitales básicas pueden consultarse en los cuadros 2 y 4 del anexo 3.

En ambos periodos la mayor elasticidad corresponde al crecimiento seguido de la fecundidad y la permanencia (Figura 9). Cabe mencionar que en el segundo periodo no se observó retrogresión de los individuos.

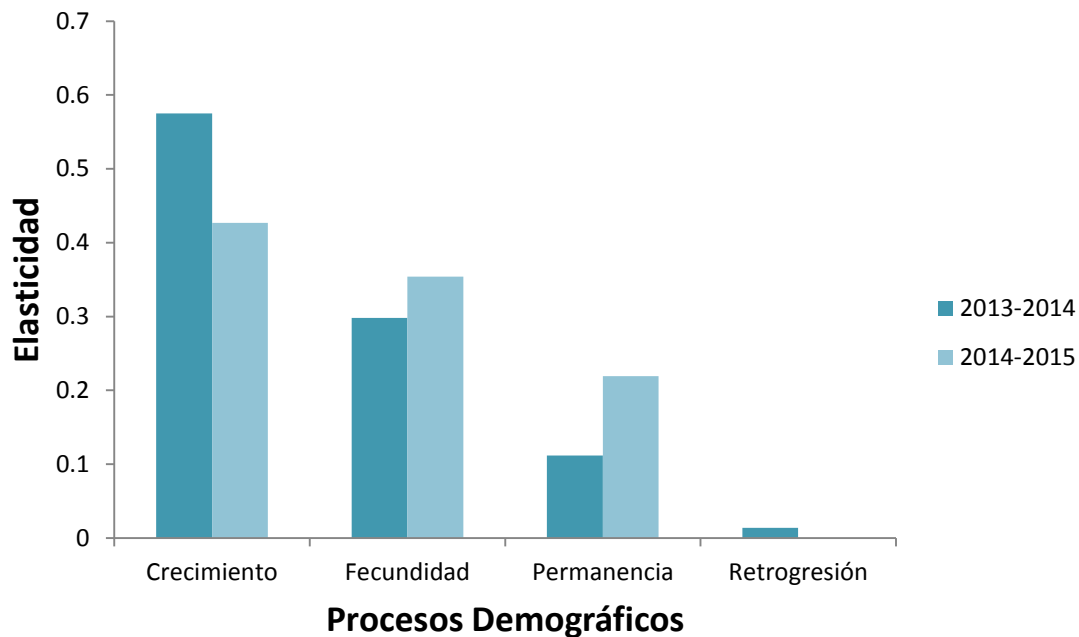


Figura 9. Elasticidades por proceso para *Kalanchoe ×houghtonii* en condiciones naturales, correspondientes a los periodos 2013-2014 y 2014-2015 en Metztlán, Hidalgo, México

5.3 Evaluación de los tratamientos de manejo en *Kalanchoe ×houghtonii*

A continuación se presentan los resultados de la evaluación de los tratamientos de manejo sobre *K. ×houghtonii* a corto, mediano y largo plazo. Es decir, a 4 y 8 meses posteriores a la aplicación de los tratamientos (mayo 2014) en términos del corto plazo, y a 16 y 20 meses posteriores a la aplicación (mayo 2015) en términos del mediano plazo. En el caso del largo plazo, se hicieron simulaciones numéricas de hasta 15 años posteriores a la aplicación. Los efectos de los tratamientos fueron evaluados con diferentes tasas de crecimiento poblacional, análisis prospectivos y retrospectivos y análisis periódicos. Utilizando estos enfoques complementarios se obtuvieron recomendaciones de manejo para este híbrido en la zona estudiada.

Efecto del manejo a corto plazo

El efecto a corto plazo de los tratamientos de manejo fue evaluado utilizando tasas instantáneas de crecimiento poblacional ($\lambda_{ins} = \frac{N_{t+1}}{N_t}$), debido a un número insuficiente de individuos al final de periodo para poder construir matrices de proyección poblacional y así evaluar tasas finitas de crecimiento poblacional (λ).

Todos los tratamientos, excepto el desmonte en temporada de lluvias produjeron una tasa instantánea de crecimiento promedio menor a uno, que representa una disminución del tamaño poblacional (Figura 10). Dicha reducción resultó más drástica en el caso del desmonte + herbicida aplicado en la temporada de lluvias ($\lambda_{ins, promedio} = 0.005$). Cabe mencionar que para este periodo (2013-2014) en las parcelas sin manejo se observó también una tasa instantánea de crecimiento menor a la unidad (Figura 10).

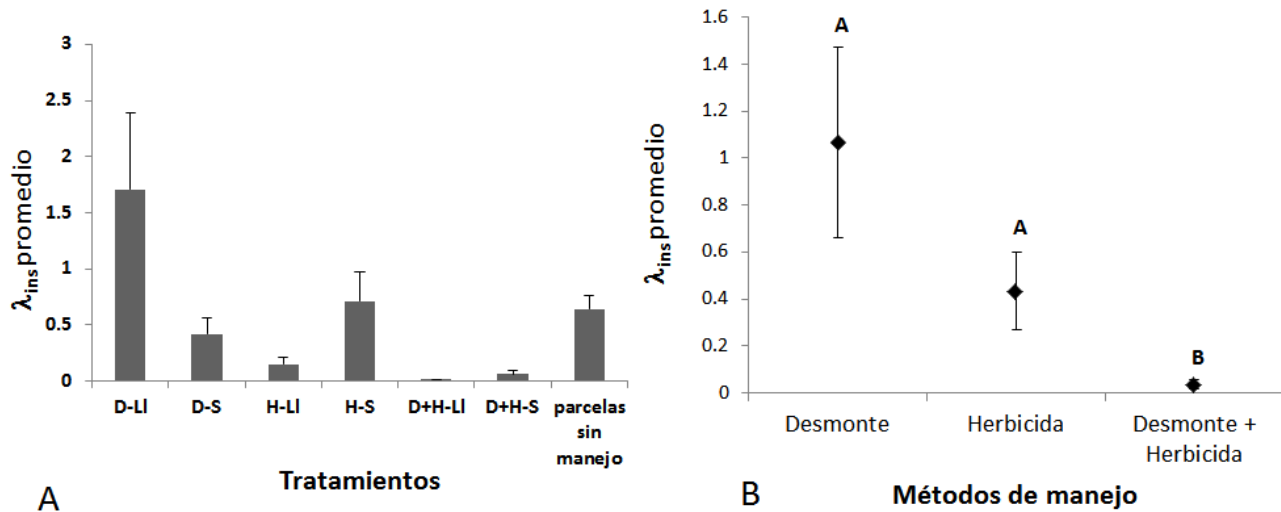


Figura 10. A- λ_{ins} promedio + error estándar de los tratamientos de manejo aplicados en *K. xhoughtonii*. D-LI= Desmonte-Lluvias; D-S=Desmonte Secas; H-LI=herbicida lluvias; H-S=herbicida secas; D+H-LI= desmonte + herbicida-Lluvias; D+H-S= desmonte + herbicida-Secas. B- λ_{ins} promedio \pm error estándar por método de manejo aplicado en *K. xhoughtonii*, las letras distintas indican diferencias significativas entre grupos ($F=12.978$, $P<0.001$)

El Análisis de Varianza factorial mostró que el método de manejo (desmonte, herbicida o el uso de ambos) afectó significativamente a λ_{ins} , siendo más efectivo para reducir el tamaño poblacional la

aplicación simultánea del desmonte y el herbicida (Cuadro 10, Figura 10 B), al reducir a la población en más del 90%. La temporada y la interacción entre ambos factores no resultaron significativos.

Cuadro 10. ANOVA Factorial de la tasa instantánea de crecimiento (λ_{ins}) de la población de *Kalanchoe ×houghtonii* bajo diferentes métodos de manejo.

Fuente de variación	F	g.l.	P
Temporada	0.372	1	0.549
Método de manejo	12.978	2	<0.001
Temporada × Método de manejo	2.298	2	0.079

Efectos del manejo a mediano plazo

En el mediano plazo, todos los tratamientos presentaron tasas finitas de crecimiento por encima de la unidad (Cuadro 11), lo que representa un aumento en el tamaño poblacional, y por lo tanto corresponde a la dinámica de recuperación de la población a los tratamientos de manejo.

Se observó que *Kalanchoe ×houghtonii* puede llegar a quintuplicar su tamaño poblacional en las parcelas a las que se les aplicó desmonte y herbicida en temporada de secas un año y 4 meses antes. Por otra parte, el tratamiento con una menor λ fue el de herbicida aplicado en la temporada de secas (1.89) que por lo tanto es el tratamiento que presenta una recuperación más lenta.

Cuadro 11. Tasas finitas de crecimiento de la población de *Kalanchoe ×houghtonii* bajo diferentes tratamientos de manejo y de las parcelas sin manejo.

Tratamiento	λ
Desmonte-Lluvias	2.28
Desmonte-Secas	4.73
Herbicida-Lluvias	4.66
Herbicida-Secas	1.89
Desmonte + Herbicida-Lluvias	2.73
Desmonte + Herbicida-Secas	5.38
Sin manejo (2014-2015)	1.40

En el siguiente cuadro se presentan las matrices de proyección poblacional para cada tratamiento de manejo, correspondientes al periodo 2014-2015. También se presenta la tasa finita de crecimiento poblacional (λ), la estructura estable de tamaños y el vector de los valores reproductivos correspondientes a la matriz de proyección.

Cuadro 12. Matrices de proyección poblacional para los diferentes tratamientos de manejo aplicados a *Kalanchoe ×houghtonii*. Se muestra la tasa finita de crecimiento (λ), el vector de la estructura estable de tamaños (w), el vector de los valores reproductivos (v), la mortalidad (q_x) y el número inicial de individuos por categoría (n_x). En negritas se observan las transiciones y valores de fecundidad promedio obtenidos de la matriz control.

Desmonte-Lluvias							λ	w	v
	1	2	3	4	5	6			
1	0.071	0.371	0.570	5.131	10.262	2.026	2.28	0.383	0.024
2	0.256	0.481	0.326	2.932	5.864	3.545		0.340	0.042
3	0.205	0.346	0.170	0.529	1.059	1.215		0.144	0.080
4	0.058	0.118	0.449	0.141	0.081	0.641		0.072	0.229
5	0.032	0.006	0.065	0.181	0.254	0		0.018	0.370
6	0	0.041	0.060	0.541	0.627	0.568		0.043	0.256
q_x	0.378	0.269	0.333	0.300	0.364	0.500			
n_x	156	52	18	10	2	1			

Desmonte-Secas

	1	2	3	4	5	6	λ	w	v
1	0	0.087	1.224	5.571	12.909	2.026	4.73	0.261	0.013
2	0.236	0.170	1.613	7.347	17.023	3.545		0.371	0.047
3	0.292	0.228	0.956	3.918	9.079	1.215		0.215	0.068
4	0.094	0.340	0.285	0.610	0.993	0.641		0.068	0.257
5	0.009	0.172	0.128	0.640	0.942	0.000		0.036	0.509
6	0	0.224	0.265	0.486	0.829	0.568		0.049	0.106
q_x	0.368	0.056	0.429	0.182	0.364	0.500			
n_x	106	18	21	11	2	0			

Herbicida-Lluvias

	1	2	3	4	5	6	λ	w	v
1	0.024	0.194	4.297	6.205	7.623	2.026	4.66	0.352	0.009
2	0.024	0.313	3.556	5.135	6.308	3.545		0.315	0.020
3	0.073	0.209	2.389	3.209	3.943	1.215		0.202	0.212
4	0.049	0.072	0.892	1.087	1.139	0.641		0.075	0.286
5	0.024	0.031	0.225	0.405	0.441	0		0.022	0.344
6	0.024	0.071	0.318	0.338	0.764	0.568		0.034	0.129
q_x	0.780	0.609	0.361	0.560	0.364	0.500			
n_x	41	8	8	4	1	0			

Herbicida-Secas

	1	2	3	4	5	6	λ	w	v
1	0.056	0	1.719	1.839	5.349	2.026	1.89	0.327	0.005
2	0.128	0.156	1.528	1.634	4.755	3.545		0.383	0.010
3	0.045	0.063	0.700	0.749	2.179	1.215		0.160	0.141
4	0	0	0.262	0.364	0.594	0.641		0.057	0.176
5	0.006	0	0.106	0.234	0.421	0		0.022	0.421
6	0	0.031	0.214	0.160	0.545	0.568		0.051	0.248
q_x	0.765	0.750	0.714	0.560	0.364	0.500			
n_x	179	32	14	8	6	0			

Desmonte + Herbicida-Secas							λ	w	v
	1	2	3	4	5	6			
1	0	0.131	0.382	1.910	4.583	2.026	5.38	0.164	0.000
2	0.058	0.440	1.076	5.382	12.917	3.545		0.456	0.024
3	0	0.355	0.522	0.355	0.355	1.215		0.061	0.070
4	0	0.238	0.736	2.591	5.833	0.641		0.211	0.259
5	0	0.060	0.201	0.988	2.174	0		0.075	0.578
6	0	0.012	0.229	0.334	0.962	0.568		0.033	0.069
q_x	0.941	0.857	0.361	0.560	0.364	0.500			
n_x	17	14	3	1	1	1			

La estructura estable de tamaños muestra la mayor proporción de individuos en las tres primeras categorías para la mayoría de los tratamientos. En cuanto a los valores reproductivos, los mayores corresponden a la categoría cinco en todos los tratamientos. La construcción de estas matrices puede observarse detalladamente en el Anexo 4 en el que se muestran las matrices de supervivencia y crecimiento así como las matrices de fecundidad para cada tratamiento. Cuando el número inicial de individuos era muy bajo para estimar transiciones entre categorías ($n_x < 10$) se utilizaron las transiciones de las parcelas sin manejo.

Análisis combinado prospectivo y retrospectivo

Se realizó un análisis combinado de acuerdo a lo propuesto por Zuidema *et al.*, 2007 en el que se representa en gráficos de dispersión a las contribuciones a $\Delta\lambda$ (Experimentos de Tabla de Vida-Análisis Retrospectivo) y a la elasticidad (Análisis prospectivo) para cada una de las entradas, con el fin de sintetizar ambos análisis para cada tratamiento de manejo, así como para identificar a las entradas matriciales que jugaron un papel más importante para la recuperación demográfica de la población de *K. ×houghtonii*. Las entradas críticas para la recuperación de la población son las que tienen los valores de elasticidad más altos y que además realizan una alta contribución a $\Delta\lambda$ (Zuidema *et al.*, 2007).

El análisis combinado se presenta en las figuras siguientes señalando a las entradas críticas en color rojo, también se indica el proceso o procesos demográficos a los que correspondieron dichas entradas. Las matrices de elasticidad y de contribución a $\Delta\lambda$ para cada uno de los tratamientos pueden consultarse en el anexo 6.

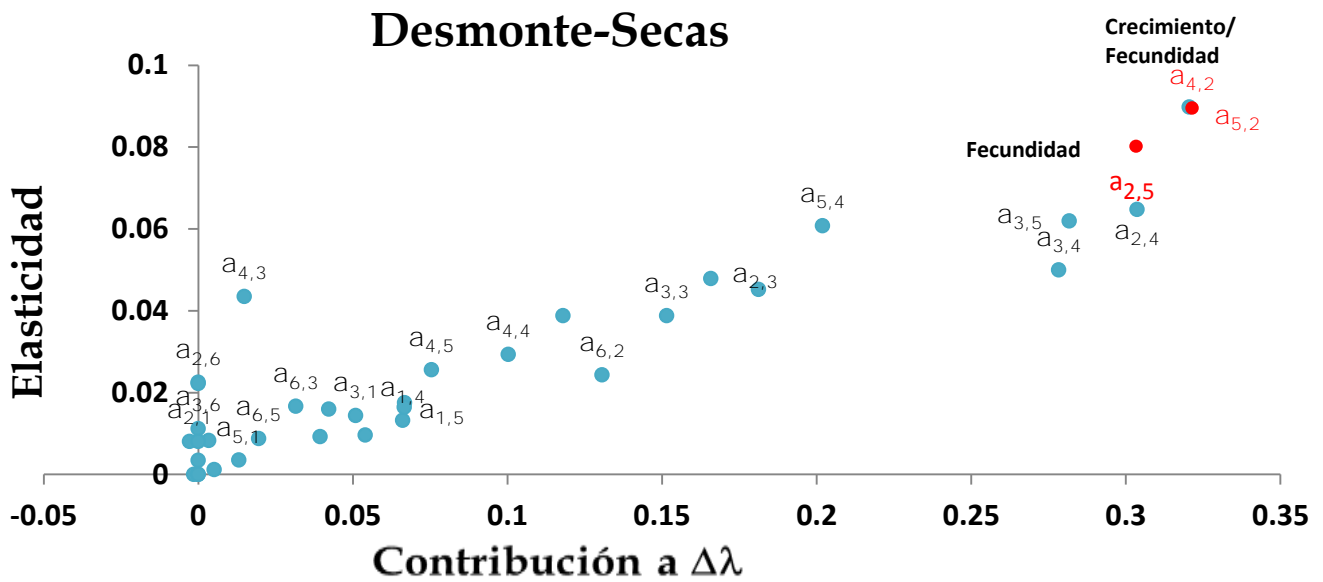
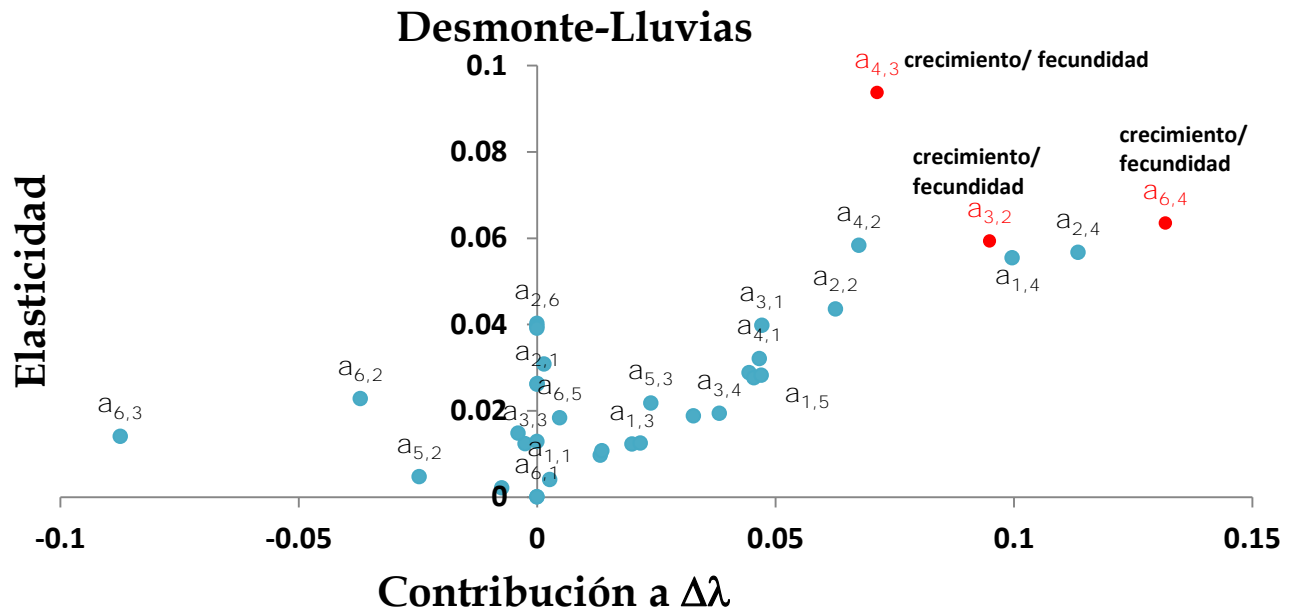


Figura 11. Análisis combinado de Elasticidades y Experimentos de Respuesta de Tabla de Vida para el periodo 2014-2015, en las parcelas de *Kalanchoe ×houghtonii* con el tratamiento de desmante en temporada de lluvias (parte superior) y en temporada de secas (parte inferior), en Metztlán, Hidalgo, México. Se indican en color rojo las entradas con mayores valores en ambas escalas y se señalan los procesos demográficos correspondientes a estas entradas.

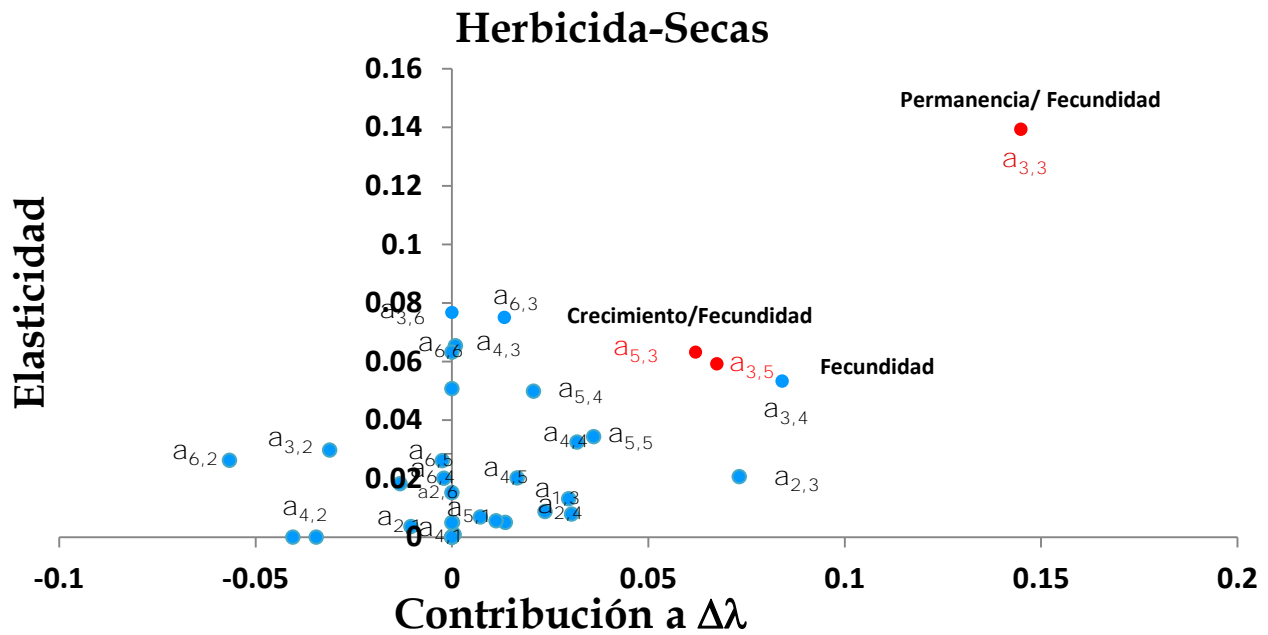
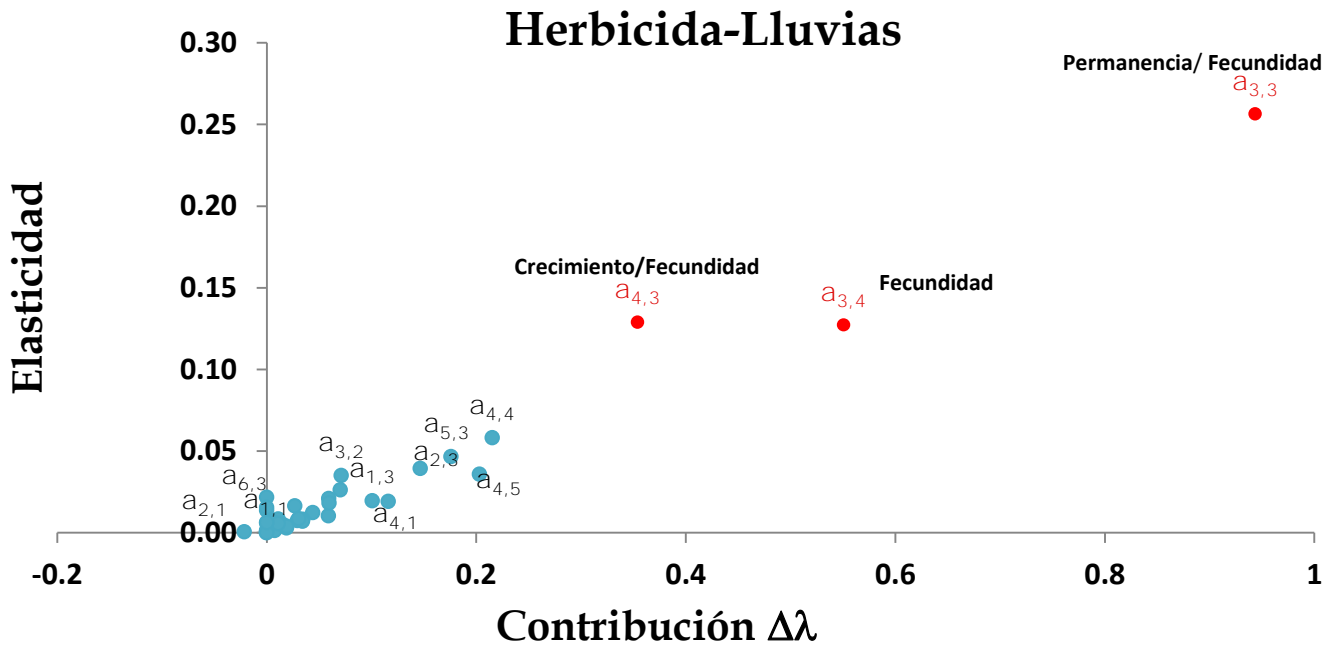


Figura 12. Análisis combinado de Elasticidades y Experimentos de Respuesta de Tabla de Vida para el periodo 2014-2015, en las parcelas de *Kalanchoe ×houghtonii* con el tratamiento de herbicidas en temporada de lluvias (parte superior) y en temporada de secas (parte inferior), en Metztlán, Hidalgo, México. Se indican en color rojo las entradas con mayores valores en ambas escalas y se señalan los procesos demográficos correspondientes a estas entradas.

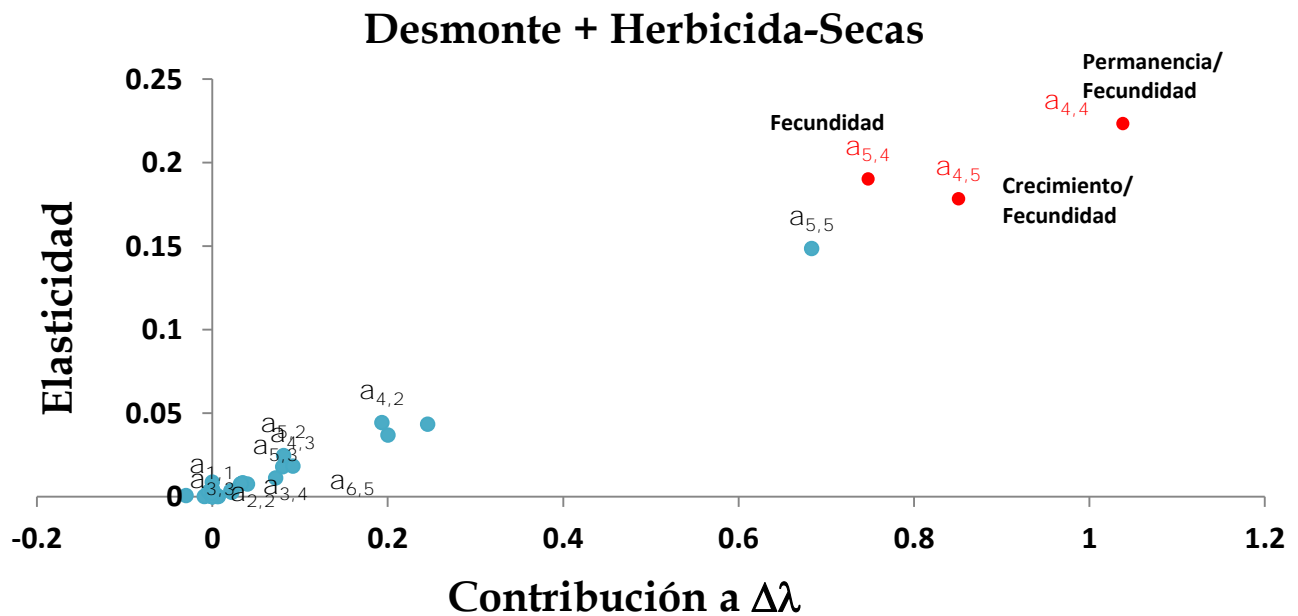
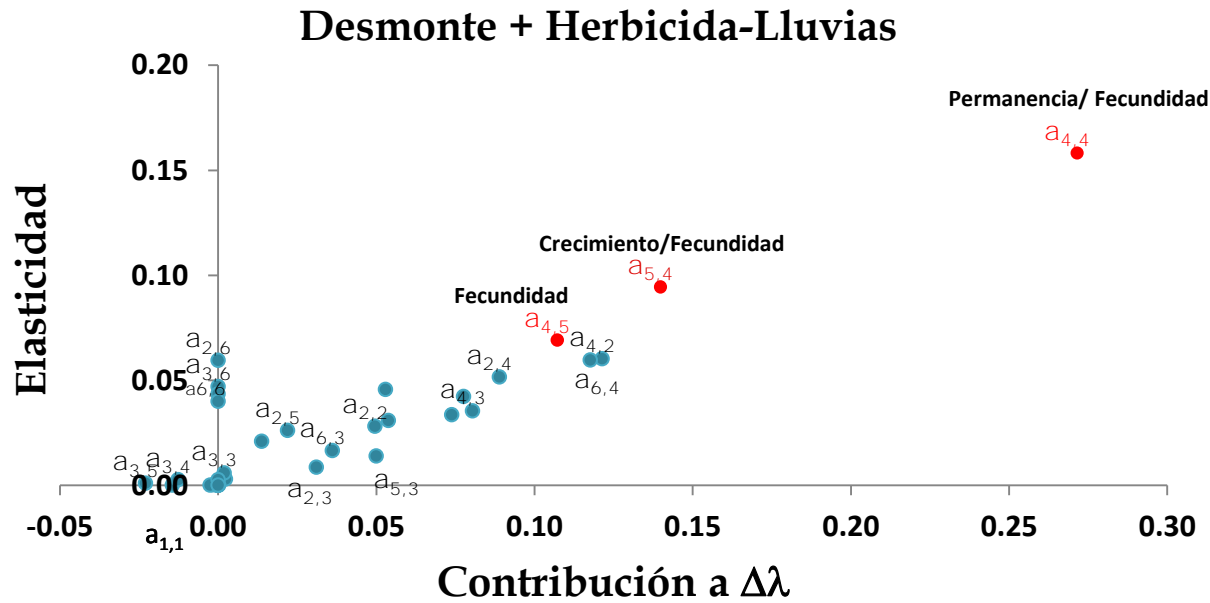


Figura 13. Análisis combinado de Elasticidades y Experimentos de Respuesta de Tabla de Vida para el periodo 2014-2015, en las parcelas de *Kalanchoe ×houghtonii* con el tratamiento de desmonte + herbicida en temporada de lluvias (parte superior) y en temporada de secas (parte inferior), en Metztlán, Hidalgo, México. Se indican en color rojo las entradas con mayores valores en ambas escalas y se señalan los procesos demográficos correspondientes a estas entradas

Se observa un patrón consistente en la mayoría de los tratamientos con respecto a las entradas matriciales que presentan los mayores valores de elasticidad y de contribución a la variación en λ , y también con respecto a los procesos demográficos que involucran estas entradas. A partir del análisis combinado, se observa que la recuperación demográfica en los tratamientos dependió, en la mayoría de los casos (en 4 de 6 tratamientos: herbicidas en ambas temporadas y desmonte+herbicida en ambas temporadas), de entradas combinadas de la permanencia en la misma categoría y la fecundidad.

Por otra parte, en los tratamientos de desmonte, las entradas críticas correspondieron a los procesos de crecimiento en combinación con fecundidad. Otras entradas con altos valores en ambas escalas y que fueron consistentes entre tratamientos fueron entradas de crecimiento y fecundidad, o sólo de fecundidad. En cuanto a las categorías de tamaño responsables de la recuperación de la población, se observó que fueron las categorías 3 y 4.

Efectos del manejo a largo plazo: matrices periódicas

El manejo de la población de *Kalanchoe ×houghtonii* a largo plazo se simuló utilizando matrices periódicas que fueron construidas multiplicando tres tipos de matrices: a) la de la población afectada por el tratamiento en el año en que éste se aplica (matriz mínima por tratamiento); b) la del año correspondiente a la recuperación demográfica posterior al tratamiento; y c) la de un año “normal”, que muestra el comportamiento de la población sin manejo (matriz de los cuadros sin manejo del periodo 2014-2015); esta última matriz se repitió un cierto número de veces, en función del número de años simulados hasta la siguiente aplicación de los tratamientos.

Como era de esperarse, la aplicación cada 15 años presenta los mayores valores de λ_p anualizada, seguido por la aplicación cada 10 años y, por último, la aplicación cada 5 años (Fig. 14). Igualmente se observa que el tratamiento de Desmonte + Herbicida en temporada de lluvias es el único que presenta valores por debajo de uno en todos los casos. El herbicida en lluvias así como el desmonte + herbicida en temporada de secas tuvieron valores de λ anualizados menores de uno si se aplican cada 5 años.

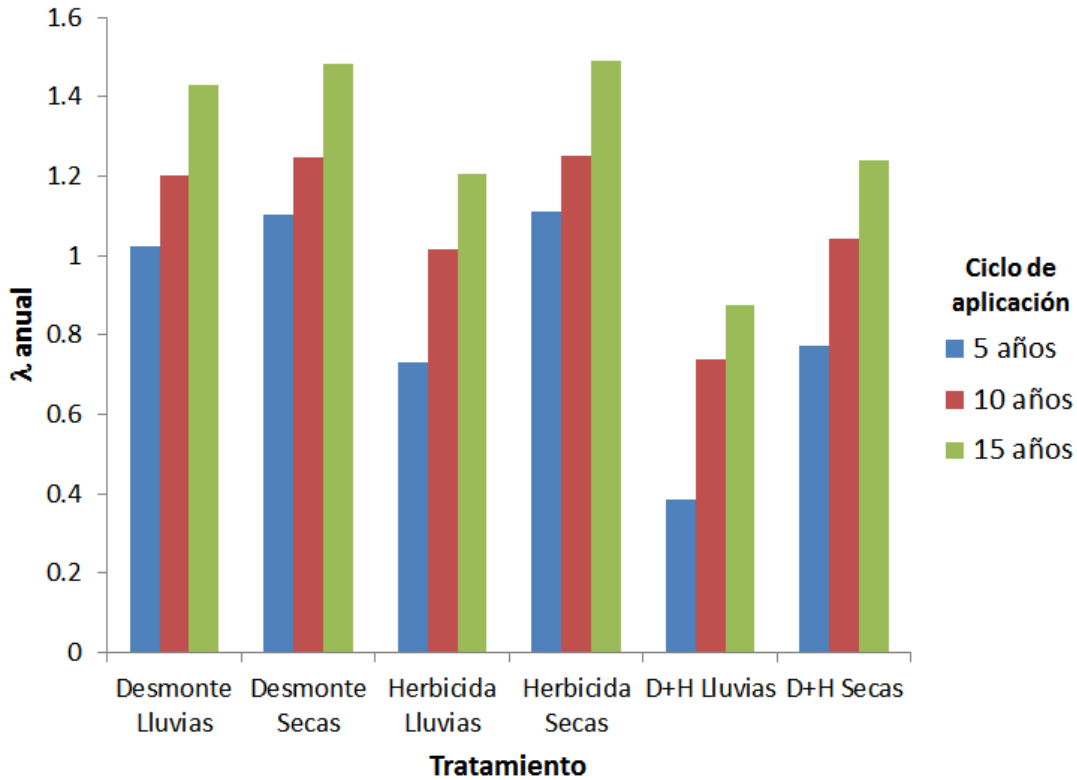


Figura 14. Tasas finitas de crecimiento poblacional anualizadas, obtenidas de las matrices periódicas, para *Kalanchoe ×houghtonii* simulando ciclos de aplicación de los tratamientos de manejo con diferentes frecuencias.

Considerando estos resultados, el tratamiento más efectivo para controlar a *Kalanchoe ×houghtonii* en Metztitlán, Hidalgo es la combinación de desmorte y herbicida en la temporada de lluvias

5.4 Supervivencia y crecimiento de propágulos en invernadero

Hubo un efecto significativo del tamaño inicial sobre la supervivencia a un año de los plantlets de *K. ×houghtonii*, presentándose mayores valores en los individuos de talla inicial grande ($F=15.77$ g.l.=2 $p=0.006$) (Figura 15 A) respecto a los plantlets medianos y pequeños. Ocurrió lo inverso con la tasa de crecimiento, ya que los plantlets pequeños tuvieron una tasa significativamente mayor a los plantlets medianos y grandes. ($F=11.53$ g.l.=2 $p<0.01$) (Figura 15B).

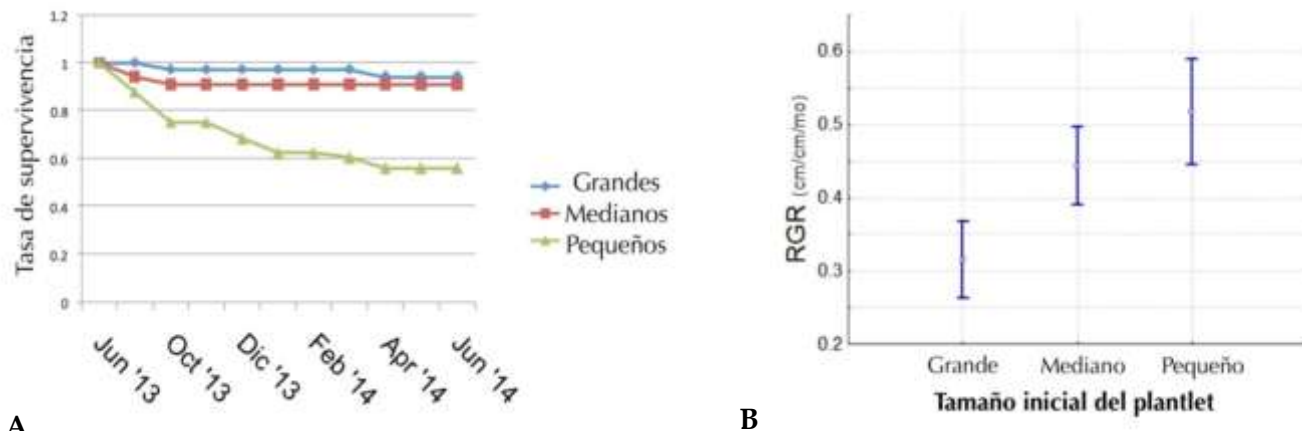


Figura 15. A-Curvas de supervivencia para plantlets de tres tamaños iniciales diferentes. B-Tasa relativa de crecimiento en tres tallas iniciales diferentes de plantlets de *K. xhoughtonii*

Los modelos lineales generalizados indican que existe una dependencia positiva del número de plantlets producidos y el tamaño inicial del plantlet parental, así como una relación negativa entre el número de plantlets producidos y la tasa relativa de crecimiento (Cuadro 13). Esto quiere decir que a mayor tamaño inicial del plantlet existe una mayor producción de plantlets por el mismo. Por el contrario a una mayor tasa de crecimiento (que corresponde a los plantlets con tamaños iniciales pequeños) existe una menor producción de plantlets.

De acuerdo al criterio de información de Akaike (AIC) el modelo que utiliza al tamaño inicial como variable predictora resulta más informativo para explicar el número de plantlets producidos por los propágulos en invernadero

Cuadro 13. Resultados de los Modelos Lineales Generalizados entre el número de plantlets producidos (por los plantlets en invernadero) y su tamaño inicial y tasa relativa de crecimiento.

Variable predictora	Coficiente	AIC
Tamaño inicial	1.01	585.6
Tasa relativa de crecimiento	-0.3592	604.4

6. DISCUSIÓN

6.1 Dinámica poblacional de *Kalanchoe xhoughtonii*

En ambos periodos estudiados, el análisis de la dinámica poblacional de las parcelas sin manejo que representan las condiciones naturales en el sitio, mostró tasas finitas de crecimiento poblacional superiores a la unidad ($\lambda=1.32$ y 1.40), lo que proyecta un crecimiento poblacional promedio del 36% anual. Por lo tanto, debe controlarse el crecimiento de este híbrido para impedir que siga expandiéndose y termine por afectar negativamente a poblaciones de plantas nativas en el centro de México, particularmente en zonas con sustrato rocoso similares al sitio de estudio.

A pesar de que los valores de λ obtenidos en este estudio están por encima de la unidad, el crecimiento de esta población no parece ser tan rápido como el de otras especies de plantas invasoras cuya demografía se ha estudiado, tales como *Lantana camara* (Verbenaceae) (Olusegun *et al.* 2013) y *Agropyron chrystatum* (Hansen y Wilson 2006) (Fig. 16) cuyos valores de λ están por arriba de 3, lo que supone que su tamaño poblacional puede triplicarse cada año.

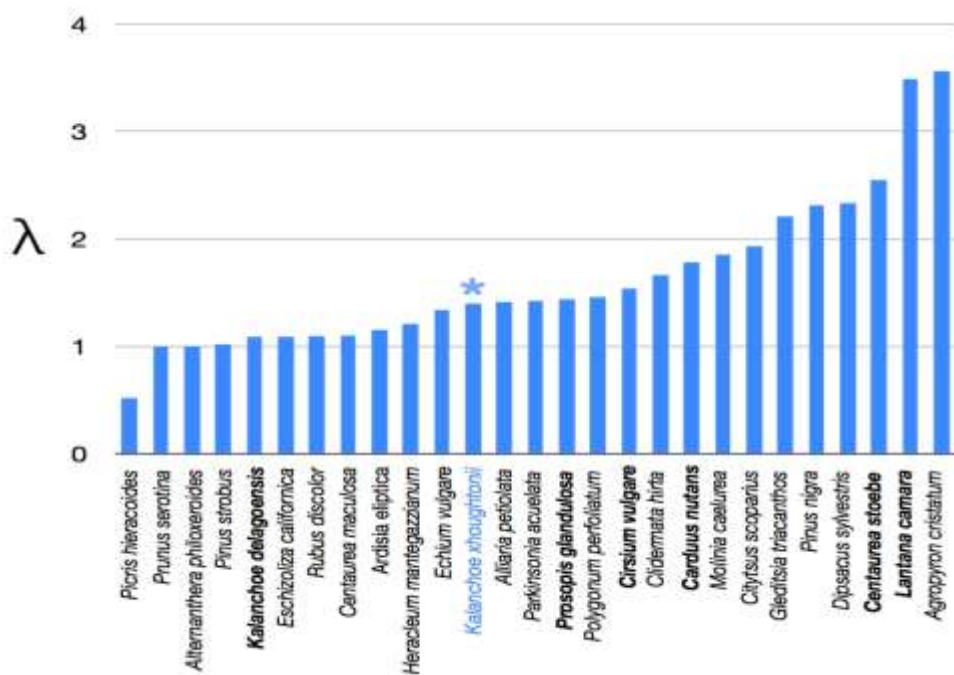


Figura 16. Tasas finitas de crecimiento poblacional obtenidas en diversas especies de plantas invasoras. Elaboración propia a partir de lo recopilado por Ramula *et al.* (2008) y una revisión bibliográfica de 2008 a 2013 (Anexo 2). Se señala a *Kalanchoe xhoughtonii* en color azul y con un asterisco. Las especies están acomodadas en orden creciente de λ .

Las especies parentales de *Kalanchoe ×houghtonii* también se han estudiado demográficamente. En *Kalanchoe delagoensis* se han obtenido valores de λ de 1.09 (en Tula, Tamaulipas) y de 1.91 (en Cadereyta, Querétaro; Golubov, 2012). La otra especie parental, *Kalanchoe daigremontiana*, mostró un crecimiento poblacional mucho mayor ($\lambda=4.05$, en una región semiárida en Venezuela), aunque debe considerarse que en la parametrización de este modelo, los autores consideraron que todos los plantlets se establecían exitosamente (Herrera *et al.*, 2011), y que en esta especie sí se da reclutamiento por semilla (Herrera *et al.*, 2011), por lo que la fecundidad es mucho más elevada que en el híbrido, que sólo se propaga clonalmente (Guerra-García *et al.*, 2014).

Las altas tasas de crecimiento poblacional son típicas de un proceso de invasión y pueden mantenerse elevadas por tiempos prolongados; posteriormente, puede alcanzarse una fase en la que el crecimiento poblacional comienza a desacelerarse debido a algún factor limitante o a procesos densodependientes (Gurevitch *et al.*, 2011).

Es posible que en *K. ×houghtonii*, el crecimiento poblacional se pueda ver limitado por procesos densodependientes que reduzcan la supervivencia de los individuos más pequeños, y/o por la secreción de compuestos alelopáticos a partir de las raíces de los individuos más grandes. Esto último se ha observado en *Kalanchoe daigremontiana* (Groner, 1974), que es una de las especies parentales de este híbrido, lo cual ofrece bases para suponer que lo mismo podría estar ocurriendo con *K. ×houghtonii*. Sin embargo, las densidades a las que se detectaron estos efectos en *K. daigremontiana* eran mucho mayores que las registradas en este estudio con *K. ×houghtonii* (2053 individuos por m², Herrera *et al.*, 2001 y Herrera *et al.*, 2011, mientras que en *K. ×houghtonii* la densidad estimada fue de 928 individuos por m²). Cabe aclarar que en el presente trabajo se observó que en la población estudiada hay parches con densidades mucho mayores que las aquí reportadas, en los que posiblemente los procesos densodependientes sean importantes.

Contrastando las tasas finitas de crecimiento de las especies parentales contra las obtenidas en este trabajo para el híbrido, la hipótesis de la hibridación-invasión no se ve apoyada ya que *K. ×houghtonii* tiene una tasa finita de crecimiento menor a las de las especies parentales. Sin embargo una evaluación precisa requeriría de un experimento de jardín común con los tres *taxa*, puesto que los valores de λ obtenidos para las diferentes poblaciones dependieron en cierta medida del lugar, el año, el tamaño de muestra y el número de periodos analizados (Bierzychudek, 1999), así como del número de categorías utilizadas para construir la matriz (Ramula *et al.*, 2009).

Es importante hacer notar que la nula variabilidad genética del híbrido (se sabe que existe sólo un genotipo de *K. ×houghtonii* en México; Guerra-García *et al.*, 2014) no parece ser una limitante en términos de su capacidad de colonización de nuevos ambientes, por lo que no hay que descartar que pueda ser altamente invasivo en el país. Otras invasoras exitosas que presentan características similares a las de *K. ×houghtonii*, como la condición híbrida y la alta propagación clonal, son *Mentha ×verticillata* (Stace, 1991), *Fallopia ×bohemica* (Bailey *et al.*, 1995) y *Lythrum salicaria* × *Lythrum alanthum* (Strefeler *et al.*, 1996).

Por otra parte, en los análisis de elasticidad en las parcelas sin manejo de *K. ×houghtonii*, se observó que las mayores contribuciones a la tasa finita de crecimiento las realizaron entradas matriciales que eran mixtas (crecimiento+fecundidad, o permanencia+fecundidad) o que correspondían a la fecundidad. Estos resultados son consistentes con lo reportado para hierbas semélparas (Silvertown *et al.*, 1993), así como para otras invasoras de vida corta (longevidad de hasta 7 años) en las que la reproducción y el crecimiento realizan las mayores contribuciones a λ (Ramula *et al.*, 2008; revisión bibliográfica realizada en este trabajo, ver anexo 2).

6. 2 Evaluación de los tratamientos de manejo

Las tasas de crecimiento poblacional (λ_{ins} , λ y λ_p) de *Kalanchoe ×houghtonii* respondieron de manera diferencial a los tratamientos de manejo utilizados en este estudio. Esta respuesta también varió en el corto, mediano y largo plazo. A continuación se comentan estas respuestas, y se hacen propuestas concretas basadas en el análisis demográfico para el manejo del híbrido en el sitio de estudio y en regiones similares del centro de México.

Respuesta a corto plazo

A corto plazo, a unos meses de la aplicación de los tratamientos, todos ellos reflejaron una reducción del tamaño poblacional ($\lambda_{ins} < 1$) con excepción del desmonte en temporada de lluvias ($\lambda_{ins} = 1.71$). La tasa de crecimiento poblacional instantánea relativamente alta en este tratamiento posiblemente se debió a la apertura de espacios generada por la remoción de las plantas de mayor tamaño, al dejar espacios libres para ser ocupados por plantas pequeñas ya presentes en los cuadros, ya que no se removieron las plantas inferiores a aproximadamente 3 cm en estos tratamientos con el fin de simular un desmonte rápido.

Este fenómeno de una rápida recuperación de la población posterior al desmonte se ha observado en especies invasoras que presentan atributos como la producción de grandes cantidades de propágulos y la alta capacidad de regeneración después de la poda o remoción. Esto muestra que los métodos mecánicos por si solos no resultan eficientes, ya que muy comúnmente se observa el rebrote o la re-infestación a partir de los propágulos producidos en las áreas colindantes (Cronk & Fuller, 1995; Paynter & Flanagan, 2004).

El tratamiento que presentó una mayor reducción del tamaño poblacional a corto plazo fue la aplicación simultánea de desmonte y herbicida, particularmente durante la temporada de lluvias ($\lambda_{\text{ins}}=0.005$). Es posible que el éxito de este tratamiento sea mayor en temporada de lluvias debido a una translocación más efectiva del glifosato hacia las regiones activas de crecimiento en la planta (meristemos radicular y apical) (Chase & Appleby, 1979). Esto se debe al gradiente negativo que presenta el potencial hídrico y que determina en buena medida el movimiento de agua en el continuo suelo-planta-atmósfera (Chase & Appleby, 1979; Gurevitch *et al.*, 2006).

La translocación más rápida del glifosato en condiciones de mayor humedad se ha observado utilizando glifosato marcado con isótopos de carbono (^{14}C) en plantas con metabolismo C_4 (Cyperaceae) (Chase & Appleby, 1979).

En condiciones de humedad, el suelo presenta un potencial hídrico muy cercano a cero; al tener la planta un potencial hídrico más negativo que éste; el agua y los solutos se mueven hacia las raíces, (siguiendo el gradiente negativo) luego al resto de la planta y a la atmósfera más rápidamente que en condiciones de sequía, en las que típicamente las plantas adaptadas a condiciones mésicas, cierran los estomas para evitar que el agua continúe su camino hacia la atmósfera siguiendo el gradiente de potencial hídrico (Gurevitch *et al.*, 2006). Por otra parte las plantas adaptadas a condiciones de sequía como las crasuláceas, que viven en suelos con un potencial hídrico muy negativo, tienen adaptaciones morfológicas y fisiológicas para hacer eficiente el uso de agua en periodos secos (metabolismo CAM, cutículas gruesas que impiden la pérdida de agua etc.) si bien dependen de los escasos periodos húmedos para llevar a cabo la mayoría de sus procesos de crecimiento y reproducción (Gurevitch *et al.*, 2006).

En plantas con este tipo de adaptaciones a la sequía (como es el caso de *Kalanchoe shoungtonii*) no se han hecho estudios de movilidad de glifosato, pero es posible que igualmente se transloque más rápido hacia las zonas blanco en condiciones de humedad.

Por otro lado, cuando hay una mayor disponibilidad de agua, el funcionamiento metabólico de las plantas es más efectivo con respecto al que ocurre en condiciones de déficit hídrico, cuando el metabolismo y el crecimiento se dan más lentamente (Gurevitch *et al.*, 2006). Es posible que en condiciones de mayor disponibilidad de agua el glifosato no sólo se transloque más rápidamente (Chase & Appleby, 1979), sino que además afecte de manera más eficaz a su enzima blanco (5-enolpiruvilshikimato-3-fosfosintetasa) siendo su efecto más dramático en la temporada de lluvias. Esta enzima está involucrada en la síntesis del shikimato, necesario para la síntesis de aminoácidos aromáticos, hormonas (e.g. auxinas y fitoalexinas), lignina, ácido fólico y plastoquinonas, todos esenciales para el crecimiento de la planta (Shaner, 2006).

Aunque muchas plantas CAM habitan zonas áridas (e.g. Cactaceae y Crassulaceae), lo que podría afectar la eficiencia del glifosato, su efectividad para controlar plantas invasoras con metabolismo CAM se ha probado en especies como *Hylocereus undatus* (Cactaceae), *Kalanchoe pinnata* (Crassulaceae) (Langeland *et al.*, 2011) y *Kalanchoe shoughtonii* (este estudio), así como en plantas CAM facultativas, como *Portulaca oleracea* (Proctor & Reicher, 2013) y *Carpobrotus edulis* (Aizoaceae) (O'Rourke & Lysaght, 2014). También se ha demostrado que el glifosato no es tóxico para otras especies CAM, como *Opuntia lindheimeri* (Felker & Russell, 1988), y que para otras es poco efectivo (e.g. *Crassula helmsii*) (Dawson, 1996). Sin embargo, son necesarios más estudios del efecto de este herbicida para poder evaluar su eficiencia en plantas de zonas áridas.

Respuesta a mediano plazo

La evaluación de los tratamientos de manejo a mediano plazo (i.e. poco más de un año después de su aplicación) mostró la dinámica de recuperación de la población posterior al disturbio que implicó la aplicación de los tratamientos. En todos los casos hubo tasas de crecimiento superiores a la unidad. El aumento en el tamaño poblacional fue particularmente drástico en los tratamientos que fueron muy efectivos en el corto plazo (desmonte + herbicida en ambas temporadas), pues al inicio del periodo (mayo 2014) había muy pocos individuos como resultado de los tratamientos de manejo y para el siguiente censo (mayo 2015) la población había aumentado considerablemente, incluso a más de cinco veces su tamaño en el tratamiento de desmonte + herbicida en la temporada de lluvias.

La mayor recuperación de la población en los tratamientos que redujeron más drásticamente el tamaño poblacional en el periodo anterior sugiere que es necesario tener regímenes de aplicación frecuente de los tratamientos en *K. shoughtonii* con el fin de que éstos no resulten contraproducentes, pues las poblaciones se recuperan muy rápido. Otros autores también han sugerido que es necesaria

una alta frecuencia de aplicación de métodos de manejo como el desmonte (Paynter & Flanagan, 2004), la quema controlada (Tu *et al.*, 2001) y la aplicación de herbicidas (Flory, 2010).

El tratamiento que mostró la menor tasa de crecimiento poblacional proyectada, es decir, que sugiere una recuperación más lenta, fue el de herbicida en temporada de secas ($\lambda=1.89$), probablemente debido a que este tratamiento produjo una reducción menos drástica del tamaño poblacional en el periodo anterior ($\lambda_{ins}=0.71$) en comparación con los demás tratamientos. El efecto limitado de este tratamiento a corto plazo podría deberse a una baja translocación del glifosato a las zonas meristemáticas en condiciones de déficit hídrico (Chase & Appleby, 1979).

En el caso particular de la zona de estudio, si bien las tasas de crecimiento poblacional fueron muy altas en las parcelas bajo manejo en el segundo periodo de estudio, cualitativamente no se observó una densidad mucho mayor en los cuadros experimentales comparados con el resto del área. Esto sugiere que, posterior a la recuperación de las parcelas, la dinámica poblacional quizá vuelva a ser similar a la de las parcelas sin manejo. Sin embargo, es importante contar con una documentación demográfica a más largo plazo para poder confirmar esta suposición.

Con los resultados de las respuestas demográficas a mediano plazo se llevó a cabo un análisis combinado de elasticidades y ETRV. Dicho análisis permite identificar las entradas matriciales críticas para la recuperación de la población de *K. xhoughtonii* en cada uno de los tratamientos: las entradas con los valores de elasticidad más altos y que además realizaron una alta contribución al cambio en λ ($\Delta\lambda$) (Zuidema *et al.*, 2007).

Se observó que la recuperación demográfica dependió de entradas mixtas (permanencia+fecundidad, o crecimiento+fecundidad). Las entradas solamente de fecundidad también presentaron valores altos en ambas escalas (elasticidad y contribucion a $\Delta\lambda$) en todos los tratamientos. A su vez, las categorías de tamaño responsables de la recuperación de la población fueron la 3 y la 4. Esto sugiere que los esfuerzos de manejo en años subsecuentes a la primera aplicación de los tratamientos, deben enfocarse en estas categorías y procesos para impedir la recuperación de la población.

El uso de este tipo de análisis combinados se ha implementado para diseñar planes de manejo sustentables de productos forestales no maderables, buscando identificar las transiciones cuya elasticidad sea alta pero que tengan una baja contribucion al cambio en λ y viceversa, de manera que de ser afectadas (con cosecha de hojas por ejemplo) la tasa de crecimiento poblacional no se vea alterada

negativamente y por lo tanto se tenga una cosecha sustentable (Zuidema *et al.*, 2007; Schmidt *et al.*, 2011).

En este trabajo, el análisis combinado se utilizó de manera inversa (i.e. para identificar las entradas responsables de una “cosecha no sustentable”) de acuerdo con lo sugerido por Schmidt *et al.* (2011) para especies invasoras. Sin embargo, este análisis no se llevó a cabo con los resultados del primer año, pues los tratamientos eliminaron a la mayoría de los individuos, lo que impidió la construcción y análisis de matrices de proyección poblacional (Caswell, 2001).

Considero que este análisis, puede resultar muy útil para detectar las entradas claves que deben afectarse en especies invasoras para controlar su crecimiento, pero es importante considerar que debe evaluarse la población en el periodo de recuperación, así como en su comportamiento sin manejo, para complementar la comprensión de la dinámica poblacional. Al parecer, este enfoque no se ha usado de la manera en la que aquí se propone, sino únicamente según la propuesta original de Zuidema *et al.* (Calvo-Irabién *et al.*, 2009; Mondragón-Chaparro & Ticktin, 2011; Schmidt *et al.*, 2011). Sería muy interesante evaluar si una vez afectadas estas entradas responsables de la recuperación de la población en una especie invasora, el manejo resulta más efectivo que si se hiciera sin tomar en cuenta esta información.

Respuesta a largo plazo

Las simulaciones a largo plazo con las matrices periódicas mostraron que la mayoría de los tratamientos presentaron valores de λ_p superiores a uno, en los tres ciclos de aplicación. Los únicos tratamientos en los que se obtuvieron valores de λ_p menores de uno, y que por lo tanto suponen un buen control de la población de *K. thoughtonii* fueron el de herbicida en temporada de lluvias aplicado cada cinco años, y el de desmonte + herbicida en temporada de lluvias en cualquiera de sus tres frecuencias de aplicación.

Como se mencionó con anterioridad, la alta eficiencia del tratamiento de desmonte + herbicida entemporada de lluvias puede deberse a una translocación más efectiva del glifosato en condiciones de mayor disponibilidad de agua (Chase & Appleby, 1979; Shaner, 2006).

Por otra parte, se reconoce que el uso combinado de varios tratamientos de manejo es la mejor estrategia para controlar especies invasoras, plagas y malezas (Cronk & Fuller, 1995; Tu *et al.*, 2001; Shea *et al.*, 2006). Sin embargo, existen relativamente pocos ejemplos de un control exitoso de invasoras usando este enfoque (en general, el manejo combinado es sugerido o simulado, e.g. Shea *et al.*, 2006; An *et al.*, 2007).

Algunos ejemplos de manejo combinado que han sido efectivos son el de *Mimosa pigra* en Australia (Paynter & Flanagan, 2004), controlada con herbicida, quema controlada, remoción por bulldozer y control biológico; el de *Bromus tectorum* en pastizales ganaderos de Estados Unidos, que se ha controlado de manera efectiva con herbicidas y con la introducción de competidores nativos (Whitson & Koch, 1998); y el de *Cenchrus echinatus* en la isla de Laysan, Hawaii, que se erradicó mediante el uso combinado de desmonte y herbicida (el mismo que se usó en este estudio) (Flint & Rehkemper, 2002). Simberloff (2009) y DiTomaso (2009) presentan otros ejemplos de manejo combinado que han sido exitosos para controlar especies invasoras.

Por otra parte, las matrices periódicas se han utilizado como herramienta demográfica con diversos fines: para integrar y comprender los efectos de la variabilidad interanual en la dinámica poblacional (Mandujano *et al.*, 2001; Mondragon *et al.*, 2004); para evaluar los efectos de diferentes regimenes de fuego (Hoffmann, 1999); para modelar los eventos periódicos de reproducción masiva (Hernández-Pedrero, 2009); con fines de conservación (Gross *et al.*, 2008); con fines de manejo sustentable (Escalante *et al.*, 2004); y para proyectar los posibles efectos del cambio climático en la dinámica poblacional (Salguero-Gómez *et al.*, 2012).

También se han utilizado matrices periódicas en especies invasora, sobre todo para integrar la variación estacional al construir matrices anuales de proyección poblacional (Golubov *et al.*, 1999; Hyatt & Araki, 2006; Hahn *et al.*, 2012) y para conocer los efectos del manejo con dos tipos de acolchado de una maleza invasora en un sistema de rotación de cultivos (Davis *et al.*, 2009). En este último estudio se evaluó la dinámica poblacional de la invasora posterior a la aplicación del tratamiento de control y con cada uno de los cultivos acompañantes, y al igual que en este trabajo, se encontró que la combinación de varios métodos de manejo produjo la menor tasa de crecimiento poblacional, si bien en este caso estuvo por arriba de la unidad. Hasta la fecha, parece no haber estudios previos en los que se hayan utilizado matrices periódicas para evaluar la efectividad potencial de ciclos de diferente frecuencia de la aplicación del tratamiento de control como se hizo en este trabajo.

Al integrar en una matriz periódica la respuesta demográfica de *Kalanchoe spaldingii* tanto a corto plazo, como a mediano plazo (i.e. el proceso de recuperación de la población posterior a la aplicación del tratamiento de control), y posteriormente a largo plazo (i.e. la dinámica poblacional sin manejo), se ofrece un ejemplo de cómo este tipo de análisis puede ser útil para evaluar el efecto potencial de ciclos de aplicación de diferente frecuencia, y así establecer el tratamiento e intervalo óptimo para el control de una planta invasora.

Sin embargo, hay que considerar que a pesar de que estos modelos contemplan variabilidad cíclica en las tasas vitales (Caswell, 2001), no dejan de ser modelos determinísticos cuya proyección supone que se mantienen constantes las condiciones incorporadas al modelo (Bierzychudek, 1999). Si se tienen bien en cuenta estos supuestos, los modelos demográficos son excelentes herramientas para ofrecer elementos que apoyen en el diseño de estrategias de manejo y erradicación de especies invasoras, enfocadas a reducir de manera más eficiente la tasa finita de crecimiento poblacional (Ramula *et al.*, 2008) al igual que para apoyar estrategias de manejo y conservación de especies amenazadas o sujetas a manejo (Crone *et al.*, 2011).

Recomendaciones de manejo

Considerando los resultados a corto y mediano plazo, así como las simulaciones a largo plazo, el método más efectivo para controlar a *Kalanchoe ×houghtonii* en Metztlán, Hidalgo resultó ser la combinación de desmonte y herbicida (glifosato) aplicados en temporada de lluvias, preferentemente en ciclos frecuentes de aplicación (cada 5 años), siempre y cuando dichas aplicaciones representen el menor daño posible a la flora y fauna nativas.

Además de un esquema de aplicación regular de los tratamientos de control, sería importante llevar a cabo una revegetación ecológica del sitio de estudio, introduciendo plantas nativas que presenten una alta tasa de crecimiento y una buena capacidad de propagación. En el sitio de estudio se observó que los micrositios que presentaban *Pilea microphylla* (Urticaceae) tenían una menor ocupación por *K. ×houghtonii*; incluso, algunos micrositios ocupados inicialmente por *K. ×houghtonii*, al año siguiente estaban ocupados por *P. microphylla* sin mediar ningún tratamiento. Por lo tanto, pareciera que esta especie es una buena competidora capaz de desplazar a *K. ×houghtonii*, siempre y cuando esta no se encuentre a muy altas densidades. Por lo que probablemente sería conveniente introducir ejemplares de *P. microphylla* después de la aplicación de los tratamientos para controlar al tamaño poblacional de *K. ×houghtonii* en el sitio de estudio. De ser exitosa la introducción de *P. microphylla*, sería recomendable establecer métodos de control selectivos, como el desmonte de manera reiterada para afectar únicamente a *K. ×houghtonii* y no a las poblaciones de *P. microphylla* y de otras especies nativas.

Otros aspectos a considerar en el desarrollo de un plan de manejo para *K. ×houghtonii* o para otras especies invasoras con características similares (por ejemplo las especies parentales) son una regulación estricta del movimiento de propágulos por actividades humanas para prevenir nuevos focos de invasión, la erradicación rápida de nuevas poblaciones utilizando herbicidas, en tanto esto represente

un bajo riesgo para la flora nativa, y el monitoreo constante en regiones vulnerables para evitar nuevas invasiones (Herrera *et al.*, 2011). Por otra parte, es necesario que el desarrollo de estrategias de prevención de las invasiones sea una prioridad de investigación, pues es mucho más conveniente, barato y efectivo prevenir, que enfrentarse ante la necesidad de erradicación o control de poblaciones ya establecidas (Rejmánek, 2000; Leung *et al.*, 2002).

Otras consideraciones en torno a los métodos de manejo y los modelos utilizados

Además de evaluar la efectividad de cada método de manejo implementado para reducir el tamaño poblacional, así como del ciclo de aplicación, es importante considerar las ventajas y desventajas del uso de cada uno. La remoción mecánica es selectiva (i.e. sólo afectará a las plantas objetivo), por lo que constituye una técnica segura en términos ambientales (Tu *et al.*, 2001; Clout & Williams, 2009). En superficies pequeñas requiere de poco equipo, lo que la hace de bajo costo, pero se necesita mucha mano de obra y debe llevarse a cabo en repetidas ocasiones para ser efectiva (Tu *et al.*, 2001).

Por otra parte, la aplicación de herbicidas es altamente efectiva, aunque rara vez es selectiva, lo que pone en riesgo a la flora y la fauna nativas (Cronk & Fuller, 1995; Tu *et al.*, 2001; Ensbey, 2009). Por lo anterior, es necesario tener en consideración las recomendaciones de aplicación emitidas tanto por el proveedor como por las agencias ambientales (World Wildlife Fund, Environmental Protection Agency, etc.) (Ensbey, 2009), así como los resultados de investigación más recientes con respecto al efecto de los productos a utilizar.

Los costos de la aplicación de herbicida pueden parecer más elevados que los de la remoción mecánica, si se trata de un área pequeña y se considera un solo o pocos eventos de aplicación, pues se debe adquirir el equipo de seguridad necesario para la aplicación del herbicida (aspersor, overall, botas de hule, guantes, mascarilla). Sin embargo, dada la efectividad de los herbicidas para suprimir a poblaciones de especies invasoras y malezas, y tomando en cuenta la facilidad de aplicación en grandes extensiones, se les considera el método de control más económico (Ensbey, 2009).

Por otra parte, debe tomarse en cuenta que las plantas invasoras pueden en el transcurso de pocas generaciones generar resistencia a los herbicidas, por lo tanto su aplicación debe estar enmarcada en el manejo integrado de plagas de manera que su uso sea lo más moderado posible y se utilicen otras estrategias como el control biológico, manipulación del hábitat, modificación de las prácticas culturales, y métodos mecánicos, para así también minimizar los riesgos a la salud humana, organismos no blanco y al ambiente (University of California Agriculture and Natural Resources, 2014).

En la elección de los métodos de manejo, también es importante considerar la distribución espacial y la proporción de las plantas nativas con respecto a las plantas invasoras. En situaciones en las que las plantas invasoras se encuentran en menor proporción que las nativas o bien cuando se trata de áreas pequeñas, es recomendable utilizar métodos selectivos, como la remoción mecánica, con el fin de dañar lo menos posible a la biota del lugar (Cronk & Fuller, 1995). Por otra parte en un parche o región dominados por la especie invasora o ante un evento invasión reciente, deben usarse métodos altamente efectivos, como los herbicidas, para evitar que la invasora se siga expandiendo (Simberloff, 2009) .

En cuanto a las limitaciones de los modelos que se utilizaron en este estudio, como ya se ha mencionado, en los modelos matriciales determinísticos no se incorpora estocasticidad ambiental o demográfica, lo que hace a las proyecciones más limitadas. Sin embargo, aún los modelos más complejos se deben interpretar con mucha cautela y recordar que no son una predicción del futuro, pues siempre habrá fuentes de variabilidad que no se incorporan a los modelos (Bierzychudek, 1999; Crone *et al.*, 2011).

Por otra parte, los resultados de los modelos matriciales pueden variar según el número de categorías elegidas, particularmente cuando se tiene un tamaño de muestra limitado (Ramula *et al.*, 2009), por lo que sería conveniente llevar a cabo una evaluación de las tasas vitales como variables continuas y construir modelos de proyección integral.

Debe considerarse también que no todas las transiciones de las matrices correspondientes a los tratamientos de manejo se calcularon con los individuos de las parcelas correspondientes, pues en algunos casos los tamaños de muestra eran excesivamente bajos, por lo que en dichos casos se utilizaron las entradas de las parcelas sin manejo. Así, las matrices de los tratamientos no reflejan con toda precisión lo ocurrido en cada uno de ellos y las conclusiones de los modelos deben tomarse con reserva.

Por último, es importante tomar en cuenta que para el manejo de plantas invasoras que se encuentran en las etapas tempranas del proceso de invasión, los análisis demográficos son una alternativa que arrojará resultados a mediano plazo, lo cual probablemente no sea aceptable si se tiene que actuar con rapidez en una etapa clave para detener la invasión. Por esta razón, en esos casos los estudios demográficos se deben combinar con acciones inmediatas que permitan controlar la invasión en el corto plazo (Simberloff, 2003).

6.3 Supervivencia y crecimiento de plantlets en el invernadero

Como lo mostraron los resultados del establecimiento de los plantlets en el invernadero, su tamaño inicial al caer al suelo tiene un efecto muy claro sobre la supervivencia, el crecimiento y la producción de nuevos plantlets. Se observó una mayor supervivencia en los plantlets medianos y grandes con respecto a los pequeños, y una mayor tasa relativa de crecimiento en los propágulos pequeños. La producción de nuevos plantlets fue directamente proporcional a su tamaño inicial e inversamente proporcional a su tasa relativa de crecimiento, lo que indica que los plantlets de tallas iniciales mayores producen más plantlets que los de tallas menores, los cuales a su vez presentan una mayor tasa de crecimiento relativo.

La mayor supervivencia de los plantlets grandes y medianos puede contribuir a un mayor potencial invasor del híbrido con respecto a las especies parentales, ya que en *Kalanchoe delagoensis* y *Kalanchoe daigremontiana* los reportes de producción de propágulos en las inflorescencias (que son precisamente donde se producen los propágulos medianos y grandes) son muy escasos (Guerra-García *et al.*, 2014), mientras que en el híbrido se observaron prácticamente en todas las plantas que produjeron inflorescencia.

Por otra parte, es probable que la alta mortalidad de los plantlets pequeños sea compensada por su mayor tasa de crecimiento, así como por su alta producción en las hojas. Este tipo de plantlets se producen también en *Kalanchoe daigremontiana*, en la que a pesar de presentar reproducción sexual y por lo tanto una mayor diversidad genética, una gran proporción del reclutamiento y del crecimiento poblacional se debe a los plantlets (Herrera *et al.*, 2011).

Los resultados obtenidos en este estudio con respecto a la mayor supervivencia de los plantlets medianos y grandes (i.e., los producidos por las inflorescencias) sugieren que en este sistema se vería apoyada la hipótesis de la hibridación-invasión, que postula que los híbridos interespecíficos puede traducirse en una mayor capacidad de invasión (Hovick & Whitney, 2014), ya que pueden presentar heterosis o vigor híbrido (un mejor desempeño de los híbridos en comparación con las especies parentales, gracias a una mayor heterocigocidad), lo que aumenta su invasividad y su posibilidad de desplazar especies nativas.(Vilà *et al.*, 2000). Sin embargo debe considerarse que los métodos y resultados usados en este trabajo son muy generales para concluir si efectivamente el híbrido es más invasivo. Esto enfatiza la necesidad de continuar la investigando sobre la ecología y fisiología de los híbridos invasores, para establecer prioridades y métodos de manejo específicos para su control (Vilà *et al.*, 2011).

7. CONCLUSIONES

- *Kalanchoe ×houghtonii* está aumentando su tamaño poblacional a una tasa promedio anual de alrededor de 36% en el sitio de estudio, por lo que es necesario implementar acciones de control para evitar un potencial desplazamiento de la flora nativa, particularmente en zonas con afloramientos rocosos en la región.
- La dinámica poblacional de *K. ×houghtonii* es similar a la de otras hierbas invasoras, siendo la reproducción (que en este caso es clonal) y el crecimiento los procesos demográficos que contribuyen de manera más importante a la tasa finita de crecimiento poblacional.
- Las diferentes tasas de crecimiento poblacional calculadas (λ_{ins} , λ y λ_p) para la población estudiada de *Kalanchoe ×houghtonii* respondieron de manera diferencial a los tratamientos de manejo utilizados. Esta respuesta varió en el corto, mediano y largo plazo.
- A corto plazo (i.e. durante el año de la aplicación del tratamiento), el método de manejo más eficiente para disminuir el tamaño de la población fue el uso combinado de desmonte y herbicida durante la temporada de lluvias. A corto plazo, los tratamientos de desmonte resultaron contraproducentes, ya que la apertura de espacios favoreció una rápida recolonización por parte del híbrido.
- A mediano plazo (i.e. al año siguiente de la aplicación de los tratamientos) se observó la recuperación numérica de la población en todos los tratamientos, siendo mayor en los que se había reducido la población en mayor medida. Las categorías responsables de esta recuperación y, por lo tanto, las que deben afectarse en mayor medida para evitar que la población siga creciendo, son los individuos de 2.6 a 6 cm de altura. Los procesos que contribuyen más a la recuperación de la población fueron la permanencia y el crecimiento combinados con la fecundidad.
- A largo plazo (i.e. en las simulaciones de las matrices periódicas), la mayoría de tratamientos parecen ser ineficientes para controlar a la población si son aplicados cada 5, 10 o 15 años. El único tratamiento con el que se obtuvieron tasas finitas de crecimiento por debajo de uno en cualquier frecuencia de aplicación, fue el uso combinado del desmonte+herbicida durante la temporada de lluvias, por lo que se sugiere que este es el mejor método de control para *Kalanchoe ×houghtonii*, de entre los tratamientos probados.
- En vista de que los propágulos clonales (plantlets) producidos por *K. ×houghtonii* en las inflorescencias suelen ser de mayor tamaño que los producidos en las hojas, y por lo tanto los primeros tienen una mayor probabilidad de supervivencia que los últimos, se sugiere que el híbrido podría ser más invasivo que las especies parentales, que no producen plantlets en las inflorescencias.

8. LITERATURA CITADA

- An, S.Q., Gu, B.H., Zhou, C.F., Wang, Z.S., Deng, Z.F., Zhi, Y.B., *et al.* (2007) *Spartina* invasion in China: implications for invasive species management and future research. *Weed Research*, **47**, 183-191.
- Bailey, J.P., Child, L.E., Wade, M., Pyšek, P., Prach, K., Rejmánek, M., *et al.* (1995) Assessment of the genetic variation and spread of British populations of *Fallopia japonica* and its hybrid *Fallopia bohemica*. En *Plant invasions: general aspects and special problems. Workshop held at Kostelec, Czech Republic, 16-19 September 1993*. pp. 141-150.
- Bierzychudek, P. (1999) Looking backwards: assessing the projections of a transition matrix model. *Ecological Applications*, **9**, 1278-1287.
- Calvo-Irabién, L.M., Zapata, M.T. & Iriarte-Vivar, S. (2009) Effects of leaf harvest on *Thrinax radiata* palm: implications for management and conservation. *Journal of Tropical Forest Science*, 34-44.
- Caswell, H. (2001) *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer Associates.
- Catford, J.A., Vesk, P.A., Richardson, D.M. & Pyšek, P. (2012) Quantifying levels of biological invasion: towards the objective classification of invaded and invulnerable ecosystems. *Global Change Biology*, **18**, 44-62.
- CBD, Convention on Biological Diversity. (2013) What are Invasive Alien Species? [Documento Web]. URL <https://www.cbd.int/invasive/WhatareIAS.shtml>.
- Chase, R.L. & Appleby, A.P. (1979) Effects of humidity and moisture stress on glyphosate control of *Cyperus rotundus* L.*. *Weed Research*, **19**, 241-246.
- Clout, M.N. & Williams, P.A. (2009) *Invasive species management: a handbook of principles and techniques*. Oxford University Press.
- CONABIO, Comisión Nacional para el uso y conocimiento de la Biodiversidad (2014) Sistema de información sobre especies invasoras en México [Documento Web]. URL <http://www.biodiversidad.gob.mx/invasoras>.
- CONANP, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (2003) *Programa de Manejo de la Reserva de la Biósfera Barranca de Metztitlán*. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, México D.F.
- Crawley, M.J. (2012) *The R book*. John Wiley & Sons.
- Crone, E.E., Menges, E.S., Ellis, M.M., Bell, T., Bierzychudek, P., Ehrlén, J., *et al.* (2011) How do plant ecologists use matrix population models? *Ecology letters*, **14**, 1-8.
- Cronk, Q.C.B. & Fuller, J.L. (1995) *Plant Invaders*. 'People and Plants' Conservation Manual.
- Davis, A.S., Dixon, P.M. & Liebman, M. (2009) Cropping system effects on giant foxtail (*Setaria faberi*) demography: II. Retrospective perturbation analysis.
- Dawson, F.H. (1996) *Crassula helmsii*: attempts at elimination using herbicides. En *Management and*

- Ecology of Freshwater Plants*. Springer, pp. 241-245.
- Dirzo, R. & Raven, P.H. (2003) Global State of Biodiversity and Loss. *Annual Review of Environment and Resources*, **28**, 137-167.
- Ensby, R. (2009) Noxious and environmental weed control handbook: a guide to weed control in non-crop, aquatic and bushland situations. *Noxious and environmental weed control handbook: a guide to weed control in non-crop, aquatic and bushland situations*.
- Escalante, S., Montaña, C. & Orellana, R. (2004) Demography and potential extractive use of the liana palm, *Desmoncus orthacanthos* Martius (Arecaceae), in southern Quintana Roo, Mexico. *Forest Ecology and Management*, **187**, 3-18.
- Felker, P. & Russell, C.E. (1988) Effects of herbicides and cultivation on the growth of *Opuntia* in plantations. *Journal of Horticultural Science*, **63**, 149-155.
- Flint, E. & Rehkemper, C. (2002) Control and eradication of the introduced grass, *Cenchrus echinatus*, at Laysan Island, Central Pacific Ocean. *Turning the tide: the eradication of invasive species*, 110-115.
- Flory, S.L. (2010) Management of *Microstegium vimineum* Invasions and Recovery of Resident Plant Communities. *Restoration Ecology*, **18**, 103-112.
- Golubov, J. (2012) *Especies ornamentales invasoras: el caso de Kalanchoe delagoensis*. México D.F.
- Golubov, J., Mandujano, M.D.C., Franco, M., Montana, C., Eguiarte, L.E. & Lopez-Portillo, J. (1999) Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (honey mesquite). *Journal of Ecology*, **87**, 955-962.
- Groner, M.G. (1974) Intraspecific allelopathy in *Kalanchoe daigremontiana*. *Botanical Gazette*, 73-79.
- Gross, K., Iii, J.R.L., Frost, C.C. & Morris, W.F. (2008) Modeling Controlled Burning and Trampling Reduction for Conservation of *Hudsonia montana*. *Conservation Biology*, **12**, 1291-1301.
- Guerra-García, A., Golubov, J. & C. Mandujano, M. (2014) Invasion of *Kalanchoe* by clonal spread. *Biological Invasions*.
- Gurevitch, J., Fox, G. a., Wardle, G.M., Inderjit, & Taub, D. (2011) Emergent insights from the synthesis of conceptual frameworks for biological invasions. *Ecology Letters*, **14**, 407-418.
- Gurevitch, J., Scheiner, S.M. & Fox, G.A. (2006) *The Ecology of Plants*. Sinauer Associates.
- Hahn, M. a, Buckley, Y.M. & Müller-Schärer, H. (2012) peña gomez. *Ecology letters*, **15**, 947-54.
- Henderson, A.M., Gervais, J.A., Luukinen, B., Buhl, K. & Stone, D. (2010) Glyphosate Technical Fact Sheet[Documento Web]. *National Pesticide Information Center, Oregon State University Extension Services*. URL <http://npic.orst.edu/factsheets/archive/glyphotech.html>
- Herrera, I., Hernandez, M.-J., Lampo, M. & Nassar, J.M. (2011) Plantlet recruitment is the key demographic transition in invasion by *Kalanchoe daigremontiana*. *Population Ecology*, **54**, 225-237.
- Herrera, I. & Nassar, J.M. (2009) Reproductive and recruitment traits as indicators of the invasive potential of *Kalanchoe daigremontiana* (Crassulaceae) and *Stapelia gigantea* (Apocynaceae) in a Neotropical arid zone. *Journal of Arid Environments*, **73**, 978-986.
- Hoffmann, W.A. (1999) Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix

model projections. *Ecology*, **80**, 1354-1369.

Hovick, S.M. & Whitney, K.D. (2014) Hybridisation is associated with increased fecundity and size in invasive taxa: meta-analytic support for the hybridisation-invasion hypothesis. *Ecology Letters*, n/a-n/a.

Hyatt, L. & Araki, S. (2006) Comparative Population Dynamics of an Invading Species in its Native and Novel Ranges. *Biological Invasions*, **8**, 261-275.

INEGI, Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (2016) Mapa Digital de México.

Langeland, K.A., Ferrell, J.A., Sellers, B., MacDonald, G.E. & Stocker, R.K. (2011) *Integrated management of nonnative plants in natural areas of Florida*. University of Florida, IFAS Extension.

Leung, B., Lodge, D.M., Finnoff, D., Shogren, J.F., Lewis, M.A. & Lamberti, G. (2002) An ounce of prevention or a pound of cure: bioeconomic risk analysis of invasive species. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **269**, 2407-13.

Lockwood, J.L., Hoopes, M.F. & Marchetti, M.P. (2013) *Invasion ecology*. John Wiley & Sons.

Mandujano, M.C., Montaña, C., Franco, M., Golubov, J. & Flores-Martínez, A. (2001) Integration Of Demographic Annual Variability In A Clonal Desert Cactus. *Ecology*, **82**, 344-359.

Mondragon, D., Duran, R., Ramirez, I. & Valverde, T. (2004) Temporal variation in the demography of the clonal epiphyte *Tillandsia brachycaulos* (Bromeliaceae) in the Yucatán Peninsula, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, **20**, 189-200.

Mondragón-Chaparro, D. & Ticktin, T. (2011) Demographic effects of harvesting epiphytic bromeliads and an alternative approach to collection. *Conservation biology: the journal of the Society for Conservation Biology*, **25**, 797-807.

O'Rourke, E. & Lysaght, L. (2014) *Risk Assessment of *Carpobrotus edulis**.

Paynter, Q. & Flanagan, G.J. (2004) Integrating herbicide and mechanical control treatments with fire and biological control to manage an invasive wetland shrub, *Mimosa pigra*. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 615-629.

Pejchar, L. & Mooney, H. a. (2009) Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends in ecology & evolution*, **24**, 497-504.

Petrone-Mendoza, V. (2015) *Demografía y estado de conservación de *Tillandsia mauryana* (Bromeliaceae) en la región de Metztitlán, Hidalgo*. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Pimentel, D., Zuniga, R. & Morrison, D. (2005) Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, **52**, 273-288.

Proctor, C.A. & Reicher, Z.J. (2013) Efficacy of Preemergence and Postemergence Herbicides for Controlling Common Purslane. *HortScience*, **48**, 902-905.

Ramula, S., Knight, T.M., Burns, J.H. & Buckley, Y.M. (2008) General guidelines for invasive plant management based on comparative demography of invasive and native plant populations. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 1124-1133.

Ramula, S., Rees, M. & Buckley, Y.M. (2009) Integral projection models perform better for small demographic data sets than matrix population models: a case study of two perennial herbs. *Journal of*

Applied Ecology, **46**, 1048-1053.

Rejmánek, M. (2000) Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecology*, **25**, 497-506.

Rejmánek, M., Richardson, D.M., Pyšek, P., Maarel, I.E. Van Der, Ecology, V., Rejmánek, M., *et al.* (2005) Plant invasions and invasibility of plant communities, 332-355.

Richardson, D.M., Pysek, P., Rejmanek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D. & West, C.J. (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, **6**, 93-107.

Sakai, A., Allendorf, F., Holt, J., Lodge, D., Molofsky, J., With, K., *et al.* (2001) The Population Biology of Invasive Species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **32**, 305-332.

Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., *et al.* (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science (New York, N.Y.)*, **287**, 1770-4.

Salguero-Gómez, R., Siewert, W., Casper, B.B. & Tielbörger, K. (2012) A demographic approach to study effects of climate change in desert plants. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **367**, 3100-14.

Schmidt, I.B., Mandle, L., Ticktin, T. & Gaoue, O.G. (2011) What do matrix population models reveal about the sustainability of non-timber forest product harvest? *Journal of Applied Ecology*, **48**, 815-826.

Shaner, D. (2006) An overview of glyphosate mode of action: Why is it such a great herbicide. *North Centr. Weed Sci. Soc. Proc.* **61**, **94**.

Shea, K., Sheppard, A.W. & Woodburn, T.L. (2006) Seasonal life-history models for the integrated management of the invasive weed nodding thistle *Carduus nutans* in Australia. *Journal of Applied Ecology*, **43**, 517-526.

Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I. & Mendoza, A. (1993) Comparative Plant Demography--Relative Importance of Life-Cycle Components to the Finite Rate of Increase in Woody and Herbaceous Perennials. *Journal of Ecology*, **81**, 465-476.

Simberloff, D. (2003) How Much Information on Population Biology Is Needed to Manage Introduced Species? *Conservation Biology*, **17**, 83-92.

Simberloff, D. (2009) We can eliminate invasions or live with them. Successful management projects. *Biological Invasions*, **11**, 149-157.

SMN, Servicio Meteorológico Nacional.(2010). Normales climatológicas del periodo 1951-2010 en la estación: 00013077 Metztitlán [Documento Web] URL http://smn.conagua.gob.mx/index.php?option=com_content&view=article&id=185:hidalgo&catid=14:normales-por-estacion

Stace, C.A. (1991) *New Flora of the British Isles* Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Strefeler, M.S., Darmo, E., Becker, R.L. & Katovich, E.J. (1996) Isozyme characterization of genetic diversity in Minnesota populations of purple loosestrife, *Lythrum salicaria* (Lythraceae). *American Journal of Botany*, 265-273.

Stubben, C.J. & Milligan, B.G. (2007) Estimating and Analyzing Demographic Models Using the popbio Package in R. *Journal of Statistical Software*, **22**.

Tu, M., Hurd, C., Randall, J.M. & others. (2001) Weed control methods handbook: tools & techniques for use in natural areas.

University of California Agriculture and Natural Resources. (2014) What is Integrated Pest Management (IPM)? [Documento Web]. URL <http://www.ipm.ucdavis.edu/GENERAL/whatisipm.html>

Valverde, T. & Silvertown, J. (1998) Variation in the demography of a woodland understorey herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *Journal of Ecology*, **86**, 545-562.

Vilà, M., Espinar, J.L., Hejda, M., Hulme, P.E., Jarošík, V., Maron, J.L., *et al.* (2011) Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology letters*, **14**, 702-8.

Vilà, M., Weber, E. & Antonio, C.M.. (2000) Conservation Implications of Invasion by Plant Hybridization. *Biological Invasions*, **2**, 207-217.

Villaseñor, J.L. & Espinosa-Garcia, F.J. (2004) The Alien Flowering Plants of Mexico. *Diversity and Distributions*, **10**, 113-123.

Vitousek, P.M. (1997) Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science*, **277**, 494-499.

Whitson, T.D. & Koch, D.W. (1998) Control of Downy Brome (*Bromus tectorum*) with Herbicides and Perennial Grass Competition. *Weed Technology*, **12**, 391-396.

Zuidema, P. a, Kroon, H. De & Werger, M.J. a. (2007) Testing sustainability by prospective and retrospective demographic analyses: evaluation for palm leaf harvest. *Ecological applications: a publication of the Ecological Society of America*, **17**, 118-28.

9. ANEXOS

Anexo 1. Plantas presentes en el sitio de estudio

La siguiente tabla hace una relación de las plantas encontradas en el sitio de estudio para la temporada de lluvias. La mayoría de ejemplares fueron colectados y herborizados el 28 de septiembre de 2013. La identificación se llevó a cabo en el herbario de la Facultad de Ciencias por parte del Dr. Ramiro Cruz Durán.

Espece	Familia
<i>Cheliantes</i> sp.	Adiantaceae
<i>Gonphrena</i> sp.	Amaranthaceae
<i>Agave stricta</i>	Agavaceae
<i>Zinnea</i> sp.	Asteraceae
<i>Porophyllum</i> sp.	Asteraceae
<i>Montanoa</i> sp.	Asteraceae
<i>Sarvoitalia</i> sp.	Asteraceae
<i>Sclerocarpus uniserialis</i>	Asteraceae
<i>Opuntia</i> sp.	Cactaceae
<i>Mammillaria</i> sp.	Cactaceae
<i>Ipomoea purpurea</i>	Convolvulaceae
<i>Evolvulus alcinoides</i>	Convolvulaceae
<i>Cyclanthera dissecta</i>	Curcubitaceae
<i>Croton ciliatoglandulifer</i>	Euphorbiaceae
<i>Jatropha dioica</i>	Euphorbiaceae
<i>Acalypha</i> sp.	Euphorbiaceae
<i>Senna pringlei</i>	Fabaceae
<i>Neopringlea viscosa</i>	Flacourtiaceae
<i>Nama</i> sp.	Hydrophyllaceae
<i>Stachys</i> sp.	Lamiaceae
<i>Mirabilis</i> sp.	Nyctaginaceae
<i>Karwinskia humboldtiana</i>	Ramnaceae
<i>Cardiospermum halicocum</i>	Sapindaceae
<i>Pilea microphylla</i>	Urticaceae
<i>Stachytarpheta</i> sp.1	Verbenaceae
<i>Stachytarpheta</i> sp.2	Verbenaceae

Anexo 2. Resultados de la revisión bibliográfica de patrones demográficos en especies invasoras

En la siguiente tabla se presentan los datos demográficos obtenidos por Ramula *et al.* (2008) así como los obtenidos mediante una búsqueda bibliográfica en este trabajo (negritas) para el periodo de 2008 a 2013. Se consultaron las bases de datos ISI WEB OF KNOWLEDGE, Scopus, Scirus, Google Scholar, Tesiunam y Tesium para obtener los estudios demográficos.

A partir de la información proporcionada en los artículos encontrados o en el material suplementario de los mismos, se calculó una matriz promedio y se obtuvieron las elasticidades por proceso demográfico con el programa Poptools para Microsoft Excel. Una vez obtenidos los datos, se hizo un prueba de U de Mann-Whitney para comparar las tasas finitas de crecimiento (λ) de las especies invasoras contra las tasas finitas de crecimiento de las especies nativas utilizadas por Ramula *et al.* (2008). Se obtuvo una diferencia significativa entre ambos grupos siendo mayores las λ de las plantas invasoras ($Z=5.53$ $p< 0.05$)

Especies	Supervivencia	Crecimiento	Fecundidad	λ	Estudio
Especies invasoras					
<i>Agropyron cristatum</i>	0.07	0.57	0.36	3.6	Hansen y Wilson, 2006
<i>Alliaria petiolata</i>	0.02	0.53	0.45	1.4	Davis <i>et al.</i> 2006
<i>Ardisia elliptica</i>	0.69	0.27	0.05	1.2	Koop y Horvitz 2005
<i>Carduus nutans</i>	0.03	0.45	0.53	1.8	Shea <i>et al.</i> 2005; Shea y Kelly 1998
<i>Centaurea maculosa</i>	0.30	0.50	0.20	1.1	Emery y Gross 2005
<i>Cirsium vulgare</i>	0.05	0.56	0.39	1.5	Tenhumberg <i>et al.</i> 2008
<i>Clidemia hirta</i>	0.38	0.44	0.18	1.7	DeWalt 2006
<i>Cytisus scoparius</i>	0.25	0.58	0.18	1.9	Parker 2000; Stokes <i>et al.</i> 2006
<i>Dipsacus sylvestris</i>	0.05	0.61	0.34	2.3	Caswell 2001
<i>Echium vulgare</i>	-	-	-	1.3	Klemow y Raynal 1985
<i>Gleditsia triacanthos</i>	0.19	0.65	0.17	2.2	Marco y Páez 2000
<i>Heracleum mantegazzianum</i>	0.24	0.54	0.22	1.2	Hüls <i>et al.</i> 2007
<i>Lespedeza cuneata</i>	0.00	0.07	0.93	22.5	Schutzenhofer <i>et al.</i> 2011
<i>Molinia caerulea</i>	0.25	0.56	0.19	1.9	Jacquemyn <i>et al.</i> 2005

Especies	Supervivencia	Crecimiento	Fecundidad	λ	Estudio
<i>Parkinsonia aculeata</i>	0.31	0.54	0.15	1.4	Raghu <i>et al.</i> 2006
<i>Picris hieracioides</i>	-	-	-	0.5	Klemow y Raynal 1985
<i>Pinus nigra</i>	0.13	0.75	0.12	2.3	Buckley <i>et al.</i> 2005
<i>Polygonum perfoliatum</i>	-	-	-	1.5	Hyatt y Araki 2006
<i>Prosopis glyulosa</i>	-	-	-	1.4	Golubov <i>et al.</i> 1999
<i>Prunus serótina</i>	0.92	0.07	0.01	1.0	Sebert-Cuvillier <i>et al.</i> 2007
<i>Rubus discolor</i>	0.42	0.52	0.06	1.1	Lambrech-McDowell y Radosevich 2005
<i>Alternanthera philoxeroides</i>	0.86	0.14	0	1.0	Erwin <i>et al.</i> 2012
<i>Alliaria petiolata</i>	0.046	0.79	0.16	1.4	Meekins y McCarthy 2002
<i>Pinus strobus</i>	0.9	0.09	0.01	1.0	Munzbergová <i>et al.</i> 2013
<i>Kalanchoe delagoensis</i>	0.44	0.64	0.00	1.1	Golubov, 2012
<i>Lantana cámara</i>	0.10	0.65	0.25	3.5	Osunkoya <i>et al.</i> 2013
<i>Centaurea stoebe</i>	0.42	0.46	0.12	2.6	Hahn <i>et al.</i> 2012
<i>Eschscholiza californica</i>	-	-	-	1.09	Peña-Gómez y Bustamante, 2012

Literatura citada en este anexo

- Buckley, Y.M., Brockerhoff, E., Langer, L., Ledgard, N., North, H. & Rees, M. (2005) Slowing down a pine invasion despite uncertainty in demography and dispersal. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 1020-1030.
- Caswell, H. (2001) *Matrix population models: Construction, Analysis and Interpretation*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.
- Davis, A.S., Landis, D.A., Nuzzo, V., Blossey, B., Gerber, E. & Hinz, H.L. (2006) Demographic models informs selection of biocontrol agents for garlic mustard (*Alliaria petiolata*). *Ecological Applications*, **16**, 2399-2410.
- DeWalt, S.J. (2006). Population dynamics and potential for biological control of an exotic invasive shrub in Hawaiian rainforests. *Biological Invasions*, **8**, 1145-1158.
- Emery, S.M. & Gross, K.L. (2005) Effects of timing of prescribed fire on the demography of an invasive plant, spotted knapweed *Centaurea maculosa*. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 60-69.
- Erwin, S., Huckaba, A., He, K. S., & McCarthy, M. (2012). Matrix analysis to model the invasion of alligatorweed (*Alternanthera philoxeroides*) on Kentucky lakes. *Journal of Plant Ecology*, rts024.
- Golubov, J., Mandujano, M.D., Franco, M., Montana, C., Eguiarte, L.E. & Lopez-Portillo, J. (1999) Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (honey mesquite). *Journal of Ecology*, **87**, 955-962.
- Golubov, J. (2012) Especies ornamentales invasoras: el caso de *Kalanchoe delagoensis*. Reporte de Proyecto, Comisión Nacional para el uso y conocimiento de la Biodiversidad, México D.F.

- Hahn, M. A., Buckley, Y. M., & Müller-Schärer, H. (2012). Increased population growth rate in invasive polyploid *Centaurea stoebe* in a common garden. *Ecology Letters*, *15*(9), 947-954.
- Hansen, M.J. & Wilson, S.D. (2006) Is management of an invasive grass *Agropyron cristatum* contingent on environmental variation? *Journal of Applied Ecology*, *43*, 269-280.
- Hüls, J., Otte, A. & Eckstein, R.L. (2007) Population life-cycle and stand structure in dense and open stands of the introduced tall herb *Heracleum mantegazzianum*. *Biological Invasions*, *9*, 799-811.
- Hyatt, L.A. & Araki, S. (2006) Comparative population dynamics of an invading species in its native and novel ranges. *Biological Invasions*, *8*, 261-275.
- Jacquemyn, H., Brys, R. & Neubert, M.G. (2005) Fire increases invasive spread of *Molinia caerulea* mainly through changes in demographic parameters. *Ecological Applications*, *15*, 2097-2108.
- Klemow, K.M. & Raynal, D.J. (1985) Demography of two facultative biennial plant species on an unproductive habitat. *Journal of Ecology*, *73*, 147-167.
- Koop, A.L., & Horvitz, C.C. (2005) Projection matrix analysis of the demography of an invasive, nonnative shrub (*Ardisia elliptica*). *Ecology*, *86*, 2661-2672.
- Lambrecht-McDowell, S.C. & Radosevich, S.R. (2005) Population demographics and trade-offs to reproduction of an invasive and noninvasive species of *Rubus*. *Biological Invasions*, *7*, 281-295.
- Marco, D.E. & Paez, S.A. (2000) Invasion of *Gleditsia triacanthos* in *Lithraea ternifolia* Montane forests of central Argentina. *Environmental Management*, *26*, 409-419.
- Meekins, J. F., & McCarthy, B. C. (2002). Effect of population density on the demography of an invasive plant (*Alliaria petiolata*, Brassicaceae) population in a southeastern Ohio forest. *The American midland naturalist*, *147*(2), 256-278.
- Münzbergová, Z., Hadincová, V., Wild, J., & Kindlmannová, J. (2013). Variability in the contribution of different life stages to population growth as a key factor in the invasion success of *Pinus strobus*. *PloS one*, *8*(2), e56953.
- Osunkoya, O. O., Perrett, C., Fernando, C., Clark, C., & Raghu, S. (2013). Modeling population growth and site specific control of the invasive *Lantana camara* L.(Verbenaceae) under differing fire regimes. *Population ecology*, *55*(2), 291-303.
- Parker, I.M. (2000) Invasion dynamics of *Cytisus scoparius*: A matrix model approach. *Ecological Applications*, *10*, 726-743.
- Peña-Gómez, F. T., & Bustamante, R. O. (2012). Life history variation and demography of the invasive plant *Eschscholzia californica* Cham.(Papaveraceae), in two altitudinal extremes, Central Chile. *Gayana. Botanica*, *69*(1), 113.
- Raghu, S., Wilson, J.R. & Dhileepan, K. (2006) Refining the process of agent selection through understanding plant demography and plant response to herbivory. *Australian Journal of Entomology*, *45*, 308-316
- Schutzenhofer, M. R., Valone, T. J., & Knight, T. M. (2009). Herbivory and population dynamics of invasive and native *Lespedeza*. *Oecologia*, *161*(1), 57-66.
- Sebert-Cuvillier, E., Paccaut, F., Chabrierie, O., Endels, P., Goubet, O. & Decocq, G. (2007) Local population dynamics of an invasive tree species with a complex life-history cycle: A stochastic matrix model. *Ecological Modelling*, *201*, 127-143.
- Shea, K. & Kelly, D. (1998) Estimating biocontrol agent impact with matrix models: *Carduus nutans* in New Zealand. *Ecological Applications*, *8*, 824-832.
- Shea, K., Kelly, D., Sheppard, A.W. & Woodburn, T.L. (2005) Context-dependent biological control of an invasive thistle. *Ecology*, *86*, 3174-3181.
- Stokes, K.E., Buckley, Y.M. & Sheppard, A.W. (2006) A modelling approach to estimate the effect of exotic pollinators on exotic weed population dynamics: bumblebees and broom in Australia. *Diversity and Distributions*, *12*, 593-600.
- Tenhumberg, B., Louda, S. M., Eckberg, J. O., & Takahashi, M. (2008). Monte Carlo analysis of parameter uncertainty in matrix models for the weed *Cirsium vulgare*. *Journal of Applied Ecology*, *45*(2), 438-447.

Anexo 3. Análisis de Tasas Vitales Básicas para *Kalanchoe xhoughtonii*

Cuadro 1. Matriz de proyección poblacional correspondiente al periodo 2013-2014 para los cuadros sin manejo de *Kalanchoe xhoughtonii*, descrita en términos de las tasas vitales básicas que la componen. σ corresponde a la supervivencia; γ al crecimiento, f a la fecundidad y ρ a la retrogresión.

	1	2	3	4	5	6
1	$\sigma_1 \times (1 - \gamma_{2,1} - \gamma_{3,1} - \gamma_{5,1})$	$f_{1,2}$	$f_{1,3}$	$f_{1,4}$	$f_{1,5}$	$f_{1,6}$
2	$\sigma_1 \times \gamma_{2,1}$	$\sigma_2 \times (1 - \gamma_{3,2} - \gamma_{4,2} - \gamma_{5,2}) + f_{2,2}$	$(\sigma_3 \times \rho_{2,3}) + f_{2,3}$	$(\sigma_4 \times \rho_{2,4}) + f_{2,4}$	$f_{2,5}$	$f_{2,6}$
3	$\sigma_1 \times \gamma_{3,1}$	$(\sigma_2 \times \gamma_{3,2}) + f_{3,2}$	$\sigma_3 \times (1 - \rho_{2,3} - \gamma_{4,3} - \gamma_{5,3} - \gamma_{6,3}) + f_{3,3}$	$(\sigma_4 \times \rho_{3,4}) + f_{3,4}$	$f_{3,5}$	$f_{3,6}$
4	0	$(\sigma_2 \times \gamma_{4,2}) + f_{4,2}$	$(\sigma_3 \times \gamma_{4,3}) + f_{4,3}$	$\sigma_4 \times (1 - \rho_{2,3} - \rho_{3,4} - \gamma_{5,4} - \gamma_{6,4}) + f_{4,4}$	$f_{4,5}$	$f_{4,6}$
5	$\sigma_1 \times \gamma_{5,1}$	$\sigma_2 \times \gamma_{5,2}$	$\sigma_3 \times \gamma_{5,3}$	$\sigma_4 \times \gamma_{5,4}$	0	0
6	0	0	$\sigma_3 \times \gamma_{6,3}$	$\sigma_4 \times \gamma_{6,4}$	$\sigma_5 \times \gamma_{6,5}$	σ_6

Cuadro 2. Resultados del análisis de tasas vitales básicas para *Kalanchoe xhoughtonii* correspondiente al periodo 2013-2014. σ corresponde a la supervivencia; γ al crecimiento, f a la fecundidad; ρ a la retrogresión y ST a la estasis (en el cuadro de arriba expresada como una diferencia de 1 menos una serie de tasas vitales). Los subíndices en cada tasa indican para el caso de la supervivencia, la categoría correspondiente; y para el resto de tasas el renglón y la columna de la entrada.

Tasa vital básica	Valor	Sensibilidad	Elasticidad
σ_1	0.244	0.309	0.057
σ_2	0.657	0.353	0.175
σ_3	0.667	0.341	0.171
σ_4	0.824	0.193	0.12
σ_5	0.6	0.275	0.124
σ_6	0.25	0.299	0.056
$\gamma_{2,1}$	0.25	0.101	0.019
$\gamma_{3,1}$	0.068	0.138	0.007
$\gamma_{5,1}$	0.091	0.358	0.024
$\gamma_{3,2}$	0.283	0.157	0.033
$\gamma_{4,2}$	0.304	0.295	0.068
$\gamma_{5,2}$	0.174	0.405	0.053
$\gamma_{4,3}$	0.231	0.217	0.038
$\gamma_{5,3}$	0.269	0.298	0.06
$\gamma_{6,3}$	0.115	0.485	0.042
$\gamma_{5,4}$	0.286	0.144	0.031

Tasa vital básica	Valor	Sensibilidad	Elasticidad
$\gamma_{6,4}$	0.429	0.235	0.076
$\gamma_{6,5}$	1	0.165	0.124
$f_{1,2}$	0.001	0.024	0
$f_{1,3}$	0.027	0.017	0
$f_{1,4}$	0.253	0.007	0.001
$f_{1,5}$	1.545	0.007	0.008
$f_{1,6}$	7.698	0.007	0.041
$f_{2,2}$	0	0.175	0
$f_{3,2}$	0	0.239	0
$f_{4,2}$	0	0.448	0
$f_{2,3}$	0.009	0.127	0.001
$f_{3,3}$	0.006	0.173	0.001
$f_{4,3}$	0	0.325	0
$f_{2,4}$	0.084	0.05	0.003
$f_{3,4}$	0.053	0.068	0.003
$f_{4,4}$	0.004	0.128	0
$f_{2,5}$	0.515	0.048	0.019
$f_{3,5}$	0.325	0.065	0.016
$f_{4,5}$	0.027	0.123	0.003
$f_{2,6}$	2.566	0.052	0.101
$f_{3,6}$	1.621	0.071	0.087
$f_{4,6}$	0.135	0.134	0.014
$\rho_{2,3}$	0.115	0.085	0.007
$\rho_{2,4}$	0.143	0.041	0.004
$\rho_{3,4}$	0.071	0.056	0.003
$ST_{1,1}$	0.591	0.014	0.006
$ST_{2,2}$	0.239	0.115	0.021
$ST_{3,3}$	0.269	0.115	0.023
$ST_{4,4}$	0.071	0.105	0.006

Cuadro 3. Matriz de proyección poblacional correspondiente al periodo 2014-2015 para los cuadros sin manejo de *Kalanchoe xhoughtonii*, descrita en términos de las tasas vitales básicas que la componen. σ corresponde a la supervivencia; γ al crecimiento y f a la fecundidad.

	1	2	3	4	5	6
1	$\sigma_1 \times (1 - \gamma_{2,1} - \gamma_{3,1})$	$f_{1,2}$	$f_{1,3}$	$f_{1,4}$	$f_{1,5}$	$f_{1,6}$
2	$\sigma_1 \times \gamma_{2,1}$	$\sigma_2 \times (1 - \gamma_{3,2} - \gamma_{4,2} - \gamma_{5,2} - \gamma_{6,2}) + f_{2,2}$	$f_{2,3}$	$f_{2,4}$	$f_{2,5}$	$f_{2,6}$
3	$\sigma_1 \times \gamma_{3,1}$	$(\sigma_2 \times \gamma_{3,2}) + f_{3,2}$	$\sigma_3 \times (1 - \gamma_{4,3} - \gamma_{5,3} - \gamma_{6,3}) + f_{3,3}$	$f_{3,4}$	$f_{3,5}$	$f_{3,6}$
4	0	$(\sigma_2 \times \gamma_{4,2}) + f_{4,2}$	$(\sigma_3 \times \gamma_{4,3}) + f_{4,3}$	$\sigma_4 \times (1 - \gamma_{5,4} - \gamma_{6,4}) + f_{4,4}$	$f_{4,5}$	$f_{4,6}$
5	0	$\sigma_2 \times \gamma_{5,2}$	$\sigma_3 \times \gamma_{5,3}$	$\sigma_4 \times \gamma_{5,4}$	$\sigma_5 \times (1 - \gamma_{6,5})$	0
6	0	$(\sigma_2 \times \gamma_{6,2}) + f_{6,2}$	$(\sigma_3 \times \gamma_{6,3}) + f_{6,3}$	$(\sigma_4 \times \gamma_{6,4}) + f_{6,4}$	$(\sigma_5 \times \gamma_{6,5}) + f_{6,5}$	σ_6

Cuadro 4. Resultados del análisis de tasas vitales básicas para *Kalanchoe xhoughtonii* en el periodo 2014-2015. σ corresponde a la supervivencia; γ al crecimiento, f a la fecundidad y ST a la stasis (en el cuadro de arriba expresada como una diferencia de 1 menos una serie de tasas vitales). Los subíndices en cada tasa indican para el caso de la supervivencia, la categoría correspondiente; y para el resto de tasas el renglón y la columna de la entrada.

Tasa vital básica	Valor	Sensibilidad	Elasticidad
σ_1	0.366	0.093	0.024
σ_2	0.391	0.571	0.159
σ_3	0.639	0.364	0.165
σ_4	0.440	0.319	0.100
σ_5	0.636	0.074	0.034
σ_6	0.500	0.461	0.164
$\gamma_{2,1}$	0.700	0.028	0.014
$\gamma_{3,1}$	0.200	0.070	0.010
$\gamma_{3,2}$	0.278	0.157	0.031
$\gamma_{4,2}$	0.111	0.172	0.014
$\gamma_{5,2}$	0.056	0.438	0.017
$\gamma_{6,2}$	0.167	0.672	0.080
$\gamma_{4,3}$	0.391	0.121	0.034
$\gamma_{5,3}$	0.043	0.307	0.009
$\gamma_{6,3}$	0.304	0.471	0.102
$\gamma_{5,4}$	0.273	0.141	0.027
$\gamma_{6,4}$	0.364	0.216	0.056
$\gamma_{6,5}$	0.857	0.055	0.034

Tasa vital básica	Valor	Sensibilidad	Elasticidad
$f_{1,2}$	0.001	0.051	0.000
$f_{1,3}$	0.031	0.022	0.000
$f_{1,4}$	0.181	0.015	0.002
$f_{1,5}$	0.739	0.003	0.001
$f_{1,6}$	2.026	0.014	0.020
$f_{2,2}$	0.002	0.160	0.000
$f_{3,2}$	0.001	0.402	0.000
$f_{4,2}$	0.000	0.440	0.000
$f_{6,2}$	0.000	1.718	0.000
$f_{2,3}$	0.054	0.068	0.003
$f_{3,3}$	0.018	0.173	0.002
$f_{4,3}$	0.010	0.189	0.001
$f_{6,3}$	0.001	0.737	0.001
$f_{2,4}$	0.316	0.046	0.010
$f_{3,4}$	0.108	0.115	0.009
$f_{4,4}$	0.057	0.126	0.005
$f_{6,4}$	0.006	0.490	0.002
$f_{2,5}$	1.293	0.008	0.007
$f_{3,5}$	0.443	0.020	0.006
$f_{4,5}$	0.234	0.022	0.004
$f_{6,5}$	0.025	0.087	0.002
$f_{2,6}$	3.545	0.043	0.108
$f_{3,6}$	1.215	0.108	0.093
$f_{4,6}$	0.641	0.118	0.054
$f_{6,6}$	0.068	0.461	0.022
ST _{1,1}	0.100	0.009	0.001
ST _{2,2}	0.389	0.062	0.017
ST _{3,3}	0.261	0.110	0.020
ST _{4,4}	0.364	0.055	0.014
ST _{5,5}	0.143	0.025	0.003

Anexo 4. Matrices de supervivencia y crecimiento (S+C) y de Fecundidad (F) para cada tratamiento de manejo de *Kalanchoe xhoughtonii* para el periodo 2014-2015

Desmunte-Lluvias

Matriz S+C							Matriz F						
	1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6
1	0.071	0	0	0	0	0	1	0	0.371	0.57	5.131	10.26	2.026
2	0.256	0.269	0	0	0	0	2	0	0.212	0.326	2.932	5.864	3.545
3	0.205	0.308	0.111	0	0	0	3	0	0.038	0.059	0.529	1.059	1.215
4	0.058	0.115	0.444	0.1	0	0	4	0	<0.01	<0.01	0.041	0.081	0.641
5	0.032	0	0.056	0.1	0.091	0	5	0	0.006	0.009	0.081	0.163	0
6	0	0.038	0.056	0.5	0.545	0.5	6	0	<0.01	<0.01	0.041	0.081	0.068
<i>qx</i>	0.378	0.269	0.333	0.3	0.364	0.5	<i>Nx</i>	52	23.4	13	2.6	16	
<i>Nx</i>	156	52	18	10	2	1							

Desmunte secas

Matriz S+C							Matriz F						
	1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6
1	0	0	0	0	0	0	1	0	0.087	1.224	5.571	12.91	2.026
2	0.236	0.056	0	0	0	0	2	0	0.115	1.613	7.347	17.02	3.545
3	0.292	0.167	0.095	0	0	0	3	0	0.061	0.861	3.918	9.079	1.215
4	0.094	0.333	0.19	0.182	0	0	4	0	0.007	0.094	0.429	0.993	0.641
5	0.009	0.167	0.048	0.273	0.091	0	5	0	0.006	0.081	0.367	0.851	0
6	0	0.222	0.238	0.364	0.545	0.5	6	0	0.002	0.027	0.122	0.284	0.068
<i>qx</i>	0.368	0.056	0.429	0.182	0.364	0.5	<i>Nx</i>	18	16.67	8.73	1.58	16	
<i>Nx</i>	106	18	21	11	2	0							

Herbicida lluvias

Matriz S+C							Matriz F						
	1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6
1	0.024	0	0	0	0	0	1	0	0.194	4.297	6.205	7.623	2.026
2	0.024	0.152	0	0	0	0	2	0	0.161	3.556	5.135	6.308	3.545
3	0.073	0.109	0.167	0	0	0	3	0	0.1	2.223	3.209	3.943	1.215
4	0.049	0.043	0.25	0.16	0	0	4	0	0.029	0.642	0.927	1.139	0.641
5	0.024	0.022	0.028	0.12	0.091	0	5	0	0.009	0.198	0.285	0.35	0
6	0.024	0.065	0.194	0.16	0.545	0.5	6	0	0.006	0.123	0.178	0.219	0.068
<i>qx</i>	0.780	0.609	0.361	0.56	0.364	0.5	<i>Nx</i>	28	13.92	9.64	6.42	16	
<i>Nx</i>	41	8	8	4	1	0							

Herbicida secas

Matriz S+C							Matriz F						
	1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6
1	0.056	0	0	0	0	0	1	0	0	1.719	1.839	5.349	2.026
2	0.128	0.156	0	0	0	0	2	0	0	1.528	1.634	4.755	3.545
3	0.045	0.063	0	0	0	0	3	0	0	0.7	0.749	2.179	1.215
4	0.000	0	0.071	0.16	0	0	4	0	0	0.191	0.204	0.594	0.641
5	0.006	0	0	0.12	0.091	0	5	0	0	0.106	0.114	0.33	0
6	0.000	0.031	0.214	0.16	0.545	0.5	6	0	0	0	0	0	0.068
<i>qx</i>	0.765	0.75	0.714	0.56	0.364	0.5	<i>Nx</i>			16	9.143	6.857	16
<i>Nx</i>	179	32	14	8	6	0							

Desmonte + herbicida lluvias

Matriz S+C							Matriz F						
	1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6
1	0	0	0	0	0	0	1	0	0.01	0.023	0.054	0.077	2.026
2	0	0.152	0	0	0	0	2	0	0.291	0.668	1.558	2.225	3.545
3	0.091	0.109	0.167	0	0	0	3	0	0.034	0.034	0.034	0.034	1.215
4	0	0.043	0.25	0.16	0	0	4	0	0.191	0.437	1.02	1.458	0.641
5	0	0.022	0.028	0.12	0.091	0	5	0	0.07	0.161	0.376	0.537	0
6	0	0.065	0.194	0.16	0.545	0.5	6	0	0.05	0.115	0.269	0.384	0.068
<i>qx</i>	0.909	0.609	0.361	0.56	0.364	0.5	<i>Nx</i>			13	5.667	5.667	16
<i>Nx</i>	11	8	1	1	1	0							

Desmonte + herbicida secas

Matriz S+C							Matriz F						
	1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6
1	0	0	0	0	0	0	1	0	0.131	0.382	1.91	4.583	2.026
2	0.059	0.071	0	0	0	0	2	0	0.369	1.076	5.382	12.92	3.545
3	0	0	0.167	0	0	0	3	0	0.355	0.355	0.355	0.355	1.215
4	0	0.071	0.25	0.16	0	0	4	0	0.167	0.486	2.431	5.833	0.641
5	0	0	0.028	0.12	0.091	0	5	0	0.06	0.174	0.868	2.083	0
6	0	0	0.194	0.16	0.545	0.5	6	0	0.012	0.035	0.174	0.417	0.068
<i>qx</i>	0.941	0.857	0.361	0.56	0.364	0.5	<i>Nx</i>			14	3.6	1.2	16
<i>Nx</i>	17	14	3	1	1	1							

Anexo 5. Matrices de sensibilidad por tratamiento para *Kalanchoe ×houghtonii*

Matriz de sensibilidades de *Kalanchoe ×houghtonii* para la población sin manejo en el periodo 2013-2014

	1	2	3	4	5	6
1	0.057	0.024	0.017	0.007	0.007	0.007
2	0.415	0.175	0.127	0.050	0.048	0.052
3	0.566	0.239	0.173	0.068	0.065	0.071
4	1.065	0.449	0.326	0.128	0.123	0.134
5	1.464	0.617	0.448	0.175	0.169	0.184
6	2.381	1.003	0.729	0.285	0.275	0.299

Matriz de sensibilidades de *Kalanchoe ×houghtonii* para la población sin manejo en el periodo 2014-2015

	1	2	3	4	5	6
1	0.024	0.051	0.022	0.015	0.003	0.014
2	0.075	0.159	0.068	0.045	0.008	0.043
3	0.190	0.401	0.172	0.114	0.021	0.108
4	0.208	0.440	0.189	0.126	0.023	0.118
5	0.539	1.140	0.488	0.325	0.059	0.306
6	0.810	1.713	0.734	0.489	0.089	0.460

Matrices de sensibilidad por tratamiento para el periodo de 2014-2015

Desmante-Lluvias

	1	2	3	4	5	6
1	0.131	0.116	0.049	0.025	0.006	0.015
2	0.234	0.207	0.088	0.044	0.011	0.026
3	0.444	0.393	0.167	0.084	0.021	0.049
4	1.273	1.127	0.478	0.241	0.060	0.141
5	6.000	1.819	0.772	0.388	0.097	0.228
6	1.424	1.261	0.535	0.269	0.067	0.158

Desmante-Secas

	1	2	3	4	5	6
1	0.043	0.062	0.036	0.011	0.006	0.008
2	0.161	0.229	0.133	0.042	0.022	0.030
3	0.233	0.331	0.192	0.060	0.032	0.043
4	0.879	1.248	0.724	0.228	0.122	0.164
5	1.738	2.467	1.431	0.450	0.241	0.324
6	0.361	0.513	0.298	0.094	0.050	0.067

Herbicida Lluvias

	1	2	3	4	5	6
1	0.037	0.033	0.021	0.008	0.002	0.004
2	0.082	0.073	0.047	0.017	0.005	0.008
3	0.871	0.780	0.501	0.185	0.055	0.083
4	1.172	1.050	0.674	0.249	0.074	0.112
5	1.414	1.266	0.813	0.300	0.090	0.135
6	0.531	0.476	0.305	0.113	0.034	0.051

Herbicida Secas

	1	2	3	4	5	6
1	0.029	0.034	0.014	0.005	0.002	0.005
2	0.052	0.061	0.025	0.009	0.003	0.008
3	0.769	0.900	0.377	0.135	0.051	0.120
4	0.961	1.125	0.471	0.169	0.064	0.149
5	2.303	2.696	1.128	0.404	0.154	0.358
6	1.354	1.585	0.663	0.237	0.091	0.211

Desmorte + Herbicida-Lluvias

	1	2	3	4	5	6
1	0.003	0.013	0.003	0.007	0.002	0.004
2	0.038	0.174	0.035	0.091	0.032	0.046
3	0.087	0.400	0.080	0.209	0.074	0.106
4	0.152	0.703	0.141	0.367	0.130	0.186
5	0.216	0.999	0.200	0.521	0.184	0.264
6	0.158	0.729	0.146	0.380	0.134	0.193

Desmorte + Herbicida-Secas

	1	2	3	4	5	6
1	<0.000	0.001	<0.000	0.000	0.000	<0.000
2	0.034	0.095	0.013	0.044	0.016	0.007
3	0.099	0.277	0.037	0.128	0.046	0.020
4	0.366	1.020	0.137	0.473	0.168	0.074
5	0.817	2.277	0.305	1.056	0.375	0.165
6	0.097	0.270	0.036	0.125	0.044	0.020

Anexo 6. Matrices de elasticidades y contribuciones a $\Delta\lambda$ por tratamiento de manejo para *Kalanchoe ×houghtonii* en el periodo 2014-2015

Cuadro 1. Se presentan las matrices de elasticidad para cada tratamiento en el periodo 2014-2015. Las entradas subrayadas corresponden a las que presentaron los valores más altos. Los colores de los valores indican los procesos demográficos involucrados en cada entrada: el verde indica permanencia, el azul, crecimiento, el color rosa, fecundidad y el amarillo entradas compuestas por más de un proceso. Se muestra la contribución relativa de cada categoría a la tasa finita de crecimiento (λ), por medio de la suma de elasticidades.

Desmonte-Lluvias

	1	2	3	4	5	6
1	0.004	0.019	0.012	0.055	0.028	0.013
2	0.026	0.044	0.013	0.057	0.028	0.040
3	0.040	0.059	0.012	0.019	0.010	0.026
4	0.032	0.058	0.094	0.015	0.002	0.040
5	0.029	0.005	0.022	0.031	0.011	0
6	0	0.023	0.014	0.064	0.018	0.039
Elasticidad por categoría	0.13	0.21	0.17	<u>0.24</u>	0.10	0.16

Desmorte-Secas

	1	2	3	4	5	6
1	0	0.001	0.009	0.013	0.016	0.003
2	0.008	0.008	0.045	0.065	<u>0.080</u>	0.022
3	0.014	0.016	0.039	0.050	0.062	0.011
4	0.018	0.090	0.043	0.029	0.026	0.022
5	0.003	0.090	0.039	0.061	0.048	0
6	0	0.024	0.017	0.010	0.009	0.008
Elasticidad por categoría	0.04	0.23	0.19	0.23	<u>0.24</u>	0.07

Herbicida-Lluvias

	1	2	3	4	5	6
1	<0.001	0.001	0.019	0.010	0.004	0.002
2	<0.001	0.005	0.036	0.019	0.007	0.006
3	0.014	0.035	0.257	0.127	0.047	0.022
4	0.012	0.016	0.129	0.058	0.018	0.015
5	0.007	0.008	0.039	0.026	0.008	0
6	0.003	0.007	0.021	0.008	0.006	0.006
Elasticidad por categoría	0.04	0.07	<u>0.50</u>	0.25	0.09	0.05

Herbicida-Secas

	1	2	3	4	5	6
1	<0.001	0	0.013	0.005	0.006	0.005
2	0.004	0.005	0.021	0.008	0.009	0.015
3	0.018	0.030	<u>0.139</u>	0.053	0.059	<u>0.077</u>
4	0	0	0.065	<u>0.032</u>	0.020	0.051
5	0.007	0	0.063	0.050	<u>0.034</u>	0
6	0	0.026	<u>0.075</u>	0.020	0.026	0.063
Elasticidad por categoría	0.03	0.06	<u>0.38</u>	0.17	0.15	0.21

Desmunte + Herbicida-Lluvias

	1	2	3	4	5	6
1	0	<0.001	<0.001	<0.001	0.000	0.003
2	0	0.028	0.009	0.052	0.026	0.059
3	0.003	0.021	0.006	0.003	0.001	0.047
4	0	<u>0.060</u>	0.035	<u>0.158</u>	<u>0.069</u>	0.044
5	0	0.034	0.014	<u>0.094</u>	<u>0.042</u>	0
6	0	0.031	0.017	0.060	0.046	0.040
Elasticidad por categoría	0.00	0.17	0.08	<u>0.37</u>	0.18	0.19

Desmunte + Herbicida-Secas

	1	2	3	4	5	6
1	0	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
2	<0.001	0.008	0.003	0.043	0.037	0.004
3	0	0.018	0.004	0.008	0.003	0.004
4	0	0.044	0.018	<u>0.223</u>	<u>0.178</u>	0.009
5	0	0.025	0.011	<u>0.190</u>	<u>0.149</u>	0.00
6	0	0.001	0.002	0.008	0.008	0.002
Elasticidad por categoría	0.000	0.095	0.037	<u>0.473</u>	0.375	0.020

Cuadro 2. Se muestran las matrices de contribuciones a $\Delta\lambda$ por tratamiento de manejo, resultado de los Experimentos de Respuesta de Tabla de Vida en *Kalanchoe xhoughtonii*

		Desmante Lluvias					
		1	2	3	4	5	6
1	0.003	0.033	0.020	0.100	0.045	0.000	
2	0.000	0.063	0.022	0.113	0.047	0.000	
3	0.047	0.095	-0.003	0.038	0.013	0.000	
4	0.047	0.067	0.071	-0.004	-0.007	0.000	
5	0.044	-0.025	0.024	0.001	0.014	0.000	
6	0.000	-0.037	-0.087	0.132	0.005	0.000	

		Desmante Secas					
		1	2	3	4	5	6
1	-0.001	0.005	0.039	0.066	0.067	0.000	
2	-0.003	0.003	0.181	0.304	0.303	0.000	
3	0.051	0.042	0.151	0.278	0.282	0.000	
4	0.067	0.321	0.015	0.100	0.075	0.000	
5	0.013	0.321	0.118	0.202	0.166	0.000	
6	0.000	0.131	0.032	0.054	0.020	0.000	

		Herbicida-Lluvias					
		1	2	3	4	5	6
1	<0.001	0.008	0.101	0.059	0.019	0.000	
2	-0.022	0.015	0.203	0.116	0.034	0.000	
3	0.000	0.071	0.943	0.550	0.176	0.000	
4	0.044	0.027	0.354	0.215	0.059	0.000	
5	0.029	0.011	0.147	0.070	0.031	0.000	
6	0.019	0.004	0.059	0.035	0.011	0.000	

		Herbicida-Secas					
		1	2	3	4	5	6
1	<0.001	<0.001	0.030	0.014	0.011	0	
2	-0.010	<0.001	0.073	0.031	0.024	0	
3	-0.013	-0.031	0.145	0.084	0.067	0	
4	0.000	-0.035	<0.001	0.032	0.017	0	
5	0.007	-0.041	0.062	0.021	0.036	0	
6	0.000	-0.057	0.013	-0.002	-0.002	0	

Desmonte+Herbicida-Lluvias

	1	2	3	4	5	6
1	<0.001	<0.001	<0.001	-0.001	-0.003	0.000
2	-0.014	0.050	0.031	0.089	0.022	0.000
3	0.002	0.014	0.002	-0.013	-0.023	0.000
4	0.000	0.121	0.080	0.272	0.107	0.000
5	0.000	0.074	0.050	0.140	0.078	0.000
6	0.000	0.054	0.036	0.118	0.053	0.000

Desmonte+Herbicida-Secas

	1	2	3	4	5	6
1	<0.001	0.001	0.001	0.007	0.006	0.000
2	-0.008	0.032	0.022	0.245	0.200	0.000
3	-0.009	0.080	0.021	0.035	-0.004	0.000
4	0.000	0.194	0.092	1.038	0.851	0.000
5	0.000	0.081	0.072	0.748	0.684	0.000
6	0.000	-0.030	0.004	0.040	0.033	0.000