

Informe final* del Proyecto L210
Ecología, manejo y conservación de Quercus potosina y Q. eduardii en la Sierra Fría,
Aguascalientes

Responsable: Dra. Ana Mendoza Ochoa

Institución: Universidad Nacional Autónoma de México
Instituto de Ecología
Departamento de Ecología Evolutiva
Laboratorio de Ecología de Poblaciones

Dirección: Apartado Postal 70-275, Copilco-Universidad, México, DF, 04510 , México

Correo electrónico: amendoza@miranda.ecologia.unam.mx

Teléfono/Fax: 622 9012 Fax: 622 8995, 616 1976

Fecha de inicio: Noviembre 28, 1997

Fecha de término: Julio 2, 2002

Principales resultados: Informe final, Hoja de cálculo

Forma de citar el informe final y otros resultados:** Mendoza Ochoa, A., 2000. Ecología, manejo y conservación de Quercus potosina y Q eduardii en la Sierra Fría, Aguascalientes. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. **Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. L210.** México D. F.

Forma de citar hoja de cálculo Mendoza Ochoa, A., 2000. Ecología, manejo y conservación de Quercus potosina y Q eduardii en la Sierra Fría, Aguascalientes. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. **Hoja de cálculo SNIB-CONABIO proyecto No. L210.** México D. F.

Resumen:

Este proyecto tiene como propósito fundamental proporcionar información detallada sobre la biología de poblaciones de dos especies del género Quercus : Q laeta y Q potosina en Sierra Fría Aguascalientes. Estas dos especies se encuentran asociadas y han estado sujetas a tala inmoderada desde la época de la colonia. En el estado de Aguascalientes la sobre-explotación de los encinos han causado que un 45% de la superficie del estado haya perdido su cobertura vegetal original. La presente propuesta plantea la necesidad de dirigir los esfuerzos de la investigación sobre la ecología, manejo y conservación de organismos que por su relevancia biológica o socioeconómica ameritan ser estudiados de manera más detallada. Este conocimiento esta dirigido hacia : a) aportar posibles explicaciones sobre el mantenimiento de estas especies como un ejemplo representativo de la biodiversidad vegetal en zonas templadas de México; b) aportar información sobre los métodos de regeneración de Q. laeta y Q. potosina (producción de bellotas y propagación vegetativa), que nos permita proponer estrategias de recuperación de las poblaciones, así como estrategias de restauración del bosque; c) aportar herramientas conceptuales, metodológicas y analíticas que permitan desarrollar programas adecuados para la conservación y aprovechamiento racional de las especies de Quercus.

-
- * El presente documento no necesariamente contiene los principales resultados del proyecto correspondiente o la descripción de los mismos. Los proyectos apoyados por la CONABIO así como información adicional sobre ellos, pueden consultarse en www.conabio.gob.mx
 - ** El usuario tiene la obligación, de conformidad con el artículo 57 de la LFDA, de citar a los autores de obras individuales, así como a los compiladores. De manera que deberán citarse todos los responsables de los proyectos, que proveyeron datos, así como a la CONABIO como depositaria, compiladora y proveedora de la información. En su caso, el usuario deberá obtener del proveedor la información complementaria sobre la autoría específica de los datos.

ECOLOGIA, MANEJO Y CONSERVACIÓN DE *Q. eduardii* y *Q. potosina* en SIERRA FRÍA, AGUASCALIENTES.

INTRODUCCIÓN

El género *Quercus* (encinos, robles) es uno de los géneros más importantes de plantas leñosas en el hemisferio norte. Una estimación razonable del número de especies de encinos para el hemisferio occidental indica que es de aproximadamente 200-225 especies (Nixon, 1993). México presenta entre 150-200 especies de encinos distribuidas en todos los estados del país, con excepción de Yucatán y Quintana Roo (Rzendowski, 1978). Varios investigadores especializados en la materia señalan que la mayor concentración de especies de encinos en el continente americano y tal vez en el mundo, se encuentra en la porción central y sur de México (Zavala, 1992; Nixon 1993).

Los encinos son el grupo taxonómico que, junto con los pinos, constituye la mayor parte de la cubierta vegetal de áreas de clima templado y semihúmedo de México (Rzendowski 1978). Se distribuyen como masas puras o más frecuentemente mezclados con diversas especies de pinos con los cuales comparten afinidades ecológicas (De la Cerda, 1999).

Sin embargo, la atención a estudios de tipo ecológico dada a ambos géneros y por consiguiente, a sus especies, ha sido muy desigual, siendo el género *Quercus* el menos favorecido. En particular, son escasos o inexistentes los conocimientos que tenemos sobre algún aspecto relacionado con la biología de las poblaciones de una o varias especies de encinos (Zavala, 1990).

Los encinos no solo son elementos importantes en la estructuración de los bosques templados sino que, además, son especies sumamente utilizadas. Muchas de las especies del género *Quercus* tienen valor comercial por la alta calidad de la madera y por la serie de productos que se obtienen de ellos como son carbón, corcho, taninos, colorantes, ornamentales para usarse como árboles de sombra, alimento para humanos y ganado y para la recreación de los humanos y animales silvestres (Nixon, 1993). Nada mas en el estado de Aguascalientes, la sobre-

explotación de los encinos ha contribuido a que un 45% de la superficie del estado haya perdido su cobertura vegetal original quedando, en muchos casos, bosques en condiciones secundarias producto de una intensa actividad humana (SEMARNAP, 1996).

La sobre-explotación ha acelerado el proceso de erodabilidad del suelo y ha contribuido a que el estado de Aguascalientes esté catalogado como una de las entidades con mayor erosión de México, incrementada además, por la actividad ganadera de tipo extensiva que se realiza en el área (SEDESOL, 1993).

No obstante, dada la importancia que tienen los encinos por sus usos actuales y potenciales, así como por su número de especies actualmente es muy poco lo que se sabe sobre su biología, ecología, genética, taxonomía y menos aún, sobre su manejo, conservación y reproducción comercial (Zavala, 1990). Por lo tanto, es necesario que la toma de decisiones sobre manejo, restauración y conservación de especies del género *Quercus* sean correctas, lo cual involucra conocer, de manera muy precisa, el estado actual (viabilidad, o el peligro de extinción) de las poblaciones de las especies de *Quercus* en la naturaleza, así como las persistencias de las mismas a corto y a largo plazo, al menos en un área de su distribución geográfica.

Es por ello que la combinación del conocimiento de aspectos ecológicos (Lande, 1988; Schemske, 1994), demográficos (Menges, 1986, 1990; Pinard, 1993; Lande, 1988; Schemske, 1994; Bernal, 1998) y genéticos (Hamrick y Godt, 1996), de una especie en particular, nos permite determinar su estado actual y predecir su comportamiento a largo plazo; (Lande, 1988; Schemske, 1994; Hamrick y Godt, 1996). Sin embargo, son pocos los estudios que existen en la actualidad que combinan estos tres aspectos con el fin de obtener el conocimiento adecuado para determinar con precisión el estado de viabilidad o extinción de las poblaciones de especies y así poder proponer las estrategias más adecuadas para el manejo racional y conservación de las mismas (Schemske, 1994; Hamrick y Godt, 1996).

Dada la escasa información biológica que se tiene del género *Quercus* en México, decidimos llevar a cabo un estudio sobre la ecología y genética de poblaciones de dos especies del género *Quercus* en Sierra Fría, Aguascalientes.

Esta área es representativa de su distribución geográfica y ha estado sujeta a tala y ganadería extensiva desde la época de la colonia. Con los resultados de esta investigación estaremos en posibilidad de sugerir acciones adecuadas de manejo, conservación y restauración.

Las especies seleccionadas son *Quercus potosina* y *Q. eduardii*, dos de los encinos más abundantes en Sierra Fría y de los cuales no existen antecedentes previos sobre algún tipo de estudio biológico realizado, tanto en Aguascalientes como en México. Ambas especies son endémicas de México y presentan un rango de distribución más o menos amplio en el país. Las dos especies coexisten como especies dominantes de los bosques mixtos del género *Quercus* en Sierra Fría, Aguascalientes (De la Cerda, 1999), además de ser especies muy valoradas para uso de leña local.

La extracción de madera y leña en los últimos tres siglos, así como una cada vez mayor actividad pecuaria, han afectado a las poblaciones de *Q. eduardii* y *Q. potosina* en Sierra Fría, eliminando a la mayoría de los árboles de mayor tamaño. A pesar de la intensa explotación forestal y la práctica de ganadería extensiva Minnich *et al.* (1993), sugieren que las poblaciones de *Quercus* se están regenerando de manera natural, lo que ha permitido, aparentemente, una recuperación parcial de las mismas.

La regeneración de estas dos especies es a través del crecimiento clonal (producción de vástagos via raíz) y de la reproducción sexual (producción de bellotas). Ésta última varía de cero a miles de bellotas entre años (Zavala, 1997). Hernández y Ramírez (1992) y Zavala (1992) mencionan que en algunas especies de encinos la regeneración es básicamente por rebrote vegetativo, ya sea por tocón o por raíz, mientras que la regeneración por semilla es escasa o completamente nula, en parte atribuida a causas como depredación de semillas por insectos y roedores, a micrositios no favorables para el establecimiento de plántulas, al ramoneo de plántulas por animales domésticos (ganado) y silvestres (aves y venados) (Borchert *et al.*, 1989; Thadani y Asthon, 1995), y a la producción irregular de bellotas (Zavala, 1997).

El hecho de que estas especies presenten crecimiento clonal, las convierte

en especies que producen nuevos individuos genéticamente idénticos entre sí (ramets), cuyo conjunto se denomina genet. En especies clonales como lo son *Q. eduardii* y *Q. potosina*, frecuentemente es difícil identificar el número de genets, su tamaño y su extensión (estructura clonal), por lo que las técnicas moleculares (*i.e.* RAPD's) son herramientas muy adecuadas para estudiar este tipo de organismos.

En los últimos años ha surgido la propuesta de considerar aspectos demográficos y genéticos, como dos enfoques importantes en la toma de decisiones para el manejo y conservación de las especies (Lande, 1988; Schemske *et al.*, 1994). Las especies pueden ir a la extinción por razones ecológicas (*i.e.* destrucción de hábitat o cambios ambientales), y/o por sufrir pérdida de variación genética. De ahí la importancia de realizar estudios demográficos y genéticos que permitan garantizar la permanencia de las especies a corto y a largo plazo (Hamrick y Godt, 1996), respectivamente. Es por ello que en este estudio, al combinar aspectos demográficos y genéticos, esperamos establecer la viabilidad demográfica y genética de estas dos especies, con el fin de proporcionar recomendaciones que puedan, en un futuro inmediato, generar proyectos de conservación y manejo de los bosques de *Q. eduardii* y *Q. potosina* para la zona natural protegida de Sierra Fría.

OBJETIVO GENERAL

Este proyecto tiene como propósito fundamental recabar información sobre la demografía y genética de poblaciones de dos especies del género *Quercus*: *Q. eduardii* y *Q. potosina* en Sierra Fría, Aguascalientes, cuyos objetivos particulares son:

1. Determinar la tasa de crecimiento poblacional de *Q. eduardii* y *Q. potosina*.
2. Determinar los parámetros demográficos y el estadio de vida que más afecta a la tasa de crecimiento poblacional.
3. Establecer el régimen de cosecha más adecuado para mantener la tasa de crecimiento poblacional en, o por encima del valor en el equilibrio.
4. Estimar la variación genética.
5. Determinar la estructura genética y clonal.

6. Sugerir estrategias para el manejo y conservación a corto y a largo plazo.

MATERIALES Y METODOS

Descripción del área de estudio

El área de estudio se encuentra en la zona natural protegida de Sierra Fría, localizada en el margen occidental del estado de Aguascalientes. Es una cordillera situada al sur de la Sierra Madre Occidental (22° 0' - 22° 15' N y 102° 30' - 102° 40' W), bordeada por fallas geológicas (Minnich *et al.* 1993).

La vegetación de Sierra Fría presenta una amplia zonificación asociada con la altitud. El matorral subtropical y semiárido de comunidades bajas cambia a comunidades complejas de encinos y pastizales y bosques de encinos con comunidades aisladas de pinos en las partes altas. Los bosques de encinos se distribuyen ampliamente en toda la zona alta de Sierra Fría, en una superficie de 40,948 ha sobre las superficies de mesetas, laderas y cañadas (SEDESO, 1993).

Descripción de las especies

Quercus eduardii Trel. es un árbol de 5-12 m de altura con un tronco de 20 a 45 cm de diámetro a la altura del pecho (dap). Es una especie que presenta crecimiento clonal. Esta especie florece en mayo y fructifica en los meses de octubre y noviembre. El fruto es anual y se produce de manera solitaria o en pares. La bellota tiene forma ovoide de 10 mm de longitud (De la Cerda, 1999).

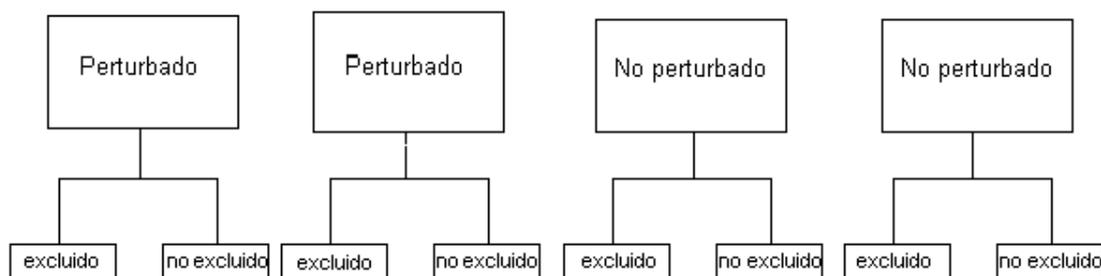
Quercus potosina Trel. es un árbol clonal de 3-10 m de altura, con copa redondeada y tronco de 15 a 30 cm de diámetro a la altura del pecho (dap). Florece en mayo y fructifica en el mes de septiembre. Su fruto es anual y se produce de manera solitaria o en pares. La bellota es ovoide de 15 a 18 mm de longitud (De la Cerda, 1999).

ANÁLISIS DEMOGRÁFICO

Elección de las plantas de estudio

En noviembre de 1997 se seleccionaron dos áreas utilizadas para ganadería y extracción de madera (áreas perturbadas) y dos áreas donde estas actividades no han estado presentes desde hace 40 a 60 (áreas no perturbadas). Dentro de cada área se establecieron dos parcelas de 648 m² (18 x 36 m) para *Q. eduardii*. En cada parcela se marcaron a todos los individuos de *Q. potosina* y *Q. eduardii*. Dado que la población de *Q. eduardii* no presentaba una densidad mínima para ser analizada demográficamente (aproximadamente 300 individuos), especialmente en la categoría de adultos, se decidió ampliar el tamaño del área, la cual resultó de 972 m² (18 x 54 m) para esta especie. Con el objeto de excluir la entrada de ganado a los sitios de estudio, una de las parcelas seleccionadas en cada sitio se cercó con alambre de púas, mientras que la otra parcela quedó sin excluir (Cuadro 1).

Cuadro 1. Diseño experimental para el análisis demográfico.



Para cada especie se marcaron, con un número progresivo, a todos los individuos de la población. A los individuos pequeños que no presentaban un tallo lignificado, se les registró la altura, tomada ésta desde la superficie del suelo hasta el ápice, mientras que a los individuos adultos con tallo lignificado se les registró el

diámetro a la altura del pecho (dap). Todos los individuos censados en noviembre de 1997, fueron registrados nuevamente en noviembre de 1998, 1999, 2000 y 2001 de los cuales se obtuvo: a) la altura de los individuos sin tallo lignificado y el diámetro a la altura de pecho de individuos con tallo lignificado; b) la sobrevivencia; y c) la propagación vegetativa (nuevos reclutas de origen vegetativo encontrados en cada población). En el año 2000 se registró, por única vez, la altura de los individuos adultos, y el diámetro de la base del tallo de los individuos pequeños, con la finalidad de establecer una función matemática que relacionara el área basal y la altura para cada condición y para cada especie.

Para estimar la producción de bellotas se utilizó el método de Koeing *et. al.* 1994, en el cual un observador situado frente al árbol en el que se va a llevar a cabo el conteo de bellotas, divide la copa del árbol en tres secciones imaginarias de tamaño similares. Posteriormente este mismo observador, escoge al azar una de las tres secciones que el preestableció y con ayuda de unos binoculares, cuenta todas las bellotas que él ve en esa sección del árbol. Bajo la suposición de que el número de bellotas contadas será el mismo en las dos secciones restantes del árbol, el observador multiplicará el número de bellotas contadas en esa sección por las tres secciones.

La fecundidad promedio para cada categoría de tamaño se estimó como el número promedio de bellotas producidas en cada categoría de tamaño entre el número de individuos de cada categoría.

Determinación de las categorías de tamaño

Se clasificaron a todos los individuos de cada especie de acuerdo con su área basal, habiendo obtenido 6 categorías para *Q. potosina* y 7 categorías para *Q. eduardii* (Cuadro 2). Las áreas basales de los individuos pequeños fue calculada mediante la siguiente función matemática que describe una relación no lineal entre el área basal (cm²) y la altura (cm) (Sánchez-Colón, com. pers.):

Altura = $(a * \text{área basal}) / (b + \text{área basal})$, donde a y b corresponde a parámetros del modelo y varían de acuerdo con cada condición.

Cuadro 2. Clasificación de los individuos de *Q. eduardii* y *Q. potosina* en categorías de tamaño.

Categoría de tamaño	<i>Q. eduardii</i>	<i>Q. potosina</i>
1	semilla	semilla
2	0-5cm ²	0-5cm ²
3	5.01-25 cm ²	5.01-25 cm ²
4	25.01-75 cm ²	25.01-50cm ²
5	75.01-150cm ²	50.01-150cm ²
6	150.01-225cm ²	>150cm ²
7	>225cm ²	

Descripción del modelo

Los modelos matriciales de proyección lineal para poblaciones estructuradas en estadios de desarrollo más que en categoría de edad, son útiles en el análisis de la dinámica de poblaciones cuando la relación edad – tamaño es pobre (Lefkovitch, 1965). En estos modelos la sobrevivencia, el crecimiento y la fecundidad específicas del tamaño se expresan por unidad de tiempo (comúnmente un año). Durante una unidad de tiempo una planta puede o no producir semillas, puede permanecer en el mismo estadio, avanzar a otro o bien regresar a uno anterior (Álvarez-Buylla, 1995). El modelo matricial básico:

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

se conforma de un vector columna (\mathbf{n}) y una matriz cuadrada no negativa (\mathbf{A}), cuyas entradas son iguales o mayores que 0, cuyas dimensiones son $m \times m$, donde m es el número de categorías. El vector \mathbf{n} está constituido por el número de individuos de la población encontrados en cada categoría de tamaño. La matriz \mathbf{A} resume la contribución que un individuo promedio de una categoría de tamaño j hace a todas y cada una de las demás categorías i , en el intervalo de tiempo (t a $t+1$). La matriz \mathbf{A} contiene elementos que se agrupan en cuatro partes principales: el primer renglón lo constituyen los valores de fecundidad (F_{1j}); la diagonal principal está constituida por las probabilidades de permanencia (P_{ij} para toda $j = i$), es decir, la proporción de individuos de la categoría i que permanecen en el mismo estadio después de una unidad de tiempo; las diagonales por debajo de la diagonal principal están

compuestas por las probabilidades de progresión (G_{ij} , para toda $i < j$), es decir, la proporción de individuos de la categoría i que pasan a la categoría j , y las diagonales por encima de la principal definen las probabilidades de regresión (R_{ij} , para toda $i > j$) es decir proporción de individuos de la categoría j que regresan a la categoría i (Lefkovitch, 1965).

Si se multiplica la matriz de transición \mathbf{A} por el vector que contiene las abundancias de cada una de las categorías al tiempo t , se obtienen las abundancias relativas de estas categorías al tiempo $t+1$ (Caswell, 1989). Si los coeficientes de la matriz se mantienen constantes, la matriz se puede multiplicar reiteradamente por cada uno de los vectores resultantes (\mathbf{n}_t) cuantas veces se requiera:

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

$$\mathbf{n}_{t+2} = \mathbf{A}\mathbf{n}_{t+1}$$

$$\mathbf{n}_{t+3} = \mathbf{A}\mathbf{n}_{t+2}$$

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

Si el proceso de iteración se realiza un número suficiente de veces, la población llegará a cambiar en el tiempo a una tasa de crecimiento constante conocida como tasa finita de crecimiento poblacional (λ), alcanzando una estructura estable de tamaños, en la que la proporción de individuos en cada una de las categorías se mantiene constante. Si \mathbf{n}_t es el vector que contiene la abundancia al tiempo t en cada una de las categorías en que ha sido dividida la población, entonces al multiplicar varias veces la matriz \mathbf{A} por el vector que contiene la abundancia de las categorías de tamaño al tiempo t (proceso denominada iteración), con el tiempo la población llegará a cambiar a una tasa de crecimiento constante y las abundancias relativas por estadio se mantienen constante. La tasa de crecimiento poblacional (λ) es un valor escalar que se define como el valor propio de la matriz \mathbf{A} . El tamaño de la población (n) al tiempo $t+1$ es igual a su tamaño inicial (n) multiplicado por la tasa de crecimiento poblacional (λ):

$$\mathbf{n}_{t+1} = \lambda \mathbf{n}_t$$

Esto permite reconocer si la población está creciendo ($\lambda > 1$), está decreciendo ($\lambda < 1$) o bien, si se encuentra en equilibrio ($\lambda = 1$). Algunas de las propiedades asociadas

a λ son el vector propio izquierdo (w) y el vector propio derecho (v). El vector propio izquierdo (w) esta asociado a λ y representa la estructura estable de tamaños, es decir, corresponde a la proporción relativa de individuos en cada categoría cuando la población esta creciendo a una tasa de crecimiento constante (λ). El vector derecho (v) representa el valor reproductivo, el cual se puede interpretar como la contribución de cada categoría de nuevos individuos a la población (Caswell, 1989).

La estimación analítica de los intervalos de confianza para la tasa de crecimiento poblacional se calculó a partir de la ecuación definida por Álvarez-Buylla y Slatkin (1991):

$$\text{var} [\lambda (A_{ij})] = \sum_{ij} \delta^2 \lambda / \delta A_{ij}^2 \text{var}(e_{ij}) + \sum_{ij, k, j} (\delta \lambda / \delta A_{ij}) (\delta \lambda / \delta A_{ij'}) \text{cov} (e_{ij}, e_{ij'})$$

La tasa finita de crecimiento poblacional (λ), la estructura estable de tamaños (w), el valor reproductivo (v) y las matrices de sensibilidad y de elasticidad se obtuvieron por medio del programa de Cochran y Ellner (1992), Los intervalos de confianza de la tasa de crecimiento poblacional se calcularon con el programa Lamba de Valiente y Álvarez-Buylla (1994).

Análisis de sensibilidad y elasticidad

La estimación de las fases de ciclo de vida donde los parámetros demográficos repercuten en la tasa finita de crecimiento de la población (λ), se conoce como análisis de sensibilidad. Existen dos formas de calcular esta sensibilidad, la primera denominada sensibilidad, es una medida absoluta del efecto que tiene cada elemento de la matriz (a_{ij}) sobre la tasa de crecimiento poblacional (Caswell, 1989). La segunda, conocida como elasticidad, es una medida relativa del efecto que un cambio proporcional de un elemento de la matriz (a_{ij}) tiene sobre la tasa de crecimiento poblacional (de Kroon *et al.* 1986). Las definiciones matemáticas de sensibilidad y elasticidad son, respectivamente:

$$s_{ij} = \delta \lambda / \delta a_{ij} \quad e_{ij} = a_{ij} / \delta \times \delta \lambda / \delta a_{ij}$$

donde también existe una matriz de s_{ij} elementos y una de e_{ij} elementos de la misma dimensión que la matriz **A**.

Simulaciones

Suponiendo que la practica de la explotación forestal de *Q. eduardii* y *Q. potosina* en cada una de las respectivas condiciones esté orientada hacia la cosecha de individuos adultos con un tallo bien desarrollado y que dicha cosecha mantuviera la tasa de crecimiento poblacional (λ) predicha por el modelo, el porcentaje de cosecha que mantendría estable a las poblaciones (H) sería igual a:

$$H = 100(\lambda - 1 / \lambda)$$

(Usher, 1972).

Construcción de la matriz

Se construyeron cuatro matrices de transición de 6 x 6 para *Q. potosina* y cuatro matrices de 7 x 7 para *Q. eduardii*. Dos matrices de cada especie se construyeron con los registros obtenidos de las poblaciones que se encuentran en la zona que presenta la condición perturbada; una de estas matrices corresponde a la parcela excluida y otra corresponde a la parcela no excluida. Las otras dos matrices de cada especie se construyeron con los registros obtenidos de las poblaciones de la zona que presenta la condición no perturbada; una matriz corresponde a la parcela excluida y otra corresponde a la parcela no excluida. En cada matriz, el número de columnas y renglones está dado por el número de categorías de tamaño para cada especie.

Para poder construir las matrices promedio se construyeron cuatro matrices por condición, por especie y por año con los valores de observación de cada año (1997-98, 1998-99, 1999-2000 y 2000-01). Para cada elemento de la matriz (a_{ij}) se obtuvo el valor promedio resultante de las 4 matrices anuales, excepto los valores de la fecundidad. Como solo se tienen registros de fecundidad para el último año (2000-01), éstos se tomaron para construir la matriz promedio. Además, como *Q. eduardii* y *Q. potosina* son dos especies de vida larga y muestran un lento crecimiento, difícil de registrar anualmente, nos forzó a construir una matriz promedio que pudiera detectar cambios en el crecimiento.

Fecundidad y Clonalidad.

Durante los 3 primeros años ninguna de las dos especies se reprodujo. La producción de bellotas ocurrió solamente en el año 2001. La fecundidad promedio en cada categoría para el período 2000-2001, se estimó como el número total de bellotas producidas en cada categoría de tamaño, dividido entre el número de individuos en cada categoría.

Cada año, sin embargo, se registró la producción clonal, es decir la producción de rebrotes vegetativos. Debido a que los individuos de cualquier categoría de tamaño pueden producir un nuevo vástago y a que se desconoce la paternidad de cada uno de éstos, se decidió asignar, de manera equitativa, el valor de la producción clonal a todas las categorías de tamaño, es decir, el número total de nuevos reclutas encontrados en cada población se dividió entre el número total de individuos que potencialmente pueden producir vástagos en cada población..

Crecimiento, sobrevivencia y retroceso.

Las probabilidades de permanencia (P) de *Q. eduardii* y *Q. potosina* se estimaron como la proporción de individuos que sobreviven y permanecen en la misma categoría de tamaño en un intervalo de tiempo, mientras que las probabilidades de transición (G) se estimaron como la proporción de individuos que pasaron de una categoría de tamaño a otra de mayor tamaño en un intervalo de tiempo.

Debido a que en un intervalo de tiempo los individuos pueden retroceder a categorías de tamaño más pequeñas, se calculó la probabilidad de retroceso (R), como la proporción de individuos que retroceden de una categoría de tamaño a otra de menor tamaño.

Con la información antes mencionada, se construyeron cada una de las matrices, las cuales quedaron constituidas de la siguiente manera: el primer renglón corresponde a los valores de la fecundidad; los valores del crecimiento clonal se ubican en el segundo renglón de la matriz; en la diagonal principal se encuentran las probabilidades de permanencia; los elementos por debajo de la diagonal principal corresponden a las probabilidades de transición, mientras que los elementos por

encima de la diagonal principal corresponden a la retrogresión

Genética de poblaciones y estructura clonal

Con el objeto de llevar a cabo los análisis genéticos para determinar la variación y estructura genética de ambas especies, se colectaron muestras en cuatro poblaciones de *Q. eduardii* y en tres poblaciones de *Q. potosina* (Cuadro 3).

Cuadro 3. Poblaciones de *Q. eduardii* y *Q. potosina* colectadas para el estudio genético.

Población	Ubicación	Localidad	Especie
1	22° 11' 58 " N y 102° 34' 35" W	La Araña	<i>Q. eduardii</i>
2	21° 48' 38 " N y 102° 31' 40" W	El Ocote	<i>Q. eduardii</i>
3	22° 10' 01 " N y 102° 35' 04" W	La Congoja	<i>Q. eduardii</i>
4	22° 08' 13 " N y 102° 40' 15" W	El Sinai	<i>Q. eduardii</i>
1	22° 11' 58 " N y 102° 34' 35" W	La Araña	<i>Q. potosina</i>
2	22° 10' 01 " N y 102° 35' 04" W	La Congoja	<i>Q. potosina</i>
3	22° 08' 13 " N y 102° 40' 15" W	El Sinai	<i>Q. potosina</i>

Para determinar la genética de poblaciones de la dos especies se eligieron 30 individuos al azar de cada especie en las poblaciones seleccionadas. A cada individuo se le colectaron dos o tres hojas jóvenes.

Por otro lado, para llevar a cabo el muestreo para el análisis de la estructura clonal se seleccionó solamente la población del Sinai. En esta área se delimitaron dos parcelas, una de 36 x 36 m para *Q. potosina* y otra de 54 x 54 m para *Q. eduardii*. En cada parcela se seleccionaron 74 individuos de *Q. eduardii* y 94 de *Q. potosina* a los cuales se le colectaron hojas jóvenes. Para evitar colectar individuos que pudieran pertenecer a un solo individuo genético (genet), se escogieron árboles que estuvieran alejados del siguiente árbol por lo menos cinco o seis metros.

Dado que se desconoce la paternidad de los individuos pequeños, el criterio de selección consistió en colectar dos o tres hojas de dos o tres individuos escogidos al azar y que estuvieran cerca del adulto previamente colectado. Asimismo, se registraron las distancias entre los individuos pequeños y los adultos. La ubicación de cada individuo (adulto y pequeño), así como las distancia entre ellos se dibujaron en

un mapa mediante coordenadas.

Las muestras de hojas colectadas se guardaron en bolsas de plástico, previamente etiquetadas, las cuales fueron sumergidas en nitrógeno líquido hasta su llegada al laboratorio, donde se almacenaron a -70° C para su conservación y posterior utilización. Las colecta se llevaron a cabo en junio del 2001

A cada hoja colectada se le extrajo el ADN siguiendo el protocolo de Qiagen DNAeasy Plant Mini Kit (1999), modificado por Sánchez (com. pers.).

Se utilizó la técnica de RAPD's (Random Amplified Polymorphic DNA), que consiste en amplificar segmentos de DNA total de manera aleatoria. Con esta técnica se obtienen polimorfismos que son consecuencia de sustituciones, inserciones o deleciones que alteran el sitio donde el oligonucleótido se inserta, evitando que el fragmento sea amplificado, o que altere su tamaño. Para obtener buenos productos de amplificación se probaron 20 oligonucleótidos de la serie A y 20 de la serie G de Operon Technologies en las dos especies. Estos oligonucleótidos son secuencias cortas (10 pares de bases), con alto contenido de guanina y citosina (60-70%). Un muestreo piloto realizado con 20 individuos por especie permitió escoger siete oligonucleótidos para cada especie que producían las mejores bandas en resolución y repetibilidad (Cuadro 4).

Cuadro 4. Oligonucleótidos seleccionados para *Q. eduardii* y *Q. potosina* en el estudio genético.

Especie	Primer	Secuencia (5' a 3')
<i>Q. eduardii</i>	OPA01	- CAGGCCCTTC -
<i>Q. eduardii</i>	OPA02*	- TGCCGAGCTG -
<i>Q. eduardii</i>	OPA03*	-AGTCAGGCCAC-
<i>Q. eduardii</i>	OPA04	-AATCGGGCTG-
<i>Q. eduardii</i>	OPA10*	-GTGATCGCAG-
<i>Q. eduardii</i>	OPA13*	- CAGCACCCAC-
<i>Q. eduardii</i>	OPG03*	- GAGCCCTCCA-
<i>Q. potosina</i>	OPA01*	- CAGGCCCTTC-
<i>Q. potosina</i>	OPA03*	-AGTCAGGCCAC-
<i>Q. potosina</i>	OPA04*	-AATCGGGCTG-
<i>Q. potosina</i>	OPA05	- AGGGGTCTTG-
<i>Q. potosina</i>	OPA10*	-GTGATCGCAG-
<i>Q. potosina</i>	OPA18	- AGGTGACCGT-
<i>Q. potosina</i>	OPG18*	- GGCTCATGTG-

* Oligonucleótidos usados para el análisis genético y clonal.

En la obtención de los RAPD`s de ambas especies se siguió el protocolo de Willams *et al.* (1990), con modificaciones en los volúmenes de los reactivos por Sánchez, (com. pers.). La amplificación de las bandas se realizó en un termociclador M.J. Research, Inc. El programa consiste de una temperatura inicial de 94° C, durante 5 minutos (desnaturalización), seguido de 44 ciclos de 94° C durante 1 minutos, 37°C durante 1 minuto (alineación), 30 segundos a 54°C, 2 minutos a 72°C (extensión) y una extensión final de 13 minutos para que la alineación sea mayor y obtener mayor cantidad de DNA. Los segmentos obtenidos de DNA amplificados con esta técnica se separaron por medio de electroforesis en geles de agarosa al 1.4%, teñidos con bromuro de etidio y visualizados como bandas con luz ultravioleta. Lo que se observa es la ausencia o presencia de una banda de un cierto peso molecular. Lo anterior indica que los RAPD´s son marcadores dominantes, lo que significa que no se pueden distinguir entre homócigos dominantes y heterócigos. Una vez obtenidos los geles de agarosa se fotografiaron por medio del sistema UPV system Labworks versión 3.0.

Con las fotografías de los geles obtenidos se hizo una lectura visual de cada gel a partir de la cuál se construyó, para cada uno, una matriz de presencias y ausencias (ceros y unos) de las bandas para cada locus de cada individuo. De los siete oligonucleótidos escogidos sólo cinco presentaron amplificación en un 80 a 90% de los individuos de *Q. eduardii* y en 70% de *Q. potosina*. Los tres restantes tuvieron un porcentaje inferior al 60%, por lo que se tomó la decisión de no ser incluidos en los análisis de las estructuras genética y clonal (Cuadro 4).

La base de datos con la distribución de las frecuencia génicas en cada población estudiada se analizó usando el programa TFPGA (Miller, 1997). Para estimar la variación genética en las diferentes poblaciones de ambas especies, se obtuvieron los siguientes parámetros poblacionales: (a) proporción de loci polimórficos (P), este estimador indica la variación en los loci analizados, afectándose por el número y tipo de loci analizados y, (b) heterocigosis esperada (H_e), la cual, en el equilibrio de Hardy-Weinberg, puede estimarse para un locus con n alelos como (Hedrick, 1999):

n

$$He = 1 - \sum_{i=1} p_i^2$$

donde p_i representa las frecuencias del alelo i para el locus en estudio.

Posteriormente, con las heterocigosis esperadas para todos los loci estudiados, se obtuvo una heterocigosis promedio esperada para cada población. El error estándar de He se obtuvo de acuerdo con (Zar, 1984).

Índice de diferenciación genética de Weir y Cockerham (θ)

Para obtener la diferenciación genética entre poblaciones de ambas especies se utilizó el índice de Weir y Cockerham (θ). Este estadístico es equivalente al índice de fijación de Wright (F_{ST}). Este método parte del supuesto de que un número r de poblaciones de igual tamaño han descendido en forma independiente de una sola población ancestral que estaba en equilibrio de Hardy Weinberg y de ligamiento. También se parte del supuesto de que las mismas condiciones iniciales en las que se encontraban las poblaciones se mantienen constantes y por lo tanto, las diferencias que se observaran entre ellas serán consecuencia del muestreo genético entre generaciones. El cálculo de este estimador se realizó mediante el programa de TFPGA (Miller 1997).

Para el estadístico θ se calculó también el intervalo de confianza al 95% de significancia, utilizando el programa TFPGA (Miller, 1997). El programa obtiene la desviación estándar de los estimados mediante un "jackknife" sobre todos los loci y, al mismo tiempo, obtiene el intervalo de confianza del estimado (al 95%) mediante la técnica de remuestreo denominada "Bootstrap".

A partir del estadístico θ se estimó el estadístico Nm , donde N es el tamaño de la población y m es la fracción de inmigrantes, el cual es un estimador indirecto del flujo génico, de acuerdo con la fórmula de Crow y Aoki (1984) que toma en cuenta el número de poblaciones:

$$Nm = ((1/\theta) - 1)/4\alpha$$

donde N es el tamaño de la población, m es la fracción de inmigrantes a la población y $\alpha = (n/n-1)^2$, donde n es el número de poblaciones.

Los valores de $Nm < 1$ indican una fuerte diferenciación entre las poblaciones (i.e. la deriva genética actuando independientemente en cada población, Slatkin 1994). Por otro lado, si $Nm > 1$ las poblaciones se comportan como una sola población panmictica y el flujo génico restringe el efecto de la deriva génica y la diferenciación genética entre poblaciones (Hartl y Clark 1989; Slatkin 1994).

Para determinar si existe alguna correlación entre la distancia genética y la distancia geográfica se realiza una prueba de Mantel (Mantel, 1967). Esta prueba se aplica a partir del supuesto de que las matrices de distancias geográficas y la de distancias genéticas no están correlacionadas y si cualquier aparente relación entre ambas es efecto del azar. Esto se logra calculando el estadístico Z:

$$Z = \sum_i \sum_j m_{ij} e_{ij}$$

Donde: m corresponde a los elementos de la matriz 1 (distancia genética) y e a los elementos de la matriz 2 (distancia geográfica). El estadístico Z realiza n numero de permutaciones azarosas de las posiciones de los elementos de una de las matrices (cualquiera de ellas), generando una distribución normalizada. Si la Z observada es mayor que la Z promedio obtenida de las permutaciones aleatorias entonces este resultado indica que existe una correlación positiva. De este modo el programa TFPGA calcula la Z observada y la distribución de la Z obteniendo un promedio a partir de las permutaciones, así como la proporción de permutaciones que coinciden con la Z original.

Estructura clonal

Debido a que *Q. potosina* y *Q. eduardii* se reproducen vegetativamente, se evaluó la diversidad clonal dentro de las poblaciones de cada especie. Todos los individuos muestreados fueron analizados para obtener su genotipo multilocus. En términos estadísticos un gran número de loci polimórficos y así como un gran número de alelos encontrados, aumentan el poder de resolución para detectar genotipos únicos.

La medida de diversidad genotípica que se usó está basada en el índice de diversidad de Simpson ($D = 1/\sum p_i^2$), pero se corrige para tamaños de muestra

pequeños ($D = 1 - \sum (n_i(n_i-1)/N(N-1))$, donde n_i es el número de individuos del genotipo i y N el número total de individuos (Pielou, 1969). Si el valor de D es 1, indica que no existe replicación de genotipos y valores de D cercanos a 0 significa que existe dominancia de un genotipo.

En el caso de especies que se reproducen exclusivamente por la vía sexual, se espera que la tasa de descubrimiento genotípica, calculada como G/N (donde G es el número de genotipos multilocus únicos y N es el tamaño de la muestra) sea igual a 1, debido a que es poco probable que por recombinación sexual se genere el mismo genotipo multilocus entre diferentes individuos (Ellstrand y Roose, 1987).

Relaciones genéticas entre poblaciones

Con el fin de analizar las relaciones genéticas entre todas las poblaciones, se realizó un análisis de agrupamiento (cluster análisis) usando el estimador de similitud de distancias genéticas de Nei (1978). El fenograma se obtuvo utilizando el método UPGMA (unweighted pair group method with arithmetic mean), con el programa TFPGA (Miller, 1997).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis demográfico

Para cada especie y para cada condición se construyeron cuatro matrices promedio de transición poblacional (Cuadros 5 y 6). Los valores calculados de λ con sus límites de confianza al 95%, indican que las poblaciones de ambas especies se encuentran en equilibrio poblacional, ya que los valores no difieren significativamente de 1. Asimismo, al comparar los valores de λ se encontró que no existen diferencias significativas entre los sitios para las dos especies (Cuadro 7).

Cuadro 5. Matriz de transición de *Q. eduardii* en: a) sitio perturbado excluido, b) sitio perturbado no excluido, c) sitio no perturbado excluido, y d) sitio no perturbado no excluido.

a)

	1	2	3	4	5	6	7
1	0	0	0	0	502	276	819
2	0.065	0.995	0.136	0.1	0.1	0.1	0.1
3	0	0.0007	0.879	0.012	0	0	0
4	0	0	0.018	0.936	0.014	0	0
5	0	0	0	0.026	0.93	0	0
6	0	0	0	0.016	0.923	0.923	0
7	0	0	0	0	0	0.077	0.99

*Los coeficientes en negritas corresponden a valores combinados los cuales se describen a continuación: en a_{22} el 89.9% corresponde a sobrevivencia mientras que el 10.1% representa crecimiento clonal, en el a_{32} , el 26.47% corresponde al crecimiento clonal, mientras que el 73.53% es retroceso.

b)

	1	2	3	4	5	6	7
1	0	0	0	76.2	614	6.30	4955
2	0.065	0.998	0.118	0.1	0.1	0.1	0.1
3	0	0.001	0.876	0.029	0	0	0
4	0	0	0.029	0.875	0.04	0.018	0
5	0	0	0	0.033	0.9	0.02	0
6	0	0	0	0	0.02	0.906	0
7	0	0	0	0	0	0.035	0.98

*Los coeficientes en negritas corresponden a valores combinados los cuales se describen a continuación: en a_{22} el 89.97% corresponde a sobrevivencia mientras que el 10.13% representa crecimiento clonal, en el a_{32} , el 84.74% es crecimiento clonal, mientras que el 15.26% es retroceso.

c)

	1	2	3	4	5	6	7
1	0	0	0	0	250	355	1262
2	0.065	0.94	0.086	0.086	0.086	0.086	0.086
3	0	0.004	0.924	0.009	0	0	0
4	0	0	0.023	0.955	0.02	0	0
5	0	0	0	0.009	0.9	0	0
6	0	0	0	0	0.03	0.96	0
7	0	0	0	0	0	0.04	0.99

*Los coeficientes en negritas corresponden a valores combinados los cuales se describen a continuación: en a_{22} el 90.85% corresponde a valores de sobrevivencia, mientras que el 9.15% representa crecimiento clonal.

d)

	1	2	3	4	5	6	7
1	0	0	0	0	0	274.5	179.5
2	0.065	0.996	0.11	0.11	0.11	0.11	0.11
3	0	0.003	0.96	0	0	0	0
4	0	0	0.02	0.93	0.027	0	0
5	0	0	0	0.04	0.946	0.03	0
6	0	0	0	0	0.018	0.91	0
7	0	0	0	0	0	0.06	0.948

*Los coeficientes en negritas corresponden a valores combinados los cuales se describen a continuación: en a_{22} el 88.95% corresponde a valores de sobrevivencia y el 9.15% representa crecimiento clonal.

Cuadro 6. Matriz de transición de *Q. potosina* en: a) sitio perturbado excluido, b) sitio perturbado no excluido, c) sitio no perturbado excluido, y d) sitio no perturbado no excluido.

a)

	1	2	3	4	5	6
1	0	0	0	0	9.725	498.2
2	0.046	0.981	0.093	0.083	0.083	0.083
3	0	0.001	0.87	0	0	0
4	0	0	0.09	0.85	0.03	0
5	0	0	0	0.06	0.92	0.024
6	0	0	0	0	0.02	0.964

*Los coeficientes en negritas corresponden a valores combinados los cuales se describen a continuación: en a_{22} el 91.54% corresponde a la sobrevivencia, mientras que el 8.46% representa crecimiento clonal, en el a_{32} , el 10.76% corresponde al crecimiento clonal, y el 89.24 % es retroceso.

b)

	1	2	3	4	5	6
1	0	0	0	0	44.18	510.4
2	0.046	0.962	0.083	0.071	0.071	0.071
3	0	0.002	0.9	0	0	0
4	0	0	0.03	0.91	0.01	0
5	0	0	0	0.06	0.94	0.016
6	0	0	0	0	0.01	0.958

*Los coeficientes en negritas corresponden a valores combinados los cuales se describen a continuación: en a_{22} el 92.61% corresponde a la sobrevivencia mientras que el 7.39% representa crecimiento clonal, en a_{32} , el 14.5% es crecimiento clonal, y el 85.5 % es retroceso.

c)

	1	2	3	4	5	6
1	0	0	0	0	41.62	1745
2	0.046	0.959	0.064	0.064	0.064	0.064
3	0	0.003	0.9	0.01	0	0
4	0	0	0.05	0.95	0.01	0
5	0	0	0	0.02	0.98	0
6	0	0	0	0	0.003	0.98

* Los coeficientes en negritas corresponden a valores combinados los cuales se describen a continuación: en a_{22} el 93.3 % corresponde a la sobrevivencia mientras que el 14.5% representa crecimiento clonal.

d)

	1	2	3	4	5	6
1	0	0	0	0	47.89	613.3
2	0.046	0.985	0.095	0.075	0.075	0.075
3	0	0.006	0.94	0.018	0	0
4	0	0	0.03	0.917	0.014	0
5	0	0	0	0.046	0.973	0
6	0	0	0	0	0.007	0.987

* Los coeficientes en negritas corresponden a valores combinados los cuales se describen a continuación: en a_{22} el 92.38 % corresponde a la sobrevivencia mientras que el 7.62% representa crecimiento clonal, en el a_{32} , el 78.94% es crecimiento clonal, y el 21.06 % es retroceso.

Cuadro 7. Tasa finita de crecimiento poblacional (λ) y sus respectivos límites de confianza (l.c.) al 95% en cada población para *Q. eduardii* y *Q. potosina*

Especie	Sitio	Condición	$\lambda \pm$ l.c.
<i>Q. eduardii</i>	perturbado	excluido	1.017 \pm 0.03
<i>Q. eduardii</i>	perturbado	no excluido	1.032 \pm 0.038
<i>Q. eduardii</i>	no perturbado	excluido	1.023 \pm 0.032
<i>Q. eduardii</i>	no perturbado	no excluido	1.026 \pm 0.026
<i>Q. potosina</i>	perturbado	excluido	1.013 \pm 0.031
<i>Q. potosina</i>	perturbado	no excluido	1.006 \pm 0.03
<i>Q. potosina</i>	no perturbado	excluido	1.023 \pm 0.03
<i>Q. potosina</i>	no perturbado	no excluido	1.045 \pm 0.032

Estos resultados concuerdan con lo reportado por varios autores para especies arbóreas de vida larga, donde el valor de λ presenta valores cercanos a la unidad (Cuadro 8).

Cuadro 8. Tasa finita de crecimiento poblacional (λ) reportadas para otras especies arbóreas.

Especie	λ	Referencia
<i>Araucaria cunninghamii</i>	1.0191-1.0077	Enright, 1982
<i>Araucaria hunsteini</i>	0.990-1.0884	Enright, 1982
<i>Beilschmiedia tawa</i>	0.9977-1.0228	West, 1995
<i>Bertholletia excelsa</i>	1.0071	Zuidema, 2000
<i>Fagus grandifolia</i>	0.9834-1.0073	Batista <i>et al.</i> 1998
<i>Funama procumbens</i>	1.0446	Bengtsson, 1993
<i>Iriartea deltoidea</i>	0.9894-1.0166	Pinard, 1993
<i>Pinus palustris</i>	1.0117	Platt <i>et al.</i> 1998
<i>Phytelephas seemannii</i>	1.059	Bernal, 1998
<i>Quercus eduardii</i>	1.017-1.0227	Este estudio
<i>Quercus potosina</i>	1.006-1.0447	Este estudio
<i>Quercus rugosa</i>	1.0035	Bonfil, 1998
<i>Reinhardtia gracilis</i>	1.022-1.0663	Mendoza, 1994
<i>Trinax radiata</i>	1.0925-1.1492	Olmsted y Alvarez- Buylla, 1995

Por otro lado, los valores de λ sugieren que ni la perturbación (tala y ganadería), ni la exclusión tienen impacto sobre los parámetros demográficos, ni sobre la tasa de crecimiento poblacional de las dos especies. Los resultados apoyan lo sugerido por Minnich *et al.* (1993) de que los bosques de *Quercus* en Sierra Fría se están regenerando de manera natural. Challenger (1998) menciona que muchas especies de encinos de México, cuyas poblaciones han sido sometidas a eventos de perturbación antropogénica, tienen una buena respuesta de recuperación y amortiguamiento al disturbio. Nuestros resultados concuerdan con Challenger (*op. cit.*) ya que la tasa de crecimiento poblacional tanto de *Q. eduardii* como de *Q. potosina* muestran valores que no difieren estadísticamente entre el sitio perturbado y el no perturbado.

La Figura 1 muestra la comparación entre la estructura estable (EE) y la estructura inicial (EI) de tamaño que se obtuvieron para *Q. eduardii* y *Q. potosina* en cada una de las condiciones experimentales. En general, en todas las condiciones la mayor cantidad de individuos se agruparon en las dos primeras categorías (semillas y vástagos/plántulas), y las categorías siguientes están muy poco representadas. Estos resultados sugieren que las poblaciones de las dos especies se están regenerando de manera natural en el área de estudio. Cabe aclarar que la categoría 2, constituida por las plántulas y los vástagos está sobrestimada, ya que algunas plantas han sido consideradas como producidas clonalmente, sin tener la certeza de cuál fue su origen, es decir si provienen de una semilla o de un vástago. Es posible que las frecuencias esperadas en las estructuras proyectadas en el equilibrio sean un reflejo de lo que en realidad ocurre en la naturaleza, es decir, esperaríamos encontrar un mayor número de semillas y un menor número de brotes vegetativos.

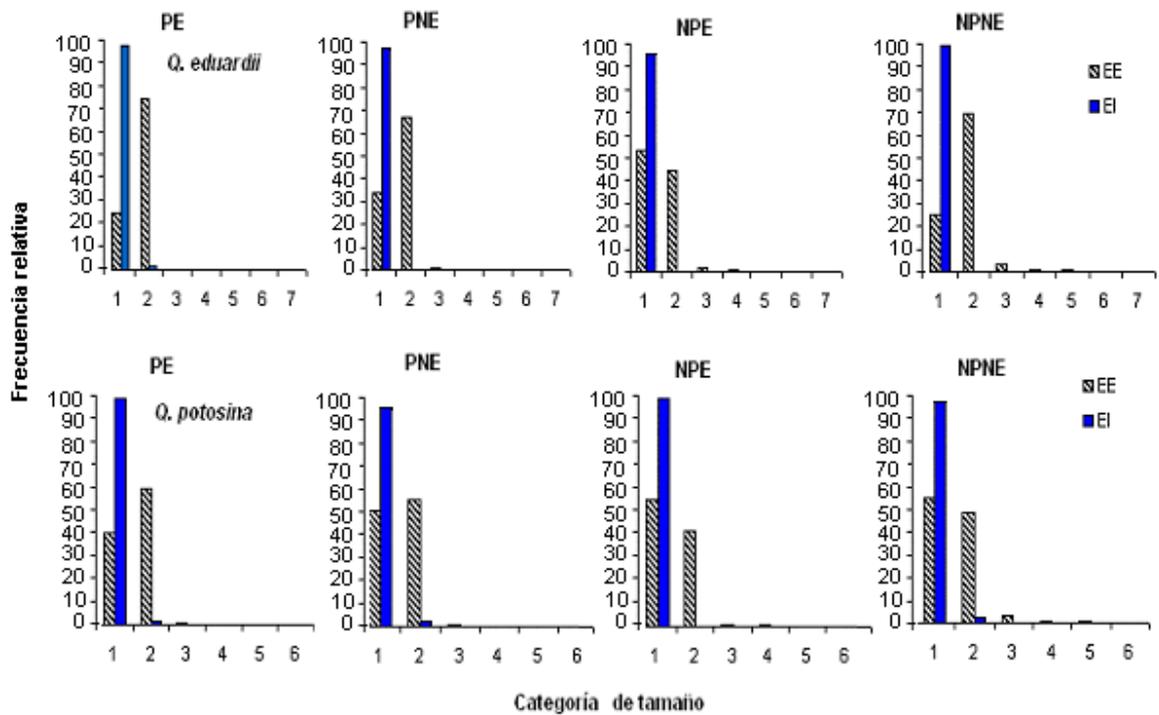


Figura 1. Comparación entre la estructura inicial (EI) y la estructura estable de tamaños (EE) de *Q. eduardii* y *Q. potosina* en los sitios: perturbado excluido (PE), perturbado no excluido (PNE), no perturbado excluido, (NPE), y no perturbado no excluido (NPNE).

Mediante pruebas de razones de verosimilitud (Zar, 1984), se hizo una comparación entre la estructura inicial y la estructura estable de tamaños de *Q. eduardii* y de *Q. potosina* en las cuatro condiciones. Los resultados de estas pruebas muestran que las estructuras iniciales y las estables de las dos especies son significativamente diferentes entre sí, tanto para las condiciones no perturbadas como las perturbadas (*Q. potosina*, sitio perturbado con exclusión $G=11.07$, $P<0.001$; sitio perturbado sin exclusión $G=12.01$, $P<0.001$; sitio no perturbado con exclusión $G=11.02$ $p<0.001$; sitio no perturbado sin exclusión $G=10.9$, $P<0.001$; *Q. eduardii*, sitio perturbado con exclusión $G=12.59$, $P<0.001$; sitio perturbado sin excluir $G=12.3$, $P<0.001$; sitio perturbado con exclusión $G=11.09$, $P<0.001$, sitio no perturbado sin exclusión $G=12.04$, $P<0.001$).

Con relación al valor reproductivo (v) la tendencia general que presentaron las poblaciones de *Q. eduardii* y *Q. potosina* es un aumento en el valor reproductivo con

el tamaño de los individuos. Los valores reproductivos más altos correspondieron a la categoría siete para *Q. eduardii* y a la seis para *Q. potosina* (Figura 2).

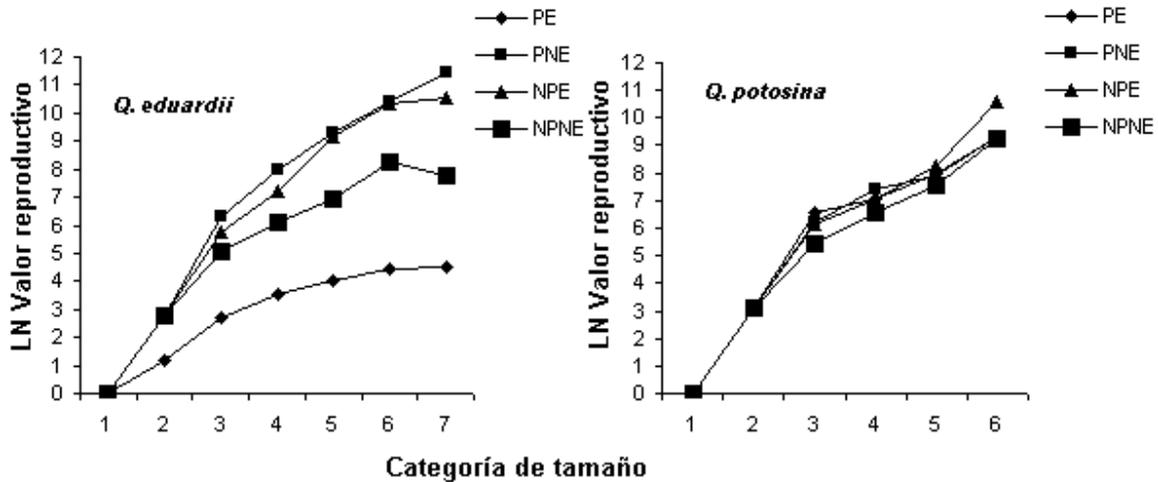


Figura 2. Valores reproductivos de *Q. eduardii* y *Q. potosina* en: (a) perturbado excluido (PE), (b) perturbado no excluido (PNE), (c) no perturbado excluido (NPE), (d) no perturbado no excluido (NPNE). El valor reproductivo de cada categoría se calculó después de ajustar el valor de la categoría 1 a 1.0.

El aumento en el valor reproductivo con la edad ha sido reportado para otras especies de plantas que presentan ciclos de vida complejos (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1995; Larson, 1992; Bonfil 1998). Asimismo, el valor reproductivo de las dos especies es muy similar entre los sitios. Estos resultados sugieren que la perturbación no tuvo efecto sobre el valor reproductivo de las dos especies.

El patrón de mortalidad es muy similar en las dos especies de encinos. La mortalidad fue mayor en la categoría de semilla (más del 90%) y posteriormente se mantiene en un valor similar para las categorías siguientes (alrededor del 10%, Figura 3).

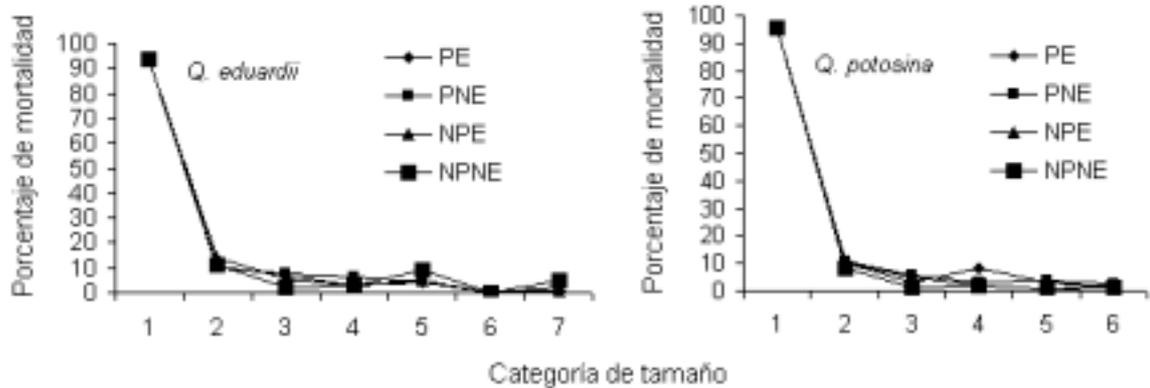


Figura 3. Porcentaje de mortalidad de *Q. eduardii* y *Q. potosina* en: perturbada excluida (PE), perturbada no excluida (PNE), no perturbada excluida (NPE), y no perturbada no excluida (NPNE).

Se observó que la causa más importante de mortalidad se debió a severos daños ocasionados al floema por individuos del género *Dendroctonus* en las parcelas estudiadas.

Las matrices de elasticidad se presentan en los Cuadro 9 y 10. Para las dos especies y para cada condición, la elasticidad en la permanencia es el parámetro que más contribuye a la tasa de crecimiento poblacional, y en segundo término, la elasticidad en el crecimiento (Figura 4), o que corresponde con lo reportado en la literatura para plantas de vida larga (Silvertown *et al.* 1993).

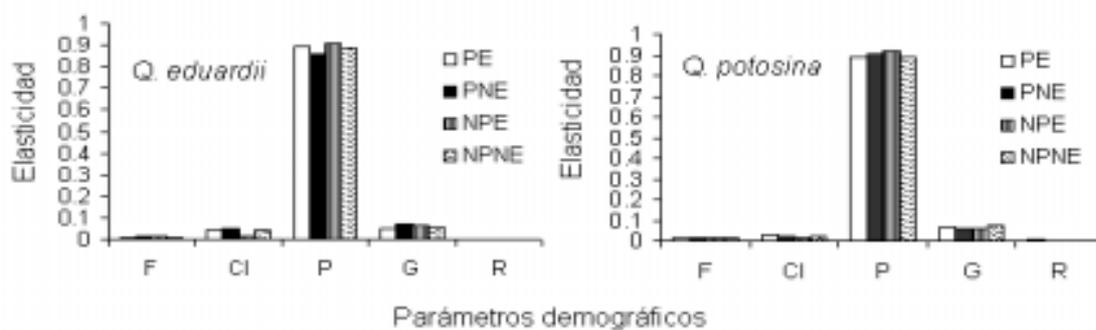


Figura 4. Elasticidad de los parámetros demográficos: fecundidad (F), clonalidad (CI, sobrevivencia (P), retroceso (R), y crecimiento (G) sobre la tasa de crecimiento poblacional de *Q. eduardii* y *Q. potosina* en: sitio perturbado excluido (PE), sitio perturbado no excluido (PNE), sitio no perturbado excluido (NPE), y sitio no perturbado no excluido (NPNE).

Cuadro 9. Matriz de elasticidad de *Q. eduardii* en: a) sitio perturbado excluido, b) sitio perturbado no excluido, c) sitio no perturbado excluido, y d) sitio no perturbado no excluido.

a)

	1	2	3	4	5	6	7
1	0	0	0	0	0.005	0.0005	0.004
2	0.01	0.451	0.0003	0.00005	0.00005	0.000006	0.000008
3	0	0.01	0.066	0.0002	0	0	0
4	0	0	0.01	0.122	0.0005	0	0
5	0	0	0	0.01	0.11	0	0
6	0	0	0	0	0.005	0.045	0
7	0	0	0	0	0	0.004	0.147

*Los coeficientes en negritas corresponden a valores combinados los cuales se describen a continuación: en a_{22} el 89.9% corresponde a sobrevivencia mientras que el 10.1% representa crecimiento clonal, en el a_{32} , el 26.47% corresponde al crecimiento clonal, mientras que el 73.53% es retroceso.

b)

	1	2	3	4	5	6	7
1	0	0	0	0.003	0.006	0.001	0.005
2	0.016	0.471	0.0004	0.00006	0.00002	0.000003	0.000002
3	0	0.016	0.093	0.0004	0	0	0
4	0	0	0.016	0.097	0.001	0.00008	0
5	0	0	0	0.014	0.096	0.0004	0
6	0	0	0	0	0.007	0.049	0
7	0	0	0	0	0	0.005	0.101

*Los coeficientes en negritas corresponden a valores combinados los cuales se describen a continuación: en a_{22} el 92.61% corresponde a la sobrevivencia mientras que el 7.39% representa crecimiento clonal, en a_{32} , el 14.5% es crecimiento clonal, y el 85.5% es retroceso.

c)

	1	2	3	4	5	6	7
1	0	0	0	0	0.003	0.002	0.008
2	0.012	0.145	0.0006	0.0002	0.00001	0.000007	0.000008
3	0	0.013	0.123	0.0004	0	0	0
4	0	0	0.013	0.182	0.0003	0	0
5	0	0	0	0.012	0.09	0	0
6	0	0	0	0	0.009	0.145	0
7	0	0	0	0	0	0.008	0.233

*Los coeficientes en negritas corresponden a valores combinados los cuales se describen a continuación: en a_{22} el 90.85% corresponde a valores de sobrevivencia, mientras que el 9.15% representa crecimiento clonal.

d)

	1	2	3	4	5	6	7
1	0	0	0	0	0	0.006	0.003
2	0.009	0.39	0.002	0.0005	0.0003	0.00005	0.00003
3	0	0.012	0.172	0	0	0	0
4	0	0	0.01	0.113	0.002	0	0
5	0	0	0	0.011	0.14	0.0007	0
6	0	0	0	0	0.01	0.078	0
7	0	0	0	0	0	0.003	0.037

* Los coeficientes en negritas corresponden a valores combinados los cuales se describen a continuación: en a_{22} el 92.38% corresponde a la sobrevivencia mientras que el 7.62% representa crecimiento clonal, en el a_{32} , el 78.94% es crecimiento clonal, y el 21.06% es retroceso.

Cuadro 10. Matriz de elasticidad de *Q. potosina* en: a) sitio perturbado excluido, b) sitio perturbado no excluido, c) sitio no perturbado excluido, y d) sitio no perturbado no excluido.

a)

	1	2	3	4	5	6
1	0	0	0	0	0.0005	0.0112
2	0.01175	0.3692	0.0003	0.0001	0.0001	0.00004
3	0	0.0123	0.078	0.0006	0	0
4	0	0	0.013	0.075	0.002	0
5	0	0	0	0.014	0.151	0.016
6	0	0	0	0	0.013	0.2472

*Los coeficientes en negritas corresponden a valores combinados los cuales se describen a continuación: en a_{22} el 91.54% corresponde a la supervivencia, mientras que el 8.46% representa crecimiento clonal, en el a_{32} , el 10.76% corresponde al crecimiento clonal, y el 89.24 % es retroceso.

b)

	1	2	3	4	5	6
1	0	0	0	0	0.004	0.0087
2	0.01241	0.2849	0.0005	0.0001	0.0001	0.00003
3	0	0.0132	0.111	0	0	0
4	0	0	0.013	0.133	0.001	0
5	0	0	0	0.014	0.208	0.0007
6	0	0	0	0	0.009	0.1862

*Los coeficientes en negritas corresponden a valores combinados los cuales se describen a continuación: en a_{22} el 92.61% corresponde a la supervivencia mientras que el 7.39% representa crecimiento clonal, en a_{32} , el 14.5% es crecimiento clonal, y el 85.5 % es retroceso.

c)

	1	2	3	4	5	6
1	0	0	0	0	0.003	0.0084
2	0.01151	0.1826	0.0003	0.0002	0.0001	0.000007
3	0	0.0122	0.095	0.0008	0	0
4	0	0	0.013	0.176	0.0009	0
5	0	0	0	0.012	0.285	0
6	0	0	0	0	0.008	0.191

* Los coeficientes en negritas corresponden a valores combinados los cuales se describen a continuación: en a_{22} el 93.3 % corresponde a la supervivencia mientras que el 14.5% representa crecimiento clonal.

d)

	1	2	3	4	5	6
1	0	0	0	0	0.006	0.0087
2	0.01437	0.2715	0.002	0.0003	0.0002	0.00005
3	0	0.0165	0.155	0.0007	0	0
4	0	0	0.016	0.121	0.001	0
5	0	0	0	0.016	0.214	0
6	0	0	0	0	0.009	0.1497

* Los coeficientes en negritas corresponden a valores combinados los cuales se describen a continuación: en a_{22} el 92.38 % corresponde a la supervivencia mientras que el 7.62% representa crecimiento clonal, en el a_{32} , el 78.94% es crecimiento clonal, y el 21.06 % es retroceso.

Con respecto a la elasticidad del crecimiento clonal y la reproducción sexual ambos valores fueron muy pequeños los cuales están por debajo de 0.1 en las dos especies. Silvertown *et al.*, (1993) reportan que la elasticidad de λ a cambios en la reproducción sexual en árboles y arbustos es de entre 0.0 y 0.0853, mientras que el crecimiento clonal es de 0.0 a 0.14. En *Q. eduardii* encontramos valores de elasticidad en la reproducción sexual entre 0.009 – 0.011, y en *Q. potosina* entre 0.00 y 0.009, mientras que las elasticidades en el crecimiento clonal fueron de entre 0.013 y 0.0457 para *Q. eduardii* y de entre 0.013 y 0.03 para *Q. potosina*.

La categoría que más contribuye a la tasa de crecimiento poblacional en las dos especies es la categoría dos de plántulas y/o rebrotes (Figura 5). Al provocar una alteración en la categoría dos en cualquiera de las dos especies se tendría un efecto significativo sobre la en tasa de crecimiento poblacional.

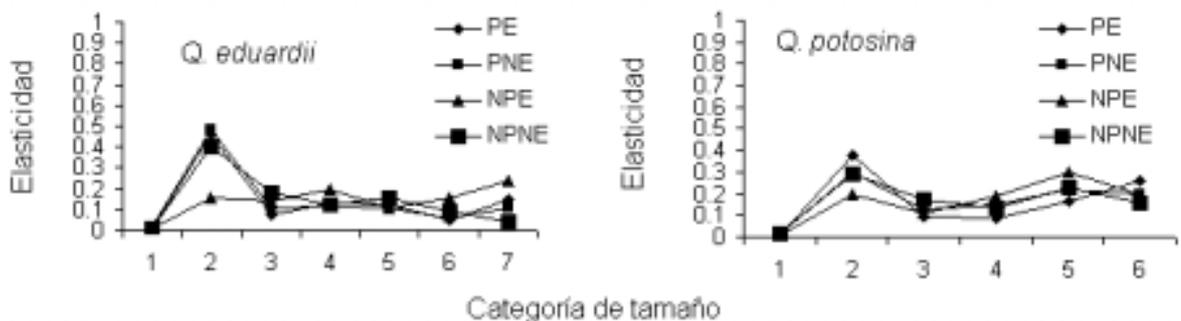


Figura 5. Importancia relativa de los parámetros demográficos en cada categoría de tamaño en *Q. eduardii* y *Q. potosina* en: perturbado excluido (PE), perturbado no excluido (PNE), no perturbado excluido (NPE), y no perturbado no excluido (NPNE).

Recomendaciones para la conservación y manejo

Sabiendo que el uso local de *Q. eduardii* y *Q. potosina* consiste en la extracción de leña de los individuos adultos estimamos un índice de cosecha (H)

para cada condición, los cuales se muestran en el Cuadro 11. Bajo la suposición de que una cosecha mantiene el mismo valor que el de la tasa de crecimiento poblacional predicha por el modelo matricial, los porcentajes de cosecha que se deben aplicar para mantener a las poblaciones de las dos especies en equilibrio son los que se muestran en el Cuadro 11.

Cuadro 11. Índice de cosecha (H) de *Q. eduardii* y *Q. potosina* en: sitio perturbado excluido (PE), sitio perturbado no excluido (PNE), sitio no perturbado excluido (NPE), y sitio no perturbado no excluido (NPNE).

Especie	PE	PNE	NPE	NPNE
<i>Q. eduardii</i>	1.7%	3.09%	2.21%	2.53%
<i>Q. potosina</i>	1.34%	0.63%	2.23%	4.3%

Las poblaciones de *Q. potosina* podrían soportar extracciones de entre 0.63% y 4.3%, mientras que para *Q. eduardii* los porcentajes varían entre 1.7% a 3.09% dependiendo de las condiciones de cada uno de los sitios. Por encima de estos valores, la extracción de árboles ocasionaría una disminución en la tasa de crecimiento poblacional de estas especies y por lo tanto, las pondría en un riesgo severo.

Asimismo, si pensáramos en la propagación de estas especies, tanto en condiciones naturales (*in situ*), como de vivero (*ex situ*), el estadio que presentó una menor elasticidad en las dos especies fue el de semilla. Esto sugiere que se podría hacer un mejor aprovechamiento de esta fase, para lo cual sugerimos colectas de semillas cuando éstas se encuentren disponibles, germinarlas en viveros y posteriormente introducir las plántulas en el campo.

Análisis genético

El análisis genético se llevó a cabo utilizando cinco oligonucleótidos por especie de los siete previamente seleccionados en el muestreo piloto (Cuadro 4).

Estos oligonucleótidos produjeron en total 38 bandas polimórficos para *Q. eduardii* y 26 para *Q. potosina* claramente detectables y reproducibles. La cantidad de bandas encontradas resultó similar a lo reportados para otras especies de la familia Fagaceae. Le Corre *et al.*, (1997) reportan 31 bandas polimórficas para *Q. petraea* y Huang *et al.* (1998) encontraron 22 bandas polimórficas para *Castanea dentata*.

Los niveles de variación genética que se calcularon con los estadístico de la heterocigosis esperada (H_e) y el porcentaje de loci polimórficos (P), así como el promedio para cada especie se muestran en el (Cuadro 12).

Cuadro 12. Heterocigosis (H_e) y porcentaje de loci polimórficos (P) por población y por especie encontradas en *Q. eduardii* y *Q. potosina*.

Especie	Población	N	H_e (\pm E. S.)	(%) de loci polimórficos
<i>Q. eduardii</i>	La araña	23	0.3323 (\pm 0.1466)	92.10
<i>Q. eduardii</i>	Ocote	29	0.3276 (\pm 0.1557)	94.73
<i>Q. eduardii</i>	Congoja	29	0.3232 (\pm 0.1353)	97.36
<i>Q. eduardii</i>	Sinai	32	0.3404 (\pm 0.1375)	97.36
<i>Q. eduardii</i>	Promedio	28	0.3286 (\pm 0.0081)	95.385 (\pm 2.18)
<i>Q. potosina</i>	La araña	24	0.4131 (\pm 0.092)	100.00
<i>Q. potosina</i>	Congoja	30	0.3444 (\pm 0.102)	100.00
<i>Q. potosina</i>	Sinai	30	0.3005 (\pm 0.159)	92.31
<i>Q. potosina</i>	Promedio	28	0.3530 (\pm 0.057)	97.44 (\pm 4.44)

La población de *Q. eduardii* que presentó el valor más alto de heterocigosis correspondió al Sinai ($H_e = 0.3404$), mientras que para *Q. potosina* el valor más alto lo encontramos en la población de la Araña ($H_e = 0.4131$). Los valores mas altos de loci polimórficos los encontramos en las poblaciones de la Congoja y del Sinai ($P = 97.36$) para *Q. eduardii* y en las poblaciones de La Araña ($P = 100\%$) y de La Congoja ($P = 100\%$) para *Q. potosina*. Al utilizar el índice de variación genética (P) utilizando la técnica de los RAPD's como marcadores moleculares, se tiende a sobreestimar este índice, por lo que los resultados deben interpretarse con cuidado (Williams *et al.* 1990).

Los valores de variabilidad genética que se encontraron en las poblaciones de *Q. eduardii* y *Q. potosina* resultaron, en la mayoría de los casos, son ligeramente mayores que los reportado en la literatura (Cuadro 13).

Cuadro 13. Cuadro comparativo de heterocigosis y porcentaje de loci polimórficos reportados para plantas con marcadores moleculares (isoenzimas y RAPD's).

Especie	Hs	% P	Marcador	Referencia
<i>Q. petraea</i>	0.233	-	RAPD's	Le Corre <i>et al.</i> 1997
<i>Castanea dentata</i>	0.167	59.7	RAPD's	Hongwen <i>et al.</i> 1998
Coníferas	0.17	52.0	Isoenzimas	Ledig, 1996
<i>Wyethia reticulata</i>	0.28	100	RAPD's	Ayres y Ryan, 1997
<i>Q. rubra</i>	0.115	-	Isoenzimas	Manos y Fairbrothers, 1987
<i>Q. vetulina</i>	0.102	-	Isoenzimas	Manos y Fairbrothers, 1987
<i>Q. chrysolepis</i>	0.443	88.56	Isoenzimas	Montalvo <i>et al.</i> 1998
<i>Q. margaretta</i>	0.216	73	Isoenzimas	Berg y Hamrick, 1994
<i>Q. laevis</i>	0.169	64	Isoenzimas	Berg y Hamrick, 1994
<i>Q. robur</i>	0.295	---	Isoenzimas	Streiff <i>et al.</i> 1998
<i>Q. eduardii</i>	0.328	95.385	RAPD's	Este estudio
<i>Q. potosina</i>	0.353	97.44	RAPD's	Este estudio

Hamrick *et al.* (1992), en una revisión bibliográfica, encontraron que los valores promedio de variación genética en plantas, utilizando los índices de heterocigosis esperada y porcentaje de loci polimórficos, fue de $H_e = 0.15$ y $P = 46.4\%$, respectivamente. Los valores encontrados en *Q. eduardii* y *Q. potosina* son más del doble de estos valores.

En lo que respecta a la diferenciación genética (θ) entre poblaciones, los valores calculados para cada uno de los loci, sus respectivos valores de Nm y el promedio de cada uno de estos dos índices con su error estándar se muestran en el (Cuadro 13). La diferenciación genética de *Q. eduardii* resultó ser de ($\theta = 0.1494$), mientras que la de *Q. potosina* fue 50% menor que la de *Q. eduardii* ($\theta = 0.078$). Ambas especies presentan valores semejantes a los encontrados en especies del género *Quercus*, 0.024 – 0.171 (Manos y Fairbrothers 1987; Berg y Hamrick; 1994; Le Corre *et al.* 1997; Montalvo *et al.* 1998; Streiff *et al.* 1999), en especies arbóreas de vida larga, 0.076, en especies polinizadas por viento 0.099 y en especies de estadios sucesionales tardíos, 0.101 (Hamrick y Godt, 1989). Los valores de θ encontrados para *Q. eduardii* y *Q. potosina* sugieren que existe un considerable flujo génico entre sus poblaciones, una selección homogeneizadora, y/o que la distancia

geográfica de las poblaciones no ha sido suficiente para crear una diferenciación genética entre las poblaciones (Hartl y Clark, 1989).

Cuadro 14. Valores de θ y Nm para cada locus para todas las poblaciones de *Q. eduardii* y *Q. potosina*.

Locus	<i>Q. eduardii</i>		<i>Q. potosina</i>	
	θ	Nm	θ	Nm
1	0.0258	5.30	0.061	1.71
2	0.126	0.974	0.0155	7.05
3	0.168	0.695	0.006	18.4
4	0.2263	0.4801	0.0895	1.13
5	0.0393	3.433	-0.0135	-8.341
6	0.0151	9.16	0.0151	7.24
7	0.0943	1.3489	0.0778	1.31
8	0.1515	0.7866	0.1831	0.495
9	0.0127	10.91	0.2529	0.328
10	0.1668	0.7015	0.07560	1.3586
11	0.0671	0.9526	0.2435	0.345
12	0.2093	0.53	0.127	0.7637
13	0.1480	0.8085	0.0261	4.14
14	0.4227	0.1918	0.0138	7.9404
15	0.0133	10.41	-0.0171	6.6088
16	0.1423	0.8465	0.0203	5.36
17	0.2118	0.522	0.0007	158.51
18	0.28	0.361	0.1785	0.511
19	0.2263	0.48	0.1541	.6099
20	0.1052	1.194	0.0745	1.380
21	0.0772	1.678	0.0308	3.49
22	0.0098	14.1911	0.0664	1.5622
23	0.0962	1.3195	0.0848	1.199
24	0.0684	1.91	0.0638	1.630
25	0.0549	2.4178	-0.0021	-53.02
26	0.1247	0.9858	0.26	0.316
27	0.2981	0.33		
28	0.0504	2.646		
29	0.0817	1.578		
30	0.1594	0.7406		
31	0.3126	0.3088		
32	0.1946	0.5812		
33	0.0841	1.5295		
34	0.0018	77.88		
35	0.3185	0.300		
36	0.355	0.255		
37	0.0413	3.26		
38	0.0093	14.96		
Promedio	0.1494 ± 0.0292	4.68	0.0787±0.0158	1.3007
Intervalo	0.1105 – 0.1891		0.0495 - 0.1104	

Es bien sabido que el flujo génico es una fuerza que tiene una gran influencia en la estructura genética poblacional, ya que determina el grado en que una población local es una unidad evolutiva independiente (Hart y Clark, 1989). Wright (1951) sugiere que cuando el valor de Nm es mayor a 1, el flujo génico es importante por lo que debe esperarse poca diferenciación genética entre poblaciones. Si el Nm es menor a 1, se esperaría que cada población evolucione independientemente. Se obtuvo una Nm promedio de 1.3 para *Q. potosina* y de 4.6 para *Q. eduardii*, lo que indica que existe flujo génico entre las poblaciones de cada especie.

Es probable que existan dos factores responsable del flujo génico: el viento (responsable de la dispersión del polen) presente una amplia área de acción y, las aves dispersoras de semillas que por la cercanía de las poblaciones no se les dificulte acceder a ellas.

El hecho que la prueba de Mantel no resultara significativa ni para *Q. eduardii* ($Z = 39.7$, $p = 0.75$, $r = 0.2532$), ni para *Q. potosina* ($Z = 1.84$, $p = 0.60$, $r = 0.476$), muestra que existe una relación directa entre las distancias genéticas y las distancias geográficas. Estos resultados indican que no existe un patrón de aislamiento por distancia en las dos especies, por lo que las distancias geográficas entre poblaciones no representan una barrera que permita una diferenciación genética entre las poblaciones (Wright, 1958).

Las relaciones genéticas (semejanzas o diferencias entre poblaciones) de *Q. eduardii* y *Q. potosina* se muestran en el siguiente fenograma, así como el número de replicas que sustentan cada nodo (Figs. 6 y 7).

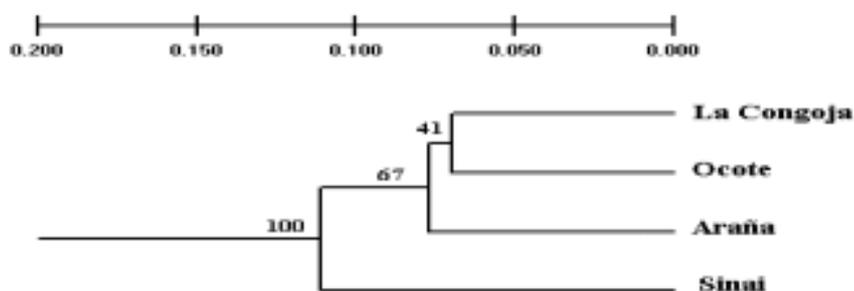


Figura 6. Fenograma (UPGMA) de las poblaciones de *Q. eduardii*.

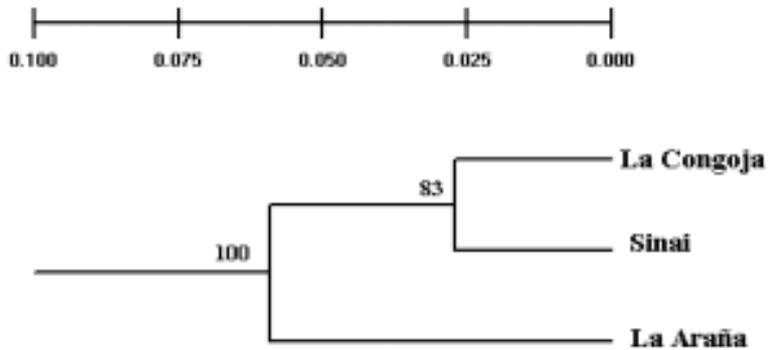


Figura 7. Fenograma (UPGMA) de las poblaciones de *Q. potosina*.

Análisis de la estructura clonal

Solo fue posible determinar la estructura clonal de *Q. eduardii*, debido a que en *Q. potosina* encontramos muchos alelos recesivos. Esto ha impedido que se visualizaran los productos de amplificación del ADN en más del 70% de los 94 individuos analizados, ya que para determinar la estructura clonal de una población es necesario que existan productos de amplificación en un 80 a 90% de los oligonucleótidos utilizados en los individuos seleccionados.

Se detectaron 56 genotipos únicos en *Q. eduardii* de la población del Sinai utilizando cuatro oligonucleótidos (con excepción de OPA-3) de los cinco seleccionados. Se encontraron 9 genets, los cuales se extienden aproximadamente entre 8 y 10 metros. Los estimadores de diversidad genotípica, medida como D fue de 0.982, mientras que el índice G/N resultó de 0.675. El primer valor nos indica que ningún genotipo domina en el área muestreada y que todos los genotipos son diferentes. El segundo estimador G/N nos sugiere que el 67.5% de la población se podría haber originado por la vía sexual, en contra del 32.5% reclutados vegetativamente. Este resultado sugiere que la recombinación sexual es un evento frecuente en *Q. eduardii*.

Al comparar los valores de diversidad genotípica (D) y la tasa de

descubrimiento genotípica (G/N) con otras especies del género *Quercus*, los valores de D se asemejan a los reportados por Berg *et al.* 1994 para *Q. margaretta* (D = 0.98) y para *Q. laevis* (D = 0.99). Sin embargo, el índice de descubrimiento genotípico fue de G/N=0.23 y 0.35, respectivamente, los cuales son relativamente inferiores al encontrado en este estudio.

Recomendaciones para la conservación y manejo

La información que se obtuvo en este trabajo sugiere que las poblaciones de *Q. eduardii* y *Q. potosina* en la zona natural protegida de Sierra Fría, Ags., no se encuentran ni genética ni demográficamente amenazadas. Los valores de variabilidad genética encontrados en las poblaciones de *Q. eduardii* y *Q. potosina* son relativamente altos comparados con los encontrados en otras especies de encinos. Además el flujo génico que hay entre las poblaciones de *Q. eduardii* y las de *Q. potosina* es considerable, lo que indica que estas poblaciones son básicamente una sola población.

Debido a la alta variación genética presente en las dos especies de encinos, con un buen muestreo de semillas colectadas en individuos saludables, se tendría una buena representación de los genomas de *Q. eduardii* y *Q. potosina*. En futuros proyectos de conservación y manejo un punto importante a considerar sería contar con un banco de semillas que se podrían destinar a viveros, con el fin de obtener plántulas que, en el futuro, se utilizaran para programas de reforestación.

LITERATURA CITADA

- Álvarez-Buylla, y E. R. Slatkin, M. 1991. Finding Confidence Limits on Population Growth Rates. *Trends in ecology and evolution*, **6**, 221-224.
- Álvarez-Buylla, y Martínez Ramos, M. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **56**, 121- 153.

- Álvarez-Buylla, y Olmsted, I. 1995. Sustainable Harvesting of Tropical Trees: Demography and Matrix Models of two Palm Species in Mexico. *Ecological Applications*, **5**, 484-500.
- Ayres, D. R. y Ryan, F. J. 1997. The clonal and population structure of a rare endemic plant. *Wyethia reticulata* (Asteraceae): allozyme and RAPD analysis. *Molecular Ecology*, **4**, 441-447.
- Batista, W. B. Platt, W. J. y Macchiavelli, R. E. 1998. Demography of a Shade-Tolerant Tree (*Fagus grandifolia*) In a Hurricane-Disturbed Forest. *Ecology*, **1**, 38-53.
- Bengtsson, K. 1993. *Fumana procumbens* on Oland-population dynamics of a Disjunct species at the northern limit of its range. *Journal of Ecology*, **81**, 745-758.
- Berg, E. y Hamrick, J. 1993. Regional genetic variation in Turkey Oak, *Quercus laevis*. *Canadian Journal of Forest. Research*, **23**, 1270-1274.
- 1994. Spatial and genetic structure of two Sandhills oaks: *Quercus laevis* and *Q. margaretta*. *American Journal of Botany*, **81**, 7-14.
- Bernal, R. 1998. Demography of the vegetable ivory palm *Phytelephas seemannii* in Colombia, and the impact of seed harvesting. *Journal of Applied Ecology*, **35**, 64-74.
- Bonfil, M. C. 1998. Dinámica poblacional y regeneración de *Quercus rugosa* implicaciones para la restauración de bosques de encinos. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Borchet, M. , Davis, F.W., Michaelsen., J. y Oyler, D. 1989. Interactions of factor affecting seedling Recruitment of blue oak *Quercus douglasii* in California. *Ecology*, **70**: 389-404.
- Caswell, H. 1989. Matrix population models. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. Primera edición. Conabio-UNAM-Sierra Madre. 846pp.
- Cochran, M.E. y Ellner, S. 1992. Simple methods for calculating age – based life history parameters for Stage Structured populations. *Ecological Monographs*, **62**: 345-364.
- Crow, J. F. y Aoki, K. 1984. Group Selection for a polygenic behavioral trait: Estimating the degree of population subdivision. *Proceedings. National Academia Science*, **81**, 6073-6077.

- Corre, V., Dumolin, S. y Kremer, A. 1997. Genetic variation at allozyme and RAPD loci in sessile oaks *Quercus Petraea* (Matt.) Liebl: The role of history and geography. *Molecular Ecology*, **6**, 519-529.
- De Kroon, H.A., Plaisier, A., Van Groenendael, J. y Caswell, H. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*, **67**, 1427-1431.
- De La Cerda, M. 1999. Encinos de Aguascalientes. Segunda Edición. U.A.A. Aguascalientes. 85pp.
- Ellstrand, C.N. y Roose, M.L. 1987. Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. *American Journal of Botany*, **74**, 123-131.
- Enright, N. J. 1982. The ecology of *Araucaria* species in New Guinea. III. Populations Dynamics of sample stands. *Australian Journal of Ecology*, **7**, 227-237.
- Hamrick, J.L. y Godt, M. J. W. 1989.. Allozyme diversity in plant species. En: A.D.H. Brown, M.T. Clegg, A.L. Kahler y B.S. Weir (eds), Plant populations genetics, breeding and genetic resources, pp 43-63. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Hamrick, J.L. Godt, M.J.W. y Sherman-Broyles, S.L. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests*, **6**, 95-124.
- Hartl, D.L. y Clark, A.G. 1989. Principles of Population Genetics. Second edition. Sinauer Associates. Sunderland, Mass.
- Hamrick, J.L. y Godt, M. J. 1996. Conservation Genetics of Endemic Plants Species. En: Avise, J. & Hamrick, J. Conservation Genetics: Case histories from nature. Chapman & Hall. New York. 512pp
- Hedrick, P. 1999. Genetics of populations. Second edition. Jones and Bartlett publishers. USA. 553pp.
- Hernández, A. y Ramírez, A. 1992. Efecto de tratamientos de manejo del sotobosque En la regeneración del encino, del A.E.F. Piedra Alta, San Luis Potosí. 239-252. En III Seminario sobre la utilización de encinos Linares, N.L. del 4 al 6 de noviembre de 1992. Memorias (Tomo I). Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León. 380pp.
- Huang, H. Dane, F. y Kubisiak, T. 1998. Allozyme and RAPD analysis of the genetic diversity and geographic variation in wild population of the American Chestnut (Fagaceae). *American Journal of Botany*, **85**, 1013-1021.

- Koenig, W. Knops, J. William, C., Stanback, M. y Mumni, R. 1994. Estimating Acorn crops using visual Surveys. *Canadian Journal of Botany*, **24**, 2105-2114.
- Valiente, L. y Álvarez-Buylla. 1994. Lambda. Programa para el análisis matricial.
- Lande, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science*, **241**, 1455-1460.
- Larson, J. 1992. Estudio demográfico de *Echeveria gibbiflora* DC. (Crasulaceae) en el pedregal de San Angel. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 119 pp.
- Ledig, F.T. 1996. Heterozygosity and fitness in outbreeding plants En: M. E. Soulé. Conservation biology. Sinauer Sunderland Massachusetts.
- Lefkovich, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrica*, **21**, 1-18.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and generalized approach. *Cancer research*, **27**, 209-220.
- Manos, P. y Fairbrothers, D. E 1987. Allozyme Variation in Populations of Six Northeastern American Red Oaks (Fagaceae: *Quercus* subg. *Erythrobalanus*). *Systematic Botany*, **12**, 365-373.
- Mendoza, A. M. 1994. Demografía e integración clonal en *Reinhardtia gracilis*, una palma tropical. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Menges, E.S. 1986. Predicting the future of rare plants population :demographic monitoring and modelling. *Natural Areas Journal*, **6**, 13-25.
- 1990. Population viability analysis for an endangered plant. *Conservation Biology*, **4**, 52-62.
- Miller, M. P. 1997. Tools for populations genetic analyses (TFPGA) 1.3: A window program for the analyses of allozyme and molecular population genetic data computer software distributed by author.
- Minnich, R. Sosa, J. Franco, E. Barry, J. y Siqueiros, M. E. 1993. Reconocimiento preliminar de la vegetación y de los impactos de actividades humanas en la Sierra Fría, Aguascalientes, México. Investigación y Ciencia. U.A.A., México.

- Montalvo, A., Conard, S.G., Thompson, M. y Hodgskiss, P.D. 1997. Population Structure, Genetic Diversity, and Clone Formation in *Quercus Chrysolepsis* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, **84**,1553-1564.
- Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, **89**, 583-590.
- Nixon, K.C. 1993. The Genus *Quercus* in México. En: Ramamoorthy, T. R., Bye, R., Lot, A., y Fa, J. 1993. Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution. Oxford University Press. 812pp.
- Platt, W.J. Evans, G. W. y Rathbun, S. L. 1988. The population Dynamics of a Long-Lived Conifer (*Pinus palustris*). *The American Naturalist*, **4**,491-525.
- Pielou, E.R. 1969. An introduction to mathematical ecology. Wiley - Interscience, New York.
- Pinard, M. A. 1993. Impacts of stem harvesting on populations of *Iriartea deltoidea* (Palmae) in an extractive reserve in Acre, Brazil. *Biotropica*, **25**, 2-14.
- Qiagen.1999. DNeasy Plant Mini Kit. Qiagen.
- Rzendowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México. 431pp.
- Schemske, D.W. Husband, M.H. Ruckehaus, C. Goodwillie, I. Parker, M. y Bishop, J. G. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and Endangered plants. *Ecology*, **75**, 584-606.
- SEDES. 1993. Estudio para la declaratoria de la " Sierra Fría" como Zona Natural Protegida (Tomo I y II). SEDES. Aguascalientes. 185 pp.
- SEMARNAP. 1996. Informe anual de aprovechamiento para el estado de Aguascalientes.
- Silvertown, J. Franco, M., Pisanty, I. y Mendoza, A. 1993. Comparative Plant demography. Relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology*, **81**, 465- 476.
- Slatkin, M. 1994. Gene flow and population structure. En: Real, L. ed. Ecological Genetics. Princeton University Press. USA.
- Sokal, R. R. y Rohlf. 1995. Biometry. Third edition. W. H. Freeman. USA.
- Streiff, R. T. Labbe., R. Bacilieri, H. Steinkellner., Glossl., J. y Kremer, A.1998. Whithin - popilation genetic structure in *Quercus robur* L. and *Quercus petraea*

- (Matt.) Liebl. Assesed with isozymes and microsatellites. *Molecular Ecology*, **7**, 317-328
- Thadani, R. y Ashton, P. 1995. Regeneration of banj oak (*Quercus leucotrichophora* A. Camus) in the Central Himalaya. *Forest Ecology and Management*, **78**, 217-224.
- Usher, M.B. 1976. Extensions to models used in renewable resource management which incorporate an arbitrary structure. *Journal of Enviromental Management*, **4**, 140-142.
- Weir, B.C., Cockerham, C.C. 1984. Estimating F-Static for the analysis of population structure. *Evolution*, **38**: 1358-1370.
- West, C.1995. Sustainability of *Beilschmiedia tawa*-dominated Forest in New Zealand: Population Predictions Based on Transition Matrix Model Analysis. *Australian Journal of Botany*, **43**, 51-71.
- Williams, J. G.K. , M. K. Hanafey, J. A. Rafalski y S. V. Tingey. Genetic Analysis using random polymorphic DNA markers. *Methods in Enzimology*, **128**, 704-740
- Wright, S. 1951.The genetic structure of populations. *Ann. Eugen*, **15**, 322:354.
- Zabala, F. 1990. Los encinos mexicanos: un recurso desaprovechado. *Ciencia y Desarrollo*. Nov-Dic. 43-51.
- 1992. Consideraciones ecológicas del los encinos del Parque Nacional El Chico, Hidalgo. 98-112. En: III Seminario sobre la utilización de Encinos, Linares, N.L. del 4 al 6 de noviembre de 1992. Memorias (Tomo I). Facultad de Ciencias Forestales.Universidad Autónoma de Nuevo León. 389pp.
- 1997. Plántulas y rebrotes en la regeneración de encinos en la Sierra de Pachuca Hidalgo. *Agrociencia*, **31**,: 323-329.
- Zar, J. 1984. Bioastatistical Analysis. 2nd edition. Prentice Hall, New Jersey. pp 719.
- Zuidema, P. 2000. Demography of exploited tree species in the Bolivian Amazon. Tesis de Doctorado. Universidad de Ultrech, Países Bajos. 236pp.