



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA**

**“ECOLOGÍA, MANEJO Y CONSERVACIÓN DE
Quercus potosina Y *Q. eduardii* (Fagaceae) EN SIERRA
FRÍA, AGUASCALIENTES”**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS**

P R E S E N T A

CECILIA LIANA ALFONSO CORRADO

**DIRECTORA DE TESIS:
DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA**

MÉXICO, D.F.

Diciembre de 2004



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.

RECONOCIMIENTO

Este trabajo fue financiado con el apoyo de los proyectos CONABIO L-210 de Ana Mendoza, Papiit-DGAPA IN-21100 de Ana Mendoza y Daniel Piñero.

Agradezco a los miembros de mi comité tutorial: Dr. Daniel Piñero y Dr. Jorge Campos, por guiarme durante el desarrollo de la tesis.

Para: Ricardo y Luis Roberto mis dos grandes amores,

Aída mi abuela

ÍNDICE DE CONTENIDO

1. RESUMEN	1
2. ABSTRACT	3
3. INTRODUCCIÓN GENERAL	5
3.1 Introducción.....	6
3.2 Objetivos.....	13
3.3 Descripción del área de estudio.....	15
3.4 Descripción de las especies.....	17
4. Capítulo 1.- DEMOGRAFÍA Y ECOLOGÍA	19
Demography and Management of two clonal oaks: <i>Quercus eduardii</i> and <i>Q. potosina</i> (Fagaceae) in central Mexico.....	20
5. Capítulo 2.- GENÉTICA	60
Clonal and genetic structure of two Mexican oaks: <i>Quercus eduardii</i> and <i>Quercus potosina</i> (Fagaceae).....	61
6. DISCUSIÓN GENERAL	76
6.1 Ecología y genética.....	77
6.2 Manejo y conservación.....	81
7. CONCLUSIÓN	86
8. BIBLIOGRAFÍA	87
9. AGRADECIMIENTOS	96
10. APÉNDICE	98
10.1 Apéndice 1.....	99
10.2 Apéndice 2.....	100
10.3 Apéndice 3.....	108

1. RESUMEN

Quercus eduardii y *Q. potosina* son dos especies de encinos clonales endémicas de México, y un elemento arbóreo dominante de la zona natural protegida de Sierra Fría, en Aguascalientes. En Sierra Fría, estas especies han estado sujetas a intensas explotaciones forestales y a ganadería extensiva, lo cual ha fragmentado sus poblaciones. Las dos especies regeneran sus poblaciones combinando la reproducción sexual (bellotas) y crecimiento clonal (rebrotos), sin embargo, se ha sugerido que sus poblaciones se mantienen predominantemente por crecimiento clonal. En el presente estudio se describe la demografía y la diversidad genética, de *Quercus eduardii* y *Q. potosina*. La combinación de aspectos demográficos y genéticos en este trabajo permitió evaluar los efectos directos de la perturbación antropogénica sobre la tasa de crecimiento poblacional y los mecanismos de regeneración (sexual vs. clonal) de las poblaciones 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 el área natural protegida de Sierra Fría. Se utilizaron matrices de proyección lineal, periódicas y estocásticas para evaluar el comportamiento demográfico de las poblaciones y estimar diferentes escenarios de manejo. Por otro lado, se utilizó el marcador molecular RAPD's (random amplified polymorphic DNA) como herramienta para evaluar la estructura genética y clonal. Los resultados obtenidos en este estudio, muestran que las intensidades de explotación forestal y la ganadería practicadas en Sierra Fría, no han afectado el crecimiento poblacional de *Quercus eduardii* y *Q. potosina*. El análisis genético comprueba que el reclutamiento en ambas especies, ocurre por medio de reproducción sexual

(semillas) y por crecimiento clonal (producción de rebrotes). Se sugiere que los reclutamientos sexuales, presentan una estrategia de reclutamiento frecuentes, pero que ocurren de manera espaciada en el tiempo, debido a una variación temporal en la producción de bellotas (normal masting). La evidencia demográfica y genética, hizo posible plantear recomendaciones de manejo silvícola para las dos especies de encinos. La estrategia de manejo, propuesta incorpora la extracción de un porcentaje reducido de individuos adultos (entre 2 al 5%) sin afectar la tasa de crecimiento poblacional de *Q. eduardii* y *Q. potosina*, y propone un período de 50-60 años sin realizar manejo si el porcentaje de extracción recomendado es excedido.

2. ABSTRACT

Quercus eduardii and *Q. potosina* are two species of clonal oaks endemic to Mexico and are the most important trees in the nature reserves of Sierra Fría in Aguascalientes. In Sierra Fría, these species have been subject to intense logging exploitation as well as extensive grazing, which have fragmented their populations. These two species regenerate their populations through a combination of sexual reproduction (acorns) and clonal growth (root suckers), however, it has been suggested that their populations are predominantly maintained by clonal growth. This study describes the demographics and the genetic diversity of *Quercus eduardii* and *Q. potosina*. The combination of demographic and genetic aspects in this study permitted the evaluation of the direct effects of anthropogenic disturbances on the population growth rates and the mechanisms of regeneration (sexual vs. clonal) for these populations in order to give recommendations that can, in the near future, generate conservation and management projects for the *Q. eduardii* and *Q. potosina* forests in the nature reserves of Sierra Fría. Linear, periodic and stochastic matrices were used to evaluate the demographic behavior of the populations and to predict the results of different management strategies. RAPD (random amplified polymorphic DNA) molecular markers were also used as a tool for evaluating the genetic and clonal structures. The results obtained from this study show that the level of logging exploitation and the grazing practiced in Sierra Fría, has not affected the population growth of *Quercus eduardii* or *Q. potosina*. The genetic analysis shows that recruitment in both species occurs through sexual reproduction (seeds) and through clonal growth (production of root suckers). It suggests that sexual recruitment uses a strategy of frequent

recruiting, which occurs in a spaced out manner over time, due to temporal variations in acorn production (normal masting). The demographic and genetic evidence made it possible to present recommendations for the silvic management of the two species of oaks. The proposed management strategy incorporates the extraction of a reduced percentage of adult individuals (between 2% and 5%) without affecting the population growth rate of *Q. eduardii* and *Q. potosina*, and suggests a period of 50-60 years without any management if the recommended extraction percentage is exceeded.

3. INTRODUCCIÓN GENERAL

3.1 INTRODUCCIÓN

Quercus L. (encinos, robles) es el género más grande de la familia Fagaceae con aproximadamente 500 especies (Rogers & Johnson 1998), distribuidas principalmente en regiones templadas y subtropicales del hemisferio norte (Nixon 1998; Rogers & Johnson 1998). A nivel mundial, el género *Quercus* se divide en dos subgéneros (*Cyclobalanopsis* y *Quercus*). El subgénero *Cyclobalanopsis*, está restringido exclusivamente a Asia y Malasia, mientras que el subgénero *Quercus* presenta una distribución amplia en América, Europa y Asia. Este subgénero está dividido en cinco secciones de las cuales tres: *Quercus* (encinos blancos), *Lobatae* (encinos rojos) y *Protobalanus* (encinos intermedios), están presentes en México (Nixon 1993). México es considerado el centro de diversificación del género con alrededor de 150-200 especies (Rzendowski 1981; Nixon 1998), de las cuales aproximadamente 115 son endémicas (González-Rivera 1993).

La colonización del género *Quercus* en México data de hace unos 35 millones de años, se cree que los encinos ingresaron a México vía Sierra Madre Oriental proveniente de los Apalaches (Martin & Harrell 1957, citado en Challenger 1998, p. 540). No obstante, la diversificación y extensión del género ocurrió a partir de finales del Terciario cuando el clima se volvió frío y seco (Nixon 1998). La actividad volcánica y la formación de cadenas montañosas en este período geológico crearon una heterogeneidad orográfica, una diversidad climática y una diversidad edáfica única que favoreció la diversificación a través del aislamiento de poblaciones y subsiguiente especiación (Axelrod 1983)

Los encinos son el grupo taxonómico que, junto con los pinos, son los árboles más representativos de las regiones templadas montañosas de México (Rzendowski 1981; Challenger 1998). Se distribuyen como masas puras o

asociados con diversas especies de pinos, con las cuales, comparten afinidades ecológicas. A este tipo de bosque se conoce como bosque de pino-encino (de la Cerda 1999). La distribución de este grupo de plantas está localizada entre los límites altitudinales de 1200 a 3000 msnm, que corresponde a la mayor parte de la zona montañosa templada de México, y ocupan un área aproximada de 9×10^6 ha (Mansera et al. 1997).

La investigación del género *Quercus* en México es escasa y ha sido dirigida principalmente a aspectos taxonómicos (Villareal 1986; Valencia 1989; Zavala-Chávez 1990; Vázquez-Villagran 1992; González-Rivera 1993; de la Cerda 1999). Sin embargo, los estudios dirigidos a aspectos sobre ecología (Quintana-Ascencio 1989; Müller-Using 1994; Zavala-Chávez & García-Moya 1997; Bonfil 1998; Cabrera-García et al. 1998; Bonfil & Soberón 1999), genética (Tobar 2004), manejo (Muller-Using 1994; Moreno-Gómez et al. 1995; Bonfil 1998; Park 2001) y conservación (Müller-Using 1994; Bonfil 1998) son escasos, por lo que existe poca información sobre la ecología del género en México.

La escasa información que existe del género *Quercus* en nuestro país, es una limitante cuando necesitamos proponer acciones que frenen el deterioro ecológico en este tipo de vegetación. En México, 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, así como uso ornamental y como alimento (i.e. para humanos y ganado) (Reyes & Gama-Castro 1995; Nixon 1998). Diversos autores han sugerido que los asentamientos humanos, la ganadería y la explotación forestal (tala) son los principales factores antropogénicos responsables del disturbio en

las especies del género *Quercus* (Rzendowski 1981; Zavala-Chávez 1990; Reyes & Gama-Castro 1995; Bonfil 1998; Challenger 1998). De acuerdo con Rzendowski (1981), los bosques de encinos localizados en terrenos bajos o poco escarpados han sido eliminados o severamente fragmentados a causa de asentamientos humanos, mientras que en terrenos más abruptos la ganadería y/o la explotación forestal, son las principales causas de perturbación antropogénica. Por otro lado, el impacto de la explotación forestal puede variar dependiendo del tipo de terreno y de la intensidad de la misma (Bonfil 1998), erradicando en casos extremos la totalidad de los bosques de encinos, mientras que el sobrepastoreo puede ser un factor que contribuye a graves problemas de erosión (SEDESOL 1993; Reyes & Gama-Castro 1995; Bonfil 1998; Challenger 1998), a la degradación del sotobosque (Reyes & Gama-Castro 1995; Bonfil 1998), y a una escasa o falta de regeneración en las poblaciones de encinos (Hernández-Reyna & Ramírez-García 1995; Zavala-Chávez & García-Moya 1997; Bonfil 1998; Bonfil & Soberón 1999). Sin embargo, la falta de estudios ecológicos formales que evalúan el efecto de disturbios antropogénicos en poblaciones de encinos, limita nuestra comprensión del comportamiento biológico de estas especies e impide establecer las estrategias de conservación, restauración y/o manejo adecuadas, ya sea a corto, mediano o largo plazo.

La regeneración natural de especies de encinos varía dependiendo del tipo de disturbio (Malanson & Trabaud 1988; Zavala-Chávez & García-Moya 1997; Papatheodorou et al. 1998), hábitat, y de sus características reproductivas (Zavala-Chávez & García-Moya 1997; Larsen & Johnson 1998). Muchas especies de encinos basan la regeneración de sus poblaciones en la

producción de nuevos individuos a través de semillas, por propagación vegetativa o una combinación de ambas. La regeneración por semilla es escasa o puede estar ausente en las especies del género *Quercus* (Zavala-Chávez 1995; Zavala-Chávez & García-Moya 1997).

Este fenómeno parece ser común al género y frecuentemente es reportado en la literatura en estudios realizados en Asia, América del norte y Europa. Factores como la depredación de bellotas y plántulas (Borchert et al. 1989; Thadani & Ashton 1995; Gómez et al. 2003; Li & Zhang 2003), sitios no favorables para el establecimiento de plántulas (Borchert et al. 1989; Negi et al. 1996, Larsen & Johnson 1998; Vetaas 2000), variación entre años en la producción de bellotas (mast seeding, Sork et al. 1993; Kelly 1994; Negi et al. 1996; Zavala-Chávez & García-Moya 1997; Kelly & Sork 2002), y sobrepastoreo (Hernández-Reyna & Ramírez-García 1995; Thadani & Ashton 1995; Zavala-Chávez & García-Moya 1997) han sido sugeridos como los principales factores ecológicos responsables del bajo establecimiento por vía sexual. En cambio, la regeneración por crecimiento clonal se ha asociado a especies cuyas poblaciones habitan ambientes áridos o semiáridos (Muller 1951; Larsen & Johnson 1998; Papatheodorou et al. 1998) o en hábitats vinculados con diversos disturbios antropogénicos, por ejemplo fuego (Rao et al. 1990; Malanson & Trabaud 1988), sobrepastoreo (Rao et al. 1990; Malanson & Trabaud 1988; Hernández-Reyna & Ramírez-García 1995; Papatheodorou et al. 1998) y explotación forestal (Rao et al. 1990; Hernández-Reyna & Ramírez-García 1995).

La intensidad y frecuencia de los disturbios en poblaciones de especies de encinos clonales, pueden influir en la estructura genética de las poblaciones

al afectar la frecuencia de la producción de rebrotes y en la distribución espacial de clones (Montalvo et al. 1997). En especies de encinos, se desconoce el tiempo que los rebrotes vegetativos permanecen conectados al árbol padre, sin embargo, éstos pueden formar grupos con distribuciones espaciales agregadas (Berg & Hamrick 1994; Montalvo et al. 1997) o distribuciones espaciales con clones ampliamente distribuidos (Mayes et al. 1998). La extensión de los clones, puede tener efectos importantes en la estructura genética espacial, en la fecundidad (producción de frutos y semillas), e implicaciones en las estrategias de manejo y conservación de las especies (Montalvo et al. 1997; Charpentier et al. 2000; Xie et al. 2001; Chung et al. 2002; Clark-Tapia 2004). De la misma forma, las especies que combinan ambas estrategias reproductivas (sexual y clonal) pueden mostrar una contribución diferente en la producción y en el reclutamiento de la progenie, que puede variar en respuesta a factores ecológicos y/o genéticos, limitando a una u otra de las estrategias reproductivas (Mandujano et al. 2001; Eckert 2002; Clark-Tapia 2004).

Diversos estudios sugieren que la distribución espacial agregada de clones, puede tener efectos similares a los de aislamiento por distancia producto de un flujo génico restringido (polen o semillas) en la estructura genética espacial (Montalvo et al. 1997; Clark-Tapia 2004). Lo anterior debido a que la similitud genética entre pares de individuos se incrementa, cuando los ramets (individuos genéticamente idénticos) de un mismo genets o clon (individuo producto de reproducción sexual) se encuentran agregados. Por lo tanto, las estrategias de conservación en una especie clonal van a variar

dependiendo del tamaño y del patrón espacial de los clones (Xie et al. 2001; Clark-Tapia 2004).

Quercus eduardii y *Q. potosina* son dos especies de encinos endémicos de México (González-Rivera 1993). Su distribución comprende una diversidad de hábitats heterogéneos a lo largo de cadenas montañosas de la zona centro-norte de México, en particular en los estados de Aguascalientes (de la Cerda 1999), Durango, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Nuevo León, San Luis Potosí, Querétaro y Zacatecas (Villareal 1986; González-Rivera 1993). En el estado de Aguascalientes *Q. eduardii* y *Q. potosina* son el elemento arbóreo dominante de la zona natural protegida de Sierra Fría, formando encinares con *Q. sideroxyla*, *Q. grisea* y *Q. rugosa*, o compartiendo la dominancia con especies del género *Pinus* y *Juniperus deppeana* (SEDES0 1993; de la Cerda 1999). Las dos especies regeneran sus poblaciones combinando la reproducción sexual (producción de bellotas) y crecimiento clonal con lo cual incorporan nuevos individuos a la población a través de la raíz (Minnich et al. 1994). El crecimiento clonal produce rebrotes durante todo el año y puede formar agrupamientos de clones. Contrariamente la producción de bellotas varía de cero a miles entre años y el establecimiento de plántulas, producto de bellota, es escaso o está ausente.

En Sierra Fría, estas especies estuvieron sujetas a intensas explotaciones forestales hasta las décadas de 1920 a 1950 y a la ganadería extensiva durante la segunda mitad del siglo XX (SEDES0 1993; Minnich et al. 1994). Fotografías áreas tomadas en 1942 muestran grandes claros en los bosques de encinos producto de la explotación forestal. Sin embargo, fotografías tomadas en décadas posteriores mostraron una regeneración de los

bosques de encinos en Sierra Fría, que sugiere una aparente recuperación, al menos parcial de los bosques (Minnich et al. 1994). No obstante, existen diversas áreas en Sierra Fría con graves problemas de erosión, en donde los bosques presentan severos disturbios. *Q. eduardii* y *Q. potosina* juegan un papel ecológico regional relevante en el estado de Aguascalientes, debido a que estas especies, representan el 90% de los bosques templados del estado (SEDES0 1993; de la Cerda 1999). Estos bosques desempeñan múltiples funciones en el estado, por ejemplo sostienen el mayor reservorio de flora y fauna de la entidad y favorecen además, la captación de agua con lo que se previene la desecación de pozos y presas (SEDES0 1993). En la actualidad, *Q. eduardii* y *Q. potosina* son utilizadas por la población local, para obtener leña, carbón, además de ser utilizadas para la construcción de postes y como uso ornamental.

Los antecedentes anteriores hacen de *Q. eduardii* y *Q. potosina* dos especies ecológicamente importantes para el estado de Aguascalientes, por lo que es necesario evaluar los efectos de las distintas actividades antropogénicas y el grado de perturbación en que se encuentran sus poblaciones. Estas dos especies de encinos son además un sistema biológico interesante, ya que son especies de larga vida que presentan crecimiento clonal y una reproducción sexual esporádica. Los estudios de índole ecológico-genética en encinos clonales son escasos, y más aún en especies de encinos mexicanos. Nuestro conocimiento actual de la ecología y genética de poblaciones, así como estrategias de manejo en especies del género es muy limitado.

En este trabajo se planteó combinar aspectos demográficos y genéticos con la finalidad de evaluar las condiciones poblacionales de *Q. eduardii* y *Q. potosina*, 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 el área natural protegida de Sierra Fría, así como también, ampliar y aportar información básica sobre ecología y genética del género *Quercus* en México.

3.2 Objetivos

Para la realización de este trabajo se plantearon los siguientes objetivos:

- 1.- Determinar la tasa de crecimiento poblacional (?) de *Q. eduardii* y *Q. potosina* en áreas perturbadas (sujetas a extracción de madera y a ganadería) y áreas no perturbadas (donde la tala y ganadería han estado ausentes durante 40 a 60 años).
- 2.- Evaluar el papel de la reproducción sexual vs. crecimiento clonal en la dinámica poblacional de estas especies.
- 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 estructura genética y diversidad clonal de estas especies.
- 5.- Proponer estrategias para el manejo y conservación de *Q. eduardii* y *Q. potosina*.

Esta tesis se realizó siguiendo dos líneas de investigación: una demográfica usando matrices de proyección lineal, periódicas y estocásticas y una de genética de poblaciones utilizando marcadores moleculares (RAPD's) como herramienta para el estudio de la genética de poblaciones. Se incorporaron los modelos periódicos y estocásticos con la finalidad de explorar y evaluar el efecto de la variación espacio-temporal del ambiente sobre el comportamiento demográfico de las poblaciones y con diferentes escenarios de manejo. En este estudio, cada línea de investigación constituye un capítulo, los cuales se describen a continuación:

Capítulo 1.- Demography and management of two clonal oaks: *Quercus eduardii* and *Q. potosina* (Fagaceae) in central Mexico. El objetivo de este capítulo es evaluar los efectos de la explotación forestal y la ganadería en la dinámica poblacional de dos especies de encinos clonales en la zona natural protegida de Sierra Fría en el estado de Aguascalientes, así como evaluar el papel que la reproducción sexual vs el crecimiento clonal tienen en la dinámica poblacional de las dos especies. La información obtenida en este capítulo permitirá recomendar regímenes de cosecha que permitan mantener la tasa de crecimiento poblacional en, o por encima del valor de equilibrio.

Capítulo 2.- Clonal and genetic structure of two Mexican oaks: *Quercus eduardii* and *Quercus potosina* (Fagaceae). El objetivo de este capítulo es determinar los niveles de diversidad genética y clonal de las dos especies a un nivel regional, describir la estructura espacial de los clones y evaluar la estructura genética de poblaciones en *Q. eduardii* y *Q. potosina*.

3.3 Descripción del área de estudio

El área de estudio se encuentra localizada en la zona natural protegida de Sierra Fría, en el margen occidental del estado de Aguascalientes. Es una cordillera situada al sur de la Sierra Madre Occidental, de la cual forma parte (22° 0' - 22° 15' N y 102° 30' - 102° 40' W) y, bordeada por fallas geológicas (Fig. 1).

De acuerdo con el sistema de clasificación de Köppen modificado por García (1988), el clima del área de estudio corresponde a C(w1)b(e)g templado subhúmedo, con lluvias en verano. Debido al monzón de Norteamérica presenta una temperatura entre -3° C y 18° C (SEDESO 1993) y un promedio anual de precipitación de aproximadamente 600 mm (Siqueiros 1989), aunque también encontramos en las partes bajas de Sierra Fría clima semiárido, semicálido correspondiente a Bs1kw (e) con una temperatura promedio anual de 17° C (SEDESO 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 (Minnich et al. 1994). Los bosques templados se distribuyen ampliamente en toda Sierra Fría, en una superficie de 55,565.1 ha sobre las superficies de mesetas, laderas y cañadas, se trata principalmente de bosques de encinos o asociaciones de encinos con otras especies (SEDESO 1993). Los encinos están representados por 14 especies (de la Cerda 1999). Se distinguen entre las especies más abundantes de estos bosques, a menor altitud (desde los 1,900 msnm) *Quercus resinosa* o encino roble, a mayores altitudes (arriba de los 2,200) predominan *Q. potosina*,

Q. eduardii, *Q. grisea*, *Q. sideroxyla* y *Q. rugosa*. En menor abundancia *Q. chihuahuenses*, *Q. microphylla*, *Q. coccolobifolia*, localizados preferentemente en laderas pedregosa. En los límites del matorral subtropical se observan *Q. uxoris*, *Q. gentryi* y *Q. laurina*, que también son escasos (SEDESO 1993; de la Cerda 1999).

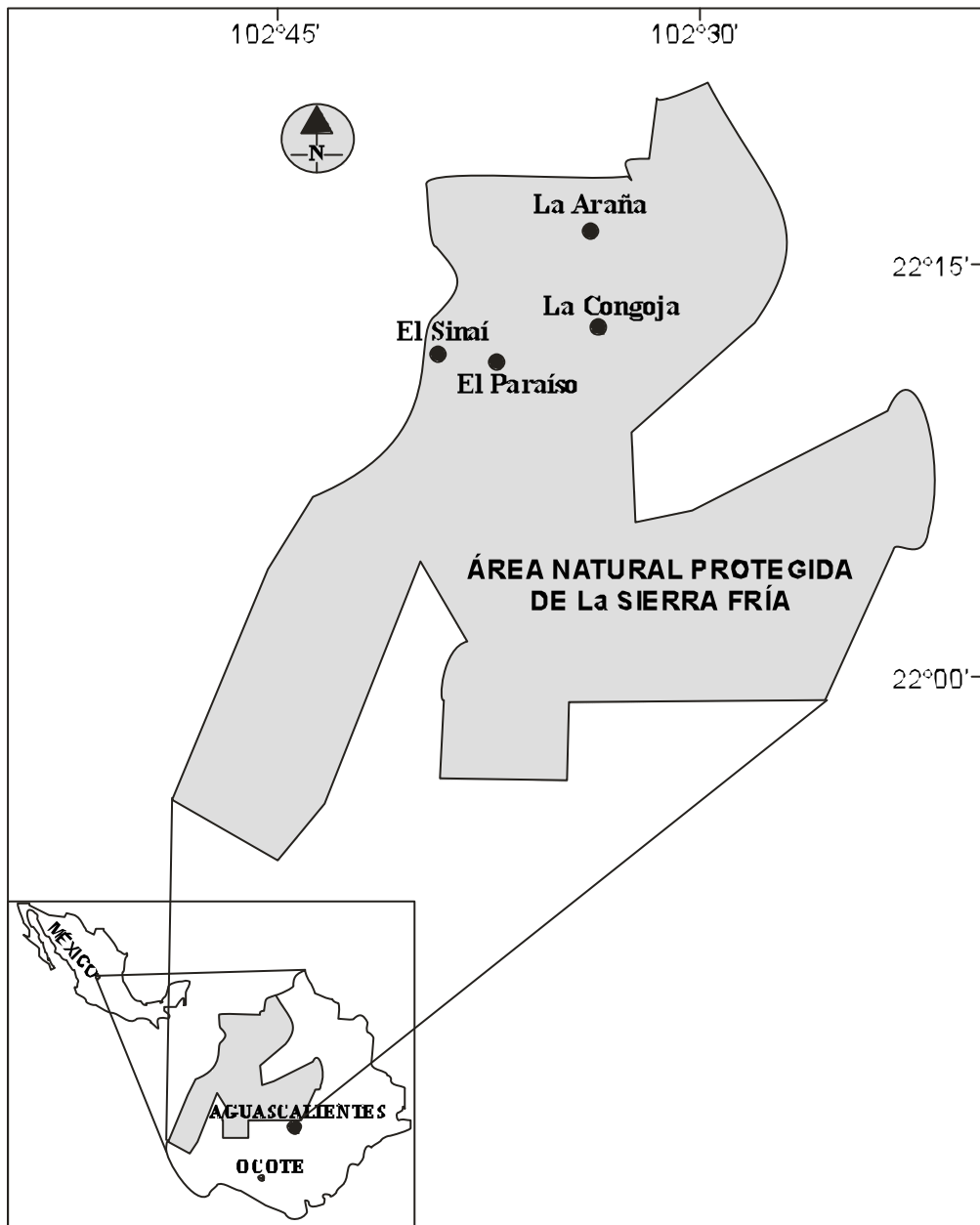


Fig. 1. Ubicación geográfica de las poblaciones estudiadas en Sierra Fría.

3.4 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), cuya corteza es negra-áspera formando cuadros. Las hojas son pequeñas son rígidas y coriáceas con forma oblongo-elíptica, (ocasionalmente oblanceoladas a obovadas) de 2 a 6.5 cm de longitud y de 1.3 cm de ancho, presentan generalmente un ápice agudo o subagudo, y son generalmente denticuladas o serradas con 1 a 5 dientes aristados de cada lado. 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, con la mitad de su largo incluida en la cúpula (de la Cerda 1999). Es una especie que presenta crecimiento clonal y reproducción sexual.



Q. eduardii, foto tomada en la población de La Araña.

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), con corteza exfoliante de color gris. Las hojas jóvenes presenta el envés amarillento debido a la abundancia de pelos glandulares vermiformes, y el haz con muchos pelos pequeños estrellados y esparcidos, como pelos glandulares rojizos; las hojas maduras son rígidamente coriáceas de color verde amarillento, con venas y pecíolos rojizos, presentan un gran dimorfismo foliar, reticuladas o serruladas, obovadas a suborbiculares, oblongas u oblanceoladas. Miden de 2 a 9 cm de longitud y de 2 a 7 cm de ancho, con un ápice redondeado, obtuso o agudo con largo diente mucronato terminal, cordada-auriculada en la base; margen engrosado y algunas veces resolutivo entre los dientes, éstos en número de 4 a 13 de cada lado de la hoja debajo de la mitad o cerca de la punta de la hoja. Florece en mayo y fructifica en los meses de septiembre y octubre. 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). Su reproducción es por crecimiento clonal y reproducción sexual.



Q. potosina, foto tomada en la población del Sinai.

4. Capítulo 1.- DEMOGRAFÍA Y ECOLOGÍA

Demography and Management of two clonal oaks: *Quercus eduardii* and *Q. potosina* (Fagaceae) in central Mexico

Cecilia Alfonso-Corrado¹, Ricardo Clark-Tapia² and Ana Mendoza^{1,3}.

¹Instituto de Ecología -UNAM. Departamento de Ecología Funcional, Apartado Postal 70-275. Delegación Coyoacán. 04510 México, D. F. Fax: +52 (55) 56161976.

²Instituto de Ecología -UNAM. Departamento de Ecología de la Biodiversidad. Estación Regional del Noroeste. Apartado Postal 1354. Hermosillo, 83000 Sonora, México. Fax: +52 (69) 139303.

³Author for correspondence: amendoza@ecologia.unam.mx

Running head: Demography and Management of two Mexican oaks

Key words: clonal growth, conservation, *Quercus*, matrix analysis, management, periodic matrices, stochastic simulations.

Abstract

Quercus eduardii and *Q. potosina* are two clonal oak species, and the most important trees of the temperate forests in Sierra Fría, Aguascalientes in central Mexico. Little information is known about their population ecology, particularly their response to disturbance caused by logging and livestock. A demographic study was carried out: a) to determine the effects of disturbance on the population growth rate of these species; b) to assess the effects of annual environmental variability on the long term population dynamics; c) to evaluate the relative importance of sexual reproduction and clonal propagation on population growth rate; and d) to evaluate the impact of different harvest levels on the population dynamics of these species, so that management plans can be recommended. Demographic parameters were assessed during a 4-year study period in two disturbed and two undisturbed sites. Population growth rates obtained with annual, mean and periodic matrices, as well as stochastic simulations did not differ significantly between years, sites or from unity, and showed that there was not a negative effect caused by logging and livestock on oak populations. Both species produced clonal offspring yearly, but reproduced sexually in only one out of four years, suggesting a normal masting reproduction. Approximately 80% of the population of these species is made up of small individuals produced by clonal growth. Elasticity of clonal growth is more important than fecundity in its contribution to λ in both species. Mean and periodic matrix simulations showed that harvesting adult individuals of either species cannot exceed 2-5% of all adults trees, in order to maintain populations in a stable equilibrium.

Introduction

Oaks are numerous and widely distributed mainly in temperate zones of the Northern hemisphere and in Polynesia (Rogers & Johnson 1998). Of the nearly 500 oak species, between 150-200 are found in Mexico (Rzedowski 1981; Nixon 1998) and of these, between 85-115 are endemic (González-Rivera 1993; Nixon 1998). Oak forests are the second most important forests in Mexico (Rzedowski 1981; Challenger 1998), occupying around 9×10^6 ha of temperate forests in the mountainous regions of the country (Mansera et al. 1997).

Oak forests have provided a wide variety of ecological and economic services to human populations over the centuries (Challenger 1998; Nixon 1998). However, human activities have partially or severely disturbed many areas; consequently, they have reduced considerably the distribution area of these species, have affected the regeneration of many species (Rzedowski 1981; Hernandez-Reyna & Ramírez-García 1995; Reyes & Gama-Castro 1995), and have increased diseases due to pest attacks (Reyes & Gama-Castro 1995; Bonfil 1998). Traditional uses of oak forests for wood and charcoal, agriculture and livestock (Challenger 1998) are often in conflict with increasing demands for recreation, landscape and habitat preservation.

Few studies have been carried out on the population biology of Mexican oak species (Bonfil 1998, Bonfil & Soberón 1999). Accordingly, management and conservation policies of most species are scarce or non-existent (Zavala-Chávez 1990; Bonfil 1998). Hence, an evaluation of the current status of these species is urgently needed, particularly in those areas where human activities are responsible for the

deterioration of the habitat and the reduction of the land occupied by oak forests (Rzedowski 1981; Reyes & Gama-Castro 1995; Bonfil 1998).

Matrix and elasticity analyses have proven to be powerful tools for evaluating the demographic conditions of a particular species (de Kroon et al. 1986; Caswell 2001), or for comparing life–history parameters between and within species (Silvertown et al. 1993; Silvertown et al. 1996). These models are also widely used to project population growth under different ecological or management scenarios, to evaluate the relative importance of clonal propagation versus sexual reproduction on the population growth rate (McFadden 1991; Mandujano et al. 2001), as well as to determine those life-cycle stages having the greatest impact on population growth rates, for management, restoration, and/or conservation issues (de Kroon et al. 1986; Olmsted & Álvarez-Buylla 1995; Bonfil 1998; Zuidema 2000; Esparza-Olguín et al. 2002; Guedje et al. 2003).

Leslie (1945) and Lefkovich (1965) developed matrix models that assume vital rates do not change; therefore, populations grow at constant rates once they reach a stable stage distribution. These models disregard temporal and spatial variations in environmental conditions (Caswell 2001), thus, they ignore changes that might occur in vital rates. However, several studies using time-varying models (periodic and stochastic matrix models) have documented that spatial and/or temporal fluctuations in the environment cause changes in any of the elements of the matrix; as a result, these changes have different effects on population growth rates (Nakaoka 1997; Golubov et al. 1999; Zuidema 2000; Mandujano et al. 2001; Pico et al. 2002; Kwit et al. 2004; Valverde et al. 2004). These models have been very useful for evaluating the relative contribution of clonal growth and sexual reproduction on population dynamics of *Opuntia rastrera* (Mandujano et al. 2001), exploring the population viability (Åberg 1992; Kwit et al. 2004;

Valverde et al. 2004), simulating different disturbance conditions (Valverde et al. 2004), and recommending management (Zuidema 2000; Ticktin et al. 2002) and conservation strategies (Kwit et al. 2004).

Quercus eduardii and *Q. potosina* are two clonal oak species endemic to the mountains of central and northern Mexico (de la Cerda 1999). They are the most abundant tree species in the protected area of Sierra Fría, in the state of Aguascalientes, in central Mexico, where they represent 90% of the temperate forest of the state (SEDES0 1993; de la Cerda 1999). The greatest biodiversity of the area is found in this forest, which, on the other hand, is the main rain water seizure that maintains water reservoirs in the area (SEDES0 1993).

For about 30 years (from 1920 to 1950) these species have been exploited to obtain charcoal and firewood for local use. During the last 50 years of the twentieth century, some sections of the forest were transformed into grasslands for livestock, which fragmented the area and, therefore, the populations of these species (SEDES0 1993; Minnich et al. 1994). However, aerial photographs taken recently by Minnich et al. in 1994 showed minor fragmentation in Sierra Fría, suggesting that these species regenerate efficiently by clonal growth.

To provide guidelines on the adequate management and conservation strategies of *Quercus eduardii* and *Q. potosina*, the population dynamics of these two clonal oaks were studied over a four-year period. During this time we observed that both species produced clonal offspring yearly, but produced acorns in one out of four years. It is likely that sexual reproduction and/or clonal propagation, and recruitment of new individuals vary in response to environmental factors. However, little is known about the role of sexual reproduction or clonal propagation on the population dynamics of these species.

Therefore, in order to incorporate the spatial and/or temporal variations in the environment, we used both a time-invariant deterministic model and time-variant models to project population dynamics of these species. The aims of this study were: a) to determine the effects of disturbance on population growth rates; b) to assess the effects of annual environmental variability on the long term population dynamics; c) to evaluate the relative importance of sexual reproduction and clonal propagation on population growth rates; and d) to evaluate the impact of different harvest levels on the population dynamics of these species, so that management plans can be recommended.

Methods

Study area

This study was conducted in the protected mountainous region of Sierra Fría, in the state of Aguascalientes, in central Mexico located at 21°52'45"-23°31'17"N and 102°22'44"-102°50'53"W. The area has a mean annual temperature of 14.5°C, and a mean annual rainfall of 664 mm. Three types of vegetation are found in Sierra Fría, which are associated with altitude: a subtropical and semiarid shrub land at lower elevations; oak, oak-juniper or oak-pine forests at intermediate altitudes from 1900 to above 2700 m a.s.l., and pine forests at elevations higher than 2500 m a.s.l. (SEDESO 1993; Minnich et al. 1994). Oak mixed forests are mainly dominated by *Q. sideroxylla*, *Q. grisea*, *Q. eduardii* and *Q. potosina*.

Study species

Q. eduardii is a red oak (*Lobatae*), and *Q. potosina* is a white oak (*Quercus*). Both species are endemic of the central-northern part of Mexico, and are found in Sierra Fría, Aguascalientes at altitudes between 1900 to 2700 m a.s.l. (SEDESO 1993; de la Cerda 1999). *Q. eduardii* and *Q. potosina* have similar trunk heights, ranging between 5-8 m, and 5-10 m, respectively, although some trees of *Q. eduardii* reach 12 m in height. Regeneration of these species is by means of sexual reproduction (acorn production), and clonal growth through root suckers. Both species flower in May (de la Cerda 1999); *Q. potosina* fruits between August and September and *Q. eduardii* between October and November.

Field work

In November, 1997 two study sites (disturbed and undisturbed) with two replicas were selected according to the degree of disturbance. One was chosen because grazing and logging activities have been practiced for more than 60 years (disturbed site), while the other was chosen because the site has been excluded from these activities for the last 40-60 years (undisturbed site). Two permanent plots of 972 m² (18 x 54 m), and two of, 648 m² (18 x 36 m) were established for *Q. eduardii* and, *Q. potosina*, respectively. In order to assess the impact of grazing by domestic livestock and wildlife animals (i.e. deer) on the population dynamics of these species, one plot in each site was fenced with wire to exclude the entrance of animals (excluded), while the other plot was left intact (not excluded).

All individuals inside the plots were mapped and numbered with plastic tags. The height of small individuals (<110 cm) and the adults' diameter at breast height (dbh) were recorded. Annual censuses were carried out during November 1998, 1999, 2000

and 2001. During each census individuals were registered and measured again. The number of individuals produced by clonal growth was also registered during each census. Fruit production was registered once during September-November, 2001

Size-classified transition matrix model

The population transition matrix model or Lefkovitch matrix used in this study is of the form:

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

where \mathbf{n} is a column vector whose elements n_i are the number of individuals in each stage class at time t or $t+1$, and \mathbf{A} is a square matrix describing transition probabilities (Lefkovitch 1965; Caswell 2001). The projection interval from t to $t+1$ is one year.

Multiplying the Lefkovitch matrix (\mathbf{A}), by the column vector (\mathbf{n}) at time t , we obtain a new vector \mathbf{n} at time $t+1$. After several iterations the proportion of individuals at different stages becomes constant, and the population grows exponentially at a constant rate (λ = finite rate of population increase), which is the largest positive eigenvalue of \mathbf{A} . If $\lambda = 1.0$, the population size remains stable (constant), if $\lambda > 1.0$, the population increases at a constant rate, and if $\lambda < 1.0$ the population decreases at a constant rate (Caswell 2001). Associated with each λ are right (\mathbf{w}) and left (\mathbf{v}) eigenvectors, the former (\mathbf{w}) represents the stable structure of the vector \mathbf{n} , and the latter (\mathbf{v}) represents the reproductive value of each size class.

The sensitivity (s_{ij}) of λ to changes in any of the matrix elements a_{ij} can be estimated directly from these eigenvectors, as follows:

$$s_{ij} = \frac{d\lambda}{da_{ij}} = \frac{\mathbf{v}_i \mathbf{w}_j}{\langle \mathbf{v}, \mathbf{w} \rangle}$$

where \mathbf{v}_i and \mathbf{w}_j are the i and j elements of the left (\mathbf{v}) and right (\mathbf{w}) eigenvectors, respectively and $\langle \mathbf{v}, \mathbf{w} \rangle$ is the scalar product (Caswell 2001). While sensitivity measures the absolute change in λ due to absolute changes in any of the entries of the matrix, elasticity is the proportional change in λ due to a proportional change in any of the entries of the matrix.

According to de Kroon et al. (1986) the elasticity e_{ij} of a matrix element a_{ij} is defined as:

$$e_{ij} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{d\lambda}{da_{ij}} = \frac{d(\ln \lambda)}{d(\ln a_{ij})}$$

where s_{ij} is the sensitivity of the element.

Because the elasticity of all matrix elements sum to 1 $\left(\sum_i \sum_j e_{ij} = 1 \right)$, elasticities can be compared among populations and species or among life history parameters (de Kroon et al. 1986; Silvertown et al. 1993; Caswell 2001).

Categorization of individuals

In order to facilitate the classification of individuals with the same size variable, shoot diameter of small individuals and height of adult individuals were measured. These data were used to build a non-linear relationship (Michaelis-Menten equation, Rawn 1989), between basal area (cm^2) and height (cm).

The Michaelis-Menten equation is:

$$\text{Basal area} = \frac{a * \text{height}}{b - \text{height}}$$

where a = the maximum asymptotic value for a given height and, $b = \frac{a}{2}$; a and b vary with sites and species, therefore, four equations were obtained for each species. Thus, species were classified according to their basal area, resulting in 6 stage classes for *Q. eduardii* and in 5 for *Q. potosina*. In addition, another stage class was included for each species, which corresponds to the acorn stage class (Table 1).

Construction of stage-based population transition matrix

For each species and site we constructed four annual matrices corresponding to each annual period (1997-1998, 1998-1999, 1999-2000 and 2000-2001), and mean transition matrices constructed by averaging class-specific transition values for the four matrices.

Sexual reproduction was estimated directly by counting the number of acorns produced by each reproductive tree using the method suggested by Koeing et al. (1994a). Fecundity was, therefore, the mean number of acorns produced in each stage class. Because of the difficulty in determining the paternity of new individuals produced by clonal growth, clonality was calculated as the mean number of clonal offspring produced in each stage class, assuming that each individual has the same probability of producing a new clonal offspring regardless of its size. Thus, each stage class (except the acorn stage class) has the same value of clonal contribution.

Stasis was estimated as the proportion of individuals that survived and remained in the same stage; progression as the proportion of individuals that survived and moved to later stage classes; and retrogression as the proportion of individuals that survived and moved to smaller stage classes from time t to $t+1$. However, in some stage classes no progression probabilities were observed; therefore, we calculated the time required

by an average individual at stage x to reach stage $x+1$. We assumed that the distribution of individuals in any stage was uniform; thus, any individual had the same probability of moving to the next stage. The inverse of this quantity multiplied by the stasis probability represents the expected progression in one year, while the probability of remaining in the same stage (stasis) was obtained by subtracting the estimated transition probability (Mendoza 1994).

Acorn to seedling transition probabilities were calculated using a germination experiment. In September, 2001, 5,000 recently produced acorns of each species were sown in the field in completely open conditions. Four months later, seedling emergence was recoded, and the transition probability was determined as the proportion of germinated acorns of the total number of acorns sown.

Matrix and elasticity analyses were carried out using the program written by Cochran and Ellner (1992). Confidence intervals were calculated by means of the analytic methods proposed by Álvarez-Buylla & Slatkin (1993, 1994).

Time-varying models

Periodic matrix models assume that prevailing conditions during the evaluated period repeat cyclically and represent all possible transitions that can occur under the studied conditions. A periodic matrix model was used to evaluate the periodic environmental effects (cyclic pattern through time) of years on vital rates. This method can be used to: (1) incorporate the intraannual variation, and/or (2) calculate the effect of the interannual variation on vital rates (Caswell 2001).

The periodic matrix model used in this study is of the form:

$$\mathbf{n}_{(t+m)} = [\mathbf{B}^{(m)} \mathbf{B}^{(m)} \dots \mathbf{B}^{(h)}] \mathbf{n}_{(t)}$$

$$\mathbf{n}_{(t+m)} = \mathbf{A}^{(h)} \mathbf{n}_{(t)}$$

where the set of matrices $\mathbf{B}^{(m)} \dots \mathbf{B}^{(h)}$ are the annual population projection matrices, for each phase of the environmental cycle. The periodic matrix product $\mathbf{A}^{(h)}$ projects the population through the whole environmental cycle. The superscript of A indicates that the projection starts at phase h . Since the complete cycle has m phases (matrices), there are $h = m$ possible series of periodic matrix products. The matrix $\mathbf{A}^{(h)}$ depends on the order in which the matrices $\mathbf{B}^{(m)} \dots \mathbf{B}^{(h)}$ are multiplied.

A periodic matrix model was used to incorporate the effect of rainy (1 year of precipitation > 650 mm) and dry years (3 years of precipitation < 650 mm) on the vital rates of *Q. eduardii* and *Q. potosina* in each site. With four years worth data, the supposition was that the entire environmental cycle for the two species of oaks was $m = 4$ and $h = 1, 2, 3$ and 4. In this case, we have 4 annual matrices per site:

$$\mathbf{B}^{(1)} = \mathbf{B}^{(1997-98)}, \mathbf{B}^{(2)} = \mathbf{B}^{(1998-99)}, \mathbf{B}^{(3)} = \mathbf{B}^{(1999-00)}, \mathbf{B}^{(4)} = \mathbf{B}^{(2000-01)}$$

Thus, the population growth for the entire cycle of 4 years is given by:

$$\begin{aligned} \mathbf{A}^{(1997-98)} &= [\mathbf{B}^{(2000-01)} \mathbf{B}^{(1999-00)} \mathbf{B}^{(1998-99)} \mathbf{B}^{(1997-98)}] \\ \mathbf{A}^{(1998-99)} &= [\mathbf{B}^{(1997-98)} \mathbf{B}^{(2000-01)} \mathbf{B}^{(1999-00)} \mathbf{B}^{(1998-99)}] \\ \mathbf{A}^{(1999-00)} &= [\mathbf{B}^{(1998-99)} \mathbf{B}^{(1997-98)} \mathbf{B}^{(2000-01)} \mathbf{B}^{(1999-00)}] \\ \mathbf{A}^{(2000-01)} &= [\mathbf{B}^{(1999-00)} \mathbf{B}^{(1998-99)} \mathbf{B}^{(1997-98)} \mathbf{B}^{(2000-01)}] \end{aligned}$$

THIS ARRANGEMENT IS USED BECAUSE WE DO NOT KNOW THE BEGINNING OF THE CYCLE. ONCE WE HAVE THE 4 PERIODIC MATRICES PRODUCTS, WE CAN OBTAIN THE POPULATION GROWTH RATE λ (4) FOR THE ENTIRE PERIOD IN WHICH THE ENVIRONMENTAL CYCLE OCCURRED, WHICH CAN THEN BE TRANSFORMED INTO AN ANNUAL POPULATION GROWTH RATE AS FOLLOWS:

$$\lambda = e^r = e^{\left(\frac{\ln \lambda}{m}\right)}$$

WHERE M IS THE NUMBER OF PHASES OF THE ENVIRONMENTAL CYCLE, R IS THE INTRINSIC RATE OF POPULATION INCREASE AND λ IS THE FINITE RATE OF POPULATION INCREASE OF THE PRODUCT MATRIX.

Sensitivity and elasticity analyses were calculated for each of the product matrices according to the formula given by Caswell & Trevisan (1994):

$$\mathbf{S}_B^{(h)} = [\mathbf{B}^{(h-1)} \mathbf{B}^{(h-2)} \dots \mathbf{B}^{(1)} \mathbf{B}^{(m)} \mathbf{B}^{(m-1)} \dots \mathbf{B}^{(h+1)}]^T \mathbf{S}_A^{(h)}$$

where $\mathbf{S}_B^{(h)}$ is the sensitivity matrix of the periodic matrix $\mathbf{B}^{(h)}$, and $\mathbf{S}_A^{(h)}$ is the sensitivity matrix of the annual matrix $\mathbf{A}^{(h)}$. The superscript T denotes the matrix transpose. The corresponding elasticities were calculated as:

$$e_{ij}^{(h)} = \left(\frac{b_{ij}^{(h)}}{\lambda} \right) s_{ij}^{(h)}$$

where $b_{ij}^{(h)}$ is each entry of matrix $\mathbf{B}^{(h)}$. All matrix modeling were performed using MATLAB version 5.2 (The MathWorks 1998). Confidence intervals were estimated by means of the analytic methods proposed by Caswell (2001) and Picó et al. (2002).

If rainy and dry years occur in a strict cyclic pattern over time in Sierra Fría, then using periodic matrix models may lead to unrealistic projections of population dynamics. Stochastic matrix models overcome this problem by randomly choosing yeartypes (annual matrices), according to the natural occurrence. Time-homogeneous stochastic matrix models (Caswell 2001) were applied in each site and for both species, based on a Markov chain containing the probabilities of transition between rainy and dry years. The probabilities of transition between rainy and dry years were equal (0.5), and were calculated according to rainfall data for the last 40 years in Sierra Fría (1961-2001 data from Comisión Nacional del Agua, Aguascalientes).

The stochastic matrix model used in this study is of the form:

$$\mathbf{n}_{(t+1)} = \mathbf{A}_{(t)} \dots \mathbf{A}_{(0)} \mathbf{n}_{(t)}$$

where $n_{(t)}$ is a vector of stage classes, and $A_{(t)} \dots A_{(0)}$ are a series of annual projection matrices. We carried out 10,000 stochastic simulations for each site and each species using a series of 4 annual transition matrices chosen at random (equal probability) from the 4 annual matrices corresponding to each year of the study. The first 3,000 iterations were eliminated to remove the initial transient behavior. For each population, long-term population growth can be approximated numerically by using population growth at each time step:

$$\log \lambda_{(t)} = \log N_{(t+1)} - \log N_{(t)}$$

where N is the population size at time t and $\lambda_{(t)}$ is the instantaneous growth rate. These estimated instantaneous growth rates can then be averaged over a long time interval (T years, number of simulations) as:

$$\ln I_s = \frac{1}{T-1} \sum_i^{T-1} \ln I_s(i)$$

Confidence intervals were estimated using the definitions provided by Caswell (2001). All matrix modelling was carried out using the program Popmatny written by Lehtilä (1997).

Matrix simulations

We used mean transition matrices to evaluate the impact of different harvesting regimens on population growth rates of *Q. eduardii* and *Q. potosina* in each site. We modified the initial population vector (felling 5, 15, 30 and 50% of the adult individuals) to examine the maximum percentage of individuals that can be harvested without dropping off below the equilibrium point. Similarly, we calculated the maximum number of adults that can be harvested using periodic matrix models and stochastic simulations.

For the periodic models, we constructed 4 series of periodic matrices for each harvest percentage (5, 15, 30 and 50%), using four annual matrices corresponding to each year of the study. We reduced the number of individuals in each adult category in the initial vectors of each annual matrix according to the harvest percentage. Finally, to determine the annual population growth rate, we projected each matrix product in order to obtain $\lambda^{(4)}$ for the entire period in which the environmental cycle occurs.

For the stochastic simulations, we used 4 series of annual matrices corresponding to the study period (each series corresponds to a harvest percentage), which were alternated randomly with each matrix assigned the same probability (0.5) of being chosen. Each series of annual matrices was used to make 10,000 stochastic simulations in order to obtain the population growth rate for each harvest percentage.

Results

Matrix analyses

In 11 occasions (years and/or sites) population growth rates (λ) were higher than the unity, whereas in 5 occasions, λ was below the unity (Table 2). With the exception of the disturbed excluded site during 1998-99 and 1999-00, population growth rates did not differ significantly among years, sites, and species or from unity. In 1998-99, λ was significantly higher in *Q. eduardii* ($\lambda = 1.0816$) than in *Q. potosina* ($\lambda = 0.9934$), whereas in 1999-00, λ was significantly higher in *Q. potosina* (1.0872) than in *Q. eduardii* (0.9706). Population growth rates for *Q. eduardii* and *Q. potosina* obtained with the mean matrix were very similar between sites and slightly higher in the former than in the latter (Table 3), and were not significantly different among sites, species or from unity.

Periodic and stochastic matrix analyses

Population growth rates and their confidence intervals resulting from periodic and stochastic matrices did not differ significantly among sites, species or unity (Table 3).

Stable stage distribution

The observed and stable stage distributions of *Q. eduardii* and *Q. potosina* in four permanent plots show that the highest relative density was found in the seed (1) and seedling/clonal (2) classes (Fig. 1). Log-likelihood ratio tests (Zar 1984) showed that both distributions were significantly different in all plots for both species ($P < 0.0001$). In all conditions the observed number of seeds was higher than that expected in a stable

stage distribution, whereas the predicted number of individuals in size class 2 was higher than that in the observed distribution.

Clonal offspring

Q. eduardii and *Q. potosina* produced a similar number of clonal offspring (Fig. 2). Results of a chi-square test showed that production of new offspring is independent of species and sites ($\chi^2 = 1.873$, $P = 0.599$, d.f. = 3).

Elasticity analysis

Mean matrices

In all sites, stasis was the parameter that made the greatest contribution to λ , ranging from 85 to 90% in *Q. eduardii* and from 89 to 92% in *Q. potosina*. (Figure 3a, c). Progression was the second parameter in importance, but its contribution was very small compared to stasis (4-7% in *Q. eduardii* and 5-8% in *Q. potosina*). Clonality, fecundity and retrogression all made very small contributions to λ , with clonality being more important than fecundity in both species.

Mean periodic matrices

Elasticities of demographic parameters (Figure 3b, d) were similar to those obtained with mean matrices. Undoubtedly, stasis made the highest contribution to λ (*Q. eduardii* 87-93% and *Q. potosina* 90-96%). It was followed by clonal growth (*Q. eduardii* 3.5-11% and *Q. potosina* 1.3-6.4%), and progression ranging from 1.1-3.4% in *Q. eduardii* and 1.6-3.0% for *Q. potosina*.

Harvesting simulations

The maximum percentage of adult individuals of both species that can be harvested without affecting the population growth rate was less than 2% in all sites, with either the simulations made using mean matrices or periodic matrix models (Fig. 4). Harvesting more than 2% of adult individuals caused a decline in λ to values close to 0.9. Nonetheless, the maximum percentage of adult individuals of both species that can be harvested without causing λ to drop below the equilibrium value of 1.0 was 5% obtained from the stochastic simulations (Fig. 4).

Discussion

Populations of *Quercus eduardii* and *Q. potosina* were in a stable equilibrium ($\lambda = 1$) during the four-year study period, whether in the disturbed or undisturbed sites, and whether or not they were excluded. Same results were reported for other species of the Family Fagaceae (Batista et al. 1998; Bonfil 1998), and several long-lived plant species (Enright 1982; Platt et al. 1988; Silvertown et al. 1993; Bernal 1998; Zuidema 2000; Guedje et al. 2003). Population growth rates close to unity in all sites for both species probably is the result of the combined effect of a low level of disturbance by human activities and oaks' strategy to maintain a large production of new individuals by clonal growth.

Population growth rates close to unity were also found using time-varying matrix models. No significant differences were found among sites, species or from unity. These results suggest that vital rates of *Q. eduardii* and *Q. potosina* have a considerable plasticity in adjusting to long term environmental changes as those observed in the four-

year study period (rainy and dry years). This plasticity has been found in other species of plants that live in unstable habitats such as deserts (Golubov et al. 1999; Mandujano et al. 2001), or areas where hurricanes occur (Ticktin et al. 2002). *Q. eduardii* and *Q. potosina* show substantial plasticity to buffer human disturbance, too. According to Minnich et al. (1994), populations of *Q. eduardii* and *Q. potosina* underwent a severe disturbance (logging) during the first half of the 20th century and they recovered. Even if this was a short study (4 years), our results suggest that predictions for long-term viability of these two species are robust and reinforce the results of the stochastic analysis regarding the long-term survival of these species, even under an intensity of disturbance much greater than it is today.

The type of stage distribution observed in *Q. eduardii* and *Q. potosina* is common in conifer and oak species of temperate forests, and in species of undisturbed subtropical and tropical regions (Parker & Peet 1984; Sano 1997; Bernal 1998) with abundant regeneration by seed and clonal growth (Parker & Peet 1984; Sano 1997). However, the distributions found in *Q. eduardii* and *Q. potosina* are mainly the result of high regeneration by means of clonal growth. Production of ramets was recorded yearly from 1997 to 2001, so the large amount of individuals found in size class 2 was mainly due to clonal growth and not seedling recruitment. Regeneration by clonal growth through root suckering is common in several species of *Quercus* such as *Q. hinckleyi*, *Q. harvardii* (Muller 1951), *Q. dealbata* (Rao et al. 1990), *Q. repanda* (Zavala-Chávez & García-Moya 1997), *Q. coccifera* (Malanson & Trabaud 1988; Papatheodorou et al. 1998), and *Q. ilex* (Cierjacks & Hensen 2004) in sites where grazing, fire (Malanson & Trabaud 1988; Rao et al. 1990; Papatheodorou et al. 1998; Cierjacks & Hensen 2004) and logging (Rao et al. 1990) are the most common factors of disturbance.

Root suckering is the way by which xerophytic or xerophytic-mesophytic oaks add new individuals to their populations (Muller 1951; Larsen & Johnson 1998). These species regenerate successfully in dry or semi-dry habitats, where fire and drought are common; their large root system facilitate tolerance to fire and drought. *Q. eduardii* and *Q. potosina* produced on average 35 and 32 ramets year⁻¹, respectively. It seems likely that these species produce clonal offspring as a mechanism to ensure regeneration during those years where there is no sexual reproduction (“bad years”). Although it is not possible to know for how long the parent tree subsidizes the ramet, it is certain that survival of clonal offspring increases, particularly in the shaded forest understory. It is likely that this mechanism allows ramets to persist in the shade for longer periods of time, until a gap is formed in the canopy, allowing them to colonize it while reaching the forest canopy (Peterson & Jones 1997). Minnich et al. (1994) examined aerial photographs and made field observations of the oak forests in Sierra Fría, Ags., during the period 1942-1993. He concluded that oak forests in this area have been recovering after a period of disturbance that occurred during the first half of the last century. It is certain that *Q. eduardii* and *Q. potosina* have a good and efficient mechanism of regeneration, thus buffering either climatic fluctuations or disturbance by human activities.

On the contrary, seedling establishment is not common, mainly because these species do not reproduce every year. Factors such as normal masting (Zavala-Chávez & García-Moya 1997; Healy et al. 1999), seed and seedling predation (Thadani & Ashton 1995; Gómez et al. 2003), and unfavorable microsites for seedling establishment (Negi et al. 1996, Larsen & Johnson 1998; Vetaas 2000) affect seedling recruitment, as has been suggested for other oak species. During the study period, *Q. eduardii* and *Q.*

potosina produced acorns in only one out of four years, suggesting that this event occurs under certain environmental conditions (“good years”). Results from a genetic study of populations of *Q. eduardii* and *Q. potosina* in Sierra Fría, using Random Polymorphic Amplified DNA (RAPDs) molecular marker, showed that almost 50% of the sampled individuals of both species had a sexual origin, while between 12 and 16% were produced clonally (Alfonso-Corrado et al. in press), suggesting that seedling recruitment does occur in populations of both species.

Weather conditions cause fluctuations in acorn production (Healy et al. 1999; Kelly & Sork 2002). Among these are: late spring frost (Goodrum et al. 1971), temperature, humidity, and wind at the time of polinization (Sork et al. 1993; Koeing et al. 1994b). It is likely then, that normal masting (Kelly 1994; Healy et al. 1999) characterizes reproduction of these species, which seems to be related to the amount of rainfall during the previous year. These species did not produce acorns from 1997 to 2000, a period of precipitation lower than 650 mm year⁻¹. In 1996, one year previous to the beginning of this study, and in 2001 these species produced acorns. These years were preceded by years with precipitations close to the average (> 650 mm year⁻¹) for this area. These results are in agreement with what local people argue that these species produce an abundant amount of acorns every 3 to 6 years.

In addition, differences found between the observed and the stable stage distributions of *Q. eduardii* and *Q. potosina* (Fig. 1), particularly in stage classes 1 (seed) and 2 (seedling) also suggest a normal masting reproduction. The amount of acorns produced (size class 1) was significantly greater than that predicted by the model. This indicates that although these species did not reproduce in 3 years, the massive production of acorns in 2001 overestimates acorn production when we averaged

fecundity. In contrast, seedling and ramet recruitments (size class 2) were significantly lower than the amount predicted by the model. Although, elasticity values suggests that clonal growth is more important than sexual reproduction in terms of regeneration of *Q. eduardii* and *Q. potosina*, our results show that a regular production of acorns should be maintained in order to keep seedling establishment at the level predicted by the model. Establishment by clonal offspring is not sufficient to increase the amount of individuals in this size class. Some long-lived perennials like *Pinus palustris* (Platt et al. 1988), *Alnus incana* (Huenneke & Marks 1987), *Phytelephas seemannii* (Bernal 1998) and *Ambrosia dumosa* (Miriti et al. 2001) also showed differences between both distributions. In these cases, differences were attributed to changes in population vital rates caused by past disturbances (Platt et al. 1988; Huenneke & Marks 1987; Bernal 1998) and not to temporal variations in acorn production. As with other species (Godínez-Alvarez et al. 1999), these results show a great variability in the yearly reproductive behaviour of these populations.

Elasticity analyses from mean and mean period matrices showed that stasis was the demographic parameter which contributed more to the population growth rates of *Q. eduardii* and *Q. potosina*. Studies on several long-lived plants showed that stasis was also the most important demographic parameter (Silvertown et al. 1993; Zuidema 2000). Species of the Family Fagaceae, *Q. rugosa* and *Fagus glandiflora* (Bonfil 1998; Batista et al. 1998) showed this pattern, too. Any change in stasis will have a great impact on these populations, thus reducing population growth rates. In contrast, changes in fecundity, retrogression, growth or clonal growth would have a small effect on the population growth rates of *Q. eduardii* and *Q. potosina*.

Normally, *Q. eduardii* and *Q. potosina* have been used to supply local people with wood to build fences or to produce charcoal, while oak forest land is used for agricultural or foraging purposes (SEDESO 1993; Minnich et al. 1994). Actually, these activities are in conflict with increasing demands for recreation, landscape preservation, and habitats for endangered species. Although we are aware that species like *Q. eduardii* and *Q. potosina* in Sierra Fría can not be used for landscape preservation or recreation only, it is important that local people have the opportunity to use their natural resources in a manner that provides the maximum benefits for them, and at the same time ensures the long term persistence of the species in the forest.

It is worth mentioning that being Sierra Fría a natural reserve, silvicultural management is not permitted (SEDESO 1993). However, several management plans have been suggested to use this area in the future. Harvest simulations using deterministic and time-varying matrix models can be a guideline for recommending silvicultural management of *Q. eduardii* and *Q. potosina* in this area. An appropriate strategy would then be harvesting no more than 2-5% of adult trees, in order to maintain populations in a stable equilibrium; otherwise, these species would be placed at risk

While wood extraction is not possible in the short term, management of the oak forest as a wildlife habitat could be another alternative for Sierra Fría. For the last 10 years, this area has been exploited for cynegetic management of the wild turkey (*Meleagris gallopavo*) and the white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) through UMAs (units of management for the conservation of wildlife). Acorns are an important food resource for these species; however, our knowledge about mast yields of native oaks of Sierra Fría, or how they contribute to supply food for wildlife is still quite limited. Thus,

understanding population dynamics of oak species is needed for the sustainable management of these resources in the area.

Acknowledgments

The authors are especially grateful to Miguel Franco and Carlos Vázquez for their comments and suggestions on the development of this research. Daniel Piñero, Jorge Campos, Hector Godínez, and two anonymous reviewers for their valuable critical comments. Salvador Sanchez Colón for all the technical and logistic support; Gabriel G. Adame and SEDESO of Aguascalientes for field assistance; Jesus Piqueras for providing Popmaty program; Susana Valencia and Margarita de la Cerda for identifying these species. Financial support was provided by CONABIO (L210).

Literature Cited

- Åberg, P. 1992. Size-based demography of the seaweed *Ascophyllum nodosum* in stochastic environments. *Ecology* **73**: 1488-1501.
- Alfonso-Corrado, C., R. Esteban-Jiménez, R. Clark-Tapia, D. Piñero, J. E. Campos, and A. Mendoza. In press. Clonal and genetic structure of two Mexican oaks: *Quercus eduardii* and *Quercus potosina* (Fagaceae). *Evolutionary Ecology*.
- Álvarez-Buylla, E. R., and M. Slatkin. 1993. Finding confidence limits on population growth rates: Monte Carlo test of a simple analytic method. *Oikos* **68**: 273- 282.

- Álvarez-Buylla, E. R., and M. Slatkin. 1994. Finding confidence limits on population growth rates: three real examples revised. *Ecology* **75**: 255- 260.
- Batista, W. B., W. J. Platt, and R. E. Macchiavelli. 1998. Demography of a shade - tolerant tree (*Fagus grandifolia*) in a hurricane- disturbed forest. *Ecology* **79**: 38-53.
- 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, C. 1998. Dinámica poblacional y regeneración de *Quercus rugosa* implicaciones para la restauración de bosques de encinos. Tesis Doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.
- Bonfil, C., and J. Soberón. 1999. *Quercus rugosa* seedling dynamics in relation to its re-introduction in a disturbed Mexican landscape. *Applied Vegetation Science* **2**: 189 - 200.
- Caswell, H., and M. C. Trevisan. 1994. Sensitivity analysis of periodic matrix models. *Ecology* **75**: 1299-1303.
- Caswell, H. 2001. Matrix Population Models: construction, analysis, and interpretation 2nd edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. 1era edición. CONABIO-UNAM-SIERRA MADRE, México.
- Cierjacks, A., and I. Hensen. 2004. Variation of stand structure and regeneration of Mediterranean holm oak along a grazing intensity gradient. *Plant Ecology* **173**: 215-223.

- Cochran, M. E., and S. Ellner. 1992. Simple methods for calculating age-based life history parameters for stage structured populations. *Ecological Monographs* **62**: 345-364.
- de Kroon, H. A., A. Plaisier, J. van Groenendael, and H. Caswell. 1986. Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* **67**: 1427-1431.
- de la Cerda, L. M. 1999. Encinos de Aguascalientes. 2da Edición. Universidad Autónoma de Aguascalientes, Aguascalientes, México.
- 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.
- Esparza-Olguín, L., T. Valverde, and E. Vilchis-Anaya. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation* **103**: 349-359.
- Godínez-Alvarez, H., A. Valiente-Banuet, and L. Valiente Banuet. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacan Valley, México. *Canadian Journal of Botany* **77**: 203-208.
- Golubov, J., M. C. Mandujano, M. Franco, C. Montaña, L. E. Eguiarte, and J. López-Portillo. 1999. Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (honey mesquite). *Journal of Ecology* **87**: 955-962.
- Gómez, J. M., D. García, and R. Zamora. 2003. Impact of vertebrate acorn and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management* **180**: 125-134.

- González-Rivera, R. 1993. La diversidad de encinos Mexicanos. *Revista Sociedad Mexicana de Historia Natural*. **XLIV**: 125 -142.
- Goodrum, P. D., V. H. Reid, and C. E. Boyd. 1971. Acorn yields, characteristics, and management criteria of oaks for wildlife. *Journal of Wildlife Management* **35**: 520-532.
- Guedje, N. M., J. Lejoly, B. Nkongmeneck , and W. B. J. Jonkers. 2003. Population dynamics of *Garcinia lucida* (Clusiaceae) in Cameroonian Atlantic forests. *Forest Ecology and Management* **177**: 231-241.
- Healy, W. M., A. M. Lewis, and E. F. Boose. 1999. Variation of red oak acorn production. *Forest Ecology and Management* **116**: 1-11.
- Hernandez-Reyna, A., and A. Ramírez-García. 1995. Efecto de tratamientos de manejo del sotobosque en la regeneración del encino, del A.E.F. Piedra Alta, San Luis Potosí. Pages 239-252 in III Seminario nacional sobre utilización de encinos Linares, N. L. Memorias (Tomo I). Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León, México.
- Huenneke, L. F., and P. L. Marks. 1987. Stem dynamics of the shrub *Alnus incana* ssp. *Rugosa*: Transition matrix models. *Ecology* **68**: 1234-1242.
- Kelly, D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Tree* **9**: 465-470.
- Kelly, D., and V. L. Sork. 2002. Mast seeding in perennial plants: Why, How, Where? *Annual Review Ecology and Systematic* **33**: 427-447.
- Koenig, W. D., J. M. H. Knops, W. J. Carmen, M. T. Stanback, and R. L. Mumme. 1994a. Estimating acorn crops using visual surveys. *Canadian Journal of Forest Research* **24**: 2105 -2112.

- Koeing, W. D., R. L. Mumme, W. J. Carmen, and M. T. Stanback. 1994b. Acorn production by oaks in central coastal California: variation within and among years. *Ecology* **75**: 99-109.
- Kwit, C., C. C. Horvitz, and W. J. Platt. 2004. Conserving slow-growing, long-lived tree species: Input from the demography of a rare understory conifer, *Taxus floridana*. *Conservation Biology* **18**: 432-443.
- Larsen, D. R., and P. S. Johnson. 1998. Linking the ecology of natural regeneration to silviculture. *Forest Ecology and Management* **106**: 1-7.
- Lefkovich, L. P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrik* **21**: 1-18.
- Lehtilä, H. 1997. Popmatny program. Version 1.0. Estocolmo. Suecia.
- Leslie, P. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* **33**: 213-245.
- Malanson, G. P., and L. Trabaud. 1988. Vigour of post-fire resprouting by *Quercus coccifera* L. *Journal of Ecology* **76**: 351-365.
- Mandujano, M. C., C. Montaña, M. Franco, J. Golubov, and A. Flores-Martínez. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology* **82**: 344-359.
- Mansera, O., M. J. Ordóñez, and R. Dirzo. 1997. Carbon emissions from Mexican forests: Current situations and long-term scenarios. *Climatic Change* **35**: 265-295.
- McFadden, C. S. 1991. A comparative demographic analysis of clonal reproduction in a temperate soft coral. *Ecology* **72**: 1849-1866.
- Mendoza, A. 1994. Demografía e integración clonal en *Reinhardtia gracilis*, una palma tropical. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

- Minnich, R., J. Sosa Ramírez, E. Franco-Vizcaíno, W. J. Barry, and M. E. Siqueiros Delgado. 1994. Reconocimiento preliminar de la vegetación y de los impactos de actividades humanas en la Sierra Fría, Aguascalientes, México. *Investigación y Ciencia* **4**: 23-29.
- Miriti, N. M., J. S. Wright, and H. F. Howe. 2001. The effects of neighbors on the demography of a dominant desert shrub (*Ambrosia dumosa*). *Ecological Monographs* **7**: 491-509.
- Muller, C. H. 1951. The significance of vegetative reproduction in *Quercus*. *Madroño* **11**: 129-137.
- Nakaoka, M. 1997. Demography of the marine bivalve *Yoldia notabilis* in fluctuating environments: an analysis using stochastic matrix model. *Oikos* **79**: 59-68.
- Negi, A. S., G. C. S. Negi, and S. P. Singh. 1996. Establishment and growth of *Quercus floribunda* seedlings after a mast year. *Journal of Vegetation Science* **7**: 559-564.
- Nixon, K. C. 1998. El género *Quercus* en México. Pages 435-447 in T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, and J. Fa, editors. *Diversidad, biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Olmstead, I., and R. E. Álvarez-Buylla. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix model of two palm species in Mexico. *Ecological Applications* **5**: 484-500.
- Parker, A. J., and R. K. Peet. 1984. Size and age structure of conifer forests. *Ecology* **65**: 1685-1689.
- Park, A. D. 2001. Environmental influences on post-harvest natural regeneration in Mexican pine-oak forests. *Forest Ecology and Management* **144**: 213-228.

- Papatheodorou, E. M., J. D. Pantis, and G. P. Stamou 1998. The effect of grazing on phenology and biomass allocation in *Quercus coccifera* (L.). *Acta Oecologica* **19**: 339-347.
- Peterson, C. J., and R. H. Jones, 1997. Clonality in woody plants: a review and comparison with clonal herbs. Pages 263-289 in H. de Kroon, and J. van Groenendael, editors. *The ecology and evolution of clonal plants*. Backhuys Publishers, Leiden.
- Platt, W. J., G. W. Evans, and S. L. Rathbun. 1988. The population dynamics of a long-lived conifer (*Pinus palustris*). *The American Naturalist* **131**: 491-525.
- Picó, F. X., H. de Kroon and J. Retana. 2002. An extended flowering and fruiting season has few demographic effects in a Mediterranean perennial herb. *Ecology* **83**: 1991-2004.
- Rao, P., S. K. Barik, H. N. Pandey, and R. S. Tripathi. 1990. Community composition and tree population structure in a sub-tropical broad-leaved forest along a disturbance gradient. *Vegetatio* **88**: 151-162.
- Rawn, J. D. 1989. *Biochemistry*. Neil. Patterson Publishers. Burlington, North Carolina, USA.
- Reyes, I., and J. E. Gama-Castro. 1995. Revaloración de la importancia de los encinos. Pages 44-55 in III Seminario nacional sobre utilización de encinos Linares, N.L. *Memorias (Tomo I)*. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León, México.
- Rogers, R., and P. S. Johnson. 1998. Approaches to modelling natural regeneration in oak-dominated forest. *Forest Ecology and Management* **106**: 45-54.
- Rzendowski J. 1981. *Vegetación de México*. 1era. edición. Editorial Limusa, México.

- Sano, J. 1997. Age and size distribution in a long-term forest dynamics. *Forest Ecology and Management* **92**: 39-44.
- SEDES. 1993. Estudio para la declaratoria de la " Sierra Fría" como área natural protegida (Volumen No 2). 1era. edición. SEDES, Aguascalientes, México.
- Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty, and A. Mendoza. 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.
- Silvertown, J., M. Franco, and E. Menges. 1996. Interpretation of elasticity matrices as aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology* **10**: 591-597.
- Sork, V. L., J. Bramble, and O. Sexton. 1993. Ecology of mast-fruited in three species of North American deciduous oaks. *Ecology* **74**: 528-541.
- Thadani, R., and P. M. S. Ashton. 1995. Regeneration of banj oak (*Quercus leucotrichophora* A. Camus) in the Central Himalaya. *Forest Ecology and Management* **78**: 217-224.
- The MathWorks. 1998. MATLAB. Version 5.2.0. The MathWorks, Natick, Massachusetts, USA.
- Ticktin, T., P. Nantel, F. Ramirez, and T. Johns. 2002. Effects of variation on harvest limits for nontimber forest species in Mexico. *Conservation Biology* **16**: 691-705
- Valverde, T., S. Quijas, M. López-Villavicencio, and S. Castillo 2004. Population dynamics of *Mammillaria magnimamma* Haworth. (Cactaceae) in a lava-field in central México. *Plant Ecology* **170**: 167-184.
- Vetaas, O. R. 2000. The effect of environmental factors on the regeneration of *Quercus semecarpifolia* Sm. in central Himalaya, Nepal. *Plant Ecology* **146**: 137-144.

Zavala-Chávez, F. 1990. Los encinos mexicanos: un recurso desaprovechado. *Ciencia y Desarrollo Nov-Dic*: 43-51.

Zavala-Chávez, F., and E. García-Moya. 1997. Plántulas y rebrotes en la regeneración de encinos en la sierra de Pachuca, Hidalgo. *Agrociencia* **31**: 323-329.

Zar, J. H. 1984. *Biostatistical analysis*. 2da edition. Prentice-Hall, New Jersey, USA.

Zuidema, P. A. 2000. Demography of exploited tree species in the Bolivian Amazon. Ph Thesis. Universiteit of Utrecht, PROMAB, Netherlands.

Table 1 . Stage classes for *Q. eduardii* and *Q. potosina*.

Stage class	<i>Q. eduardii</i>	<i>Q. potosina</i>
1	Acorn	Acorn

2	0-5 cm ²	0-5 cm ²
3	5.01-25 cm ²	5.01-25 cm ²
4	25.01-75 cm ²	25.01-50 cm ²
5	75.01-150 cm ²	50.01-150 cm ²
6	150.01-225 cm ²	> 150 cm ²
7	> 225 cm ²	

Table 2. Population growth rates (?) and their confidence intervals (C.I.) for *Q. eduardii* and *Q. potosina* in disturbed excluded (DE), disturbed unexcluded (DU), undisturbed excluded (UE), and undisturbed unexcluded (UU) sites, during the 4yr study period

<i>Q. eduardii</i>					
Site		1997-98	1998-99	1999-00	2000-01
DE	?	1.0316	1.0816	0.9706	1.0220
	C.I.	(1.0086-1.0546)	(1.0576-1.1056)	(0.9416-0.9996)	(1.0063-1.0377)
DU	?	1.0642	1.0346	1.0091	1.0316
	C.I.	(1.0362-1.0922)	(1.0176-1.0516)	(0.9581-1.0612)	(0.9316-1.1316)
UE	?	0.9840	1.0809	0.9901	0.9985
	C.I.	(0.9080-1.0600)	(1.0679-1.0939)	(0.9501-1.0301)	(0.9725-1.0245)
UU	?	0.9935	1.0432	1.0233	1.0495
	C.I.	(0.9565-1.0305)	(1.0152-1.0712)	(0.9833-1.0633)	(1.0265-1.0725)
<i>Q. potosina</i>					
Site		1997-98	1998-99	1999-00	2000-01
DE	?	0.9836	0.9934	1.0872	1.0306
	C.I.	(0.9386-1.0286)	(0.9464-1.0404)	(1.0772-1.0972)	(0.9596-1.1016)
DU	?	1.0124	1.0218	0.964	1.0477
	C.I.	(0.9824-1.0424)	(0.9958-1.0478)	(0.894-1.034)	(0.9897-1.1057)
UE	?	1.0157	1.0397	0.9736	1.0132
	C.I.	(0.9857-1.0457)	(1.0177-1.0617)	(0.9426-1.0046)	(1.0034-1.0230)
UU	?	1.0158	1.0623	0.9987	1.0143
	C.I.	(0.9868-1.0448)	(1.0413-1.0833)	(0.9837-1.0137)	(0.9603-1.0683)

Table 3. Population growth rates (?) and their confidence intervals (C.I.) for *Q. eduardii* and *Q. potosina* obtained from mean, periodic and stochastic matrices in the disturbed excluded (DE), disturbed unexcluded (DU), undisturbed excluded (UE), and undisturbed unexcluded (UU) sites.

<i>Q. eduardii</i>				
Site		Mean	Periodic	Stochastic
DE	?	1.0161	1.0020	1.0007
	C.I.	(0.9901-1.0421)	(0.9810-1.0230)	(1.0001-1.0012)
DU	?	1.0296	1.0060	1.0009
	C.I.	(0.9926-1.0666)	(0.9770-1.035)	(1.0002-1.0017)
UE	?	1.0106	0.9810	1.0014
	C.I.	(0.9826-1.0386)	(0.9610-1.0020)	(1.0003-1.0025)
UU	?	1.0158	1.0084	1.0012
	C.I.	(0.9748-1.0568)	(0.9854-1.0314)	(1.0003-1.0021)
<i>Q. potosina</i>				
Site		Mean	Periodic	Stochastic
DE	?	1.0025	0.9887	1.0012
	C.I.	(0.9735-1.0315)	(0.9597-1.0177)	(1.0002-1.0022)
DU	?	0.9912	0.9752	1.0019
	C.I.	(0.9671-1.0151)	(0.9552-0.9952)	(1.0006-1.0033)
UE	?	1.0049	0.9887	1.0015
	C.I.	(0.9799-1.0299)	(0.9607-1.0167)	(1.0003-1.0027)
UU	?	1.0150	1.0028	1.0010
	C.I.	(0.9910-1.0390)	(0.9838-1.0218)	(1.0002-1.0018)

Figure legends

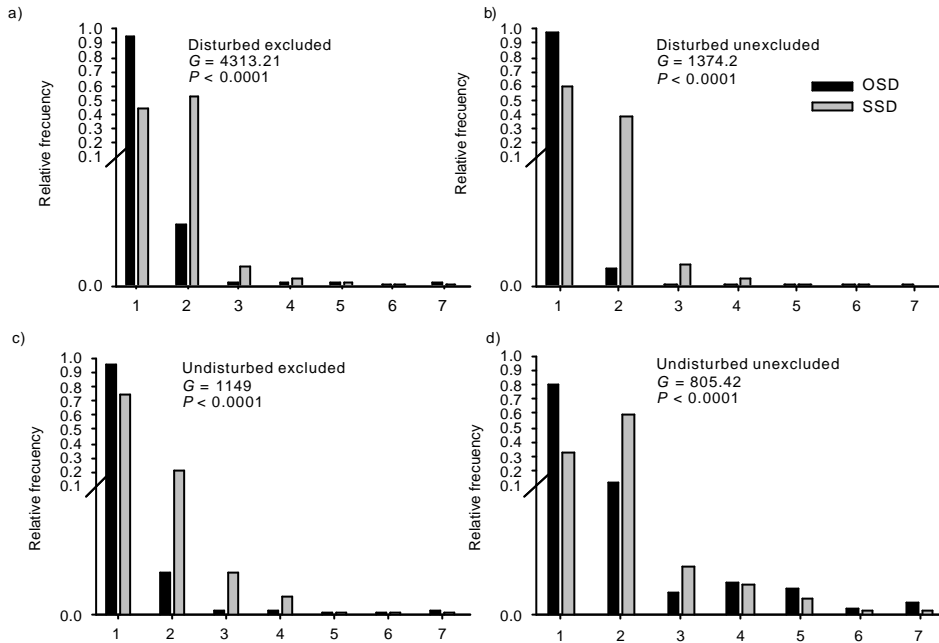
Figure 1. Observed stage distribution (OSD) and stable stage distribution (SSD) obtained with mean matrices of (a) *Q. eduardii* and (b) *Q. potosina* in: disturbed excluded, disturbed unexcluded, undisturbed excluded and, undisturbed unexcluded sites. Log-likelihood ratio test (G) is shown with the level of significance.

Figure 2. Clonal offspring (means \pm 1 SD) produced by *Q. eduardii* and *Q. potosina* in disturbed excluded (DE), disturbed unexcluded (DU), undisturbed excluded (UE) and, undisturbed unexcluded (UU) sites.

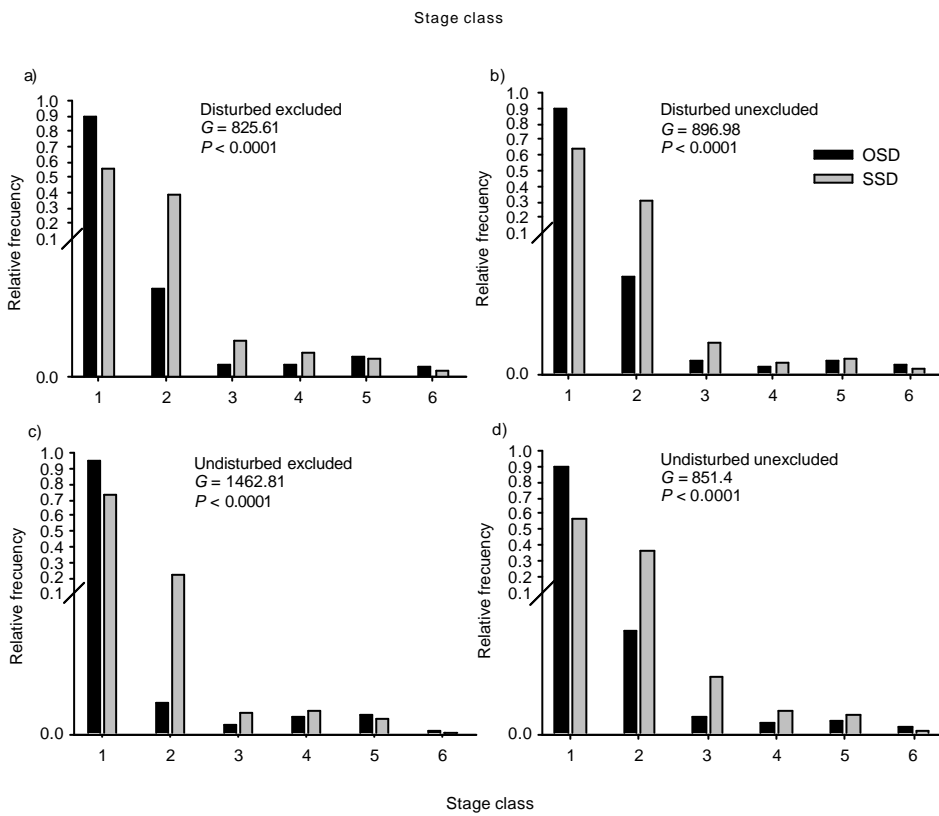
Figure 3. Relative contribution of fecundity (F); clonality (C); stasis (S); growth (P) and retrogression (R) to the value of λ from the elasticity matrices obtained with mean matrices (a, c) and mean periodic matrices (b, d). Elasticity values for *Q. eduardii* (a, b) and *Q. potosina* (c, d) in: disturbed excluded, disturbed unexcluded, undisturbed excluded and undisturbed unexcluded sites.

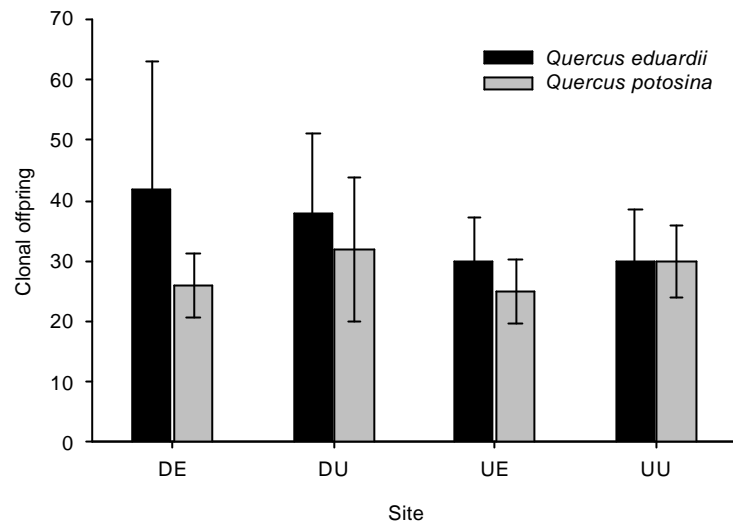
Figure 4. Changes in population growth rates (λ) after harvesting simulations of adult individuals of (a, b, c) *Q. eduardii* and (d, e, f) *Q. potosina*, obtained with mean, periodic, and stochastic matrix models in each site.

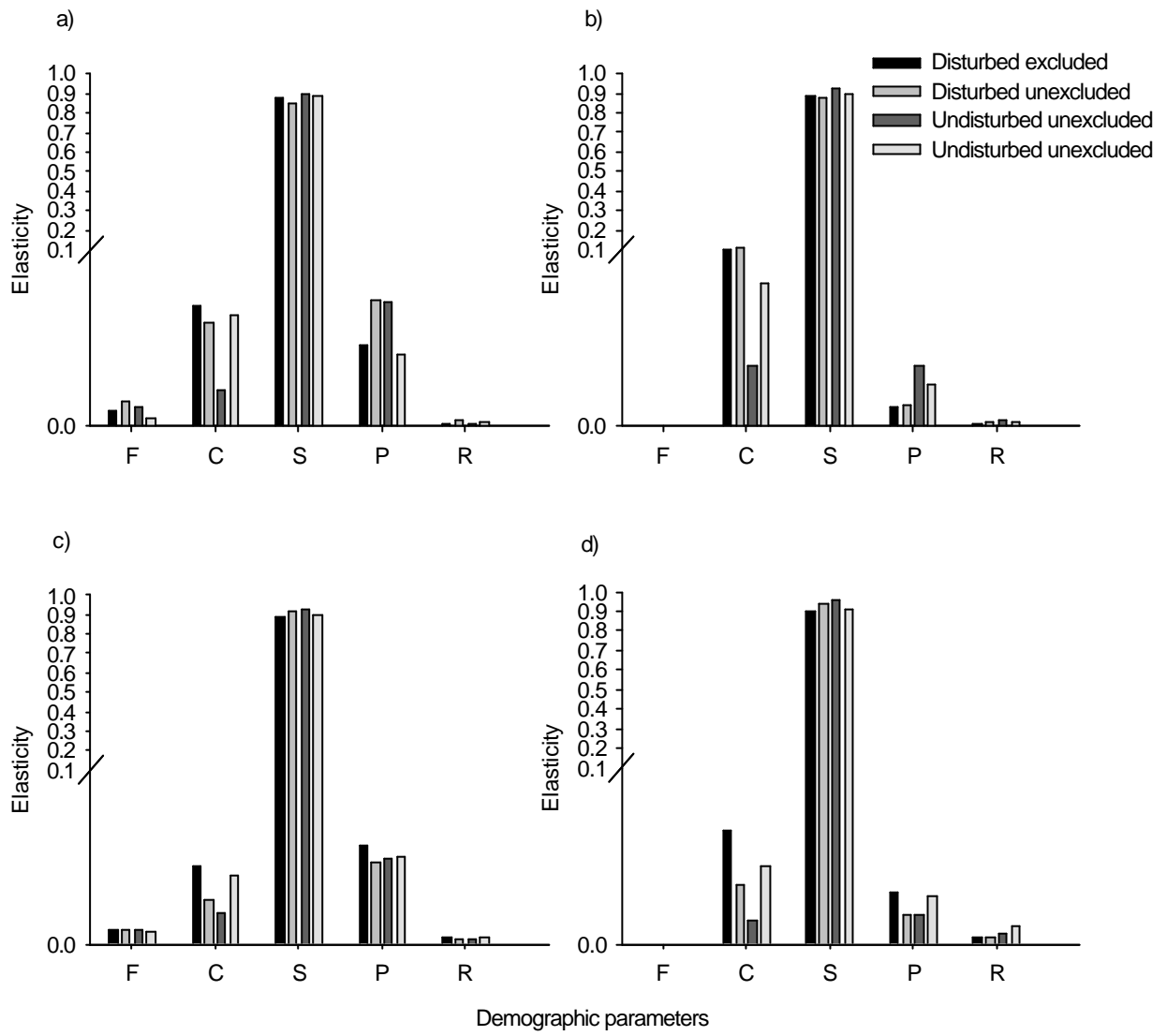
a)

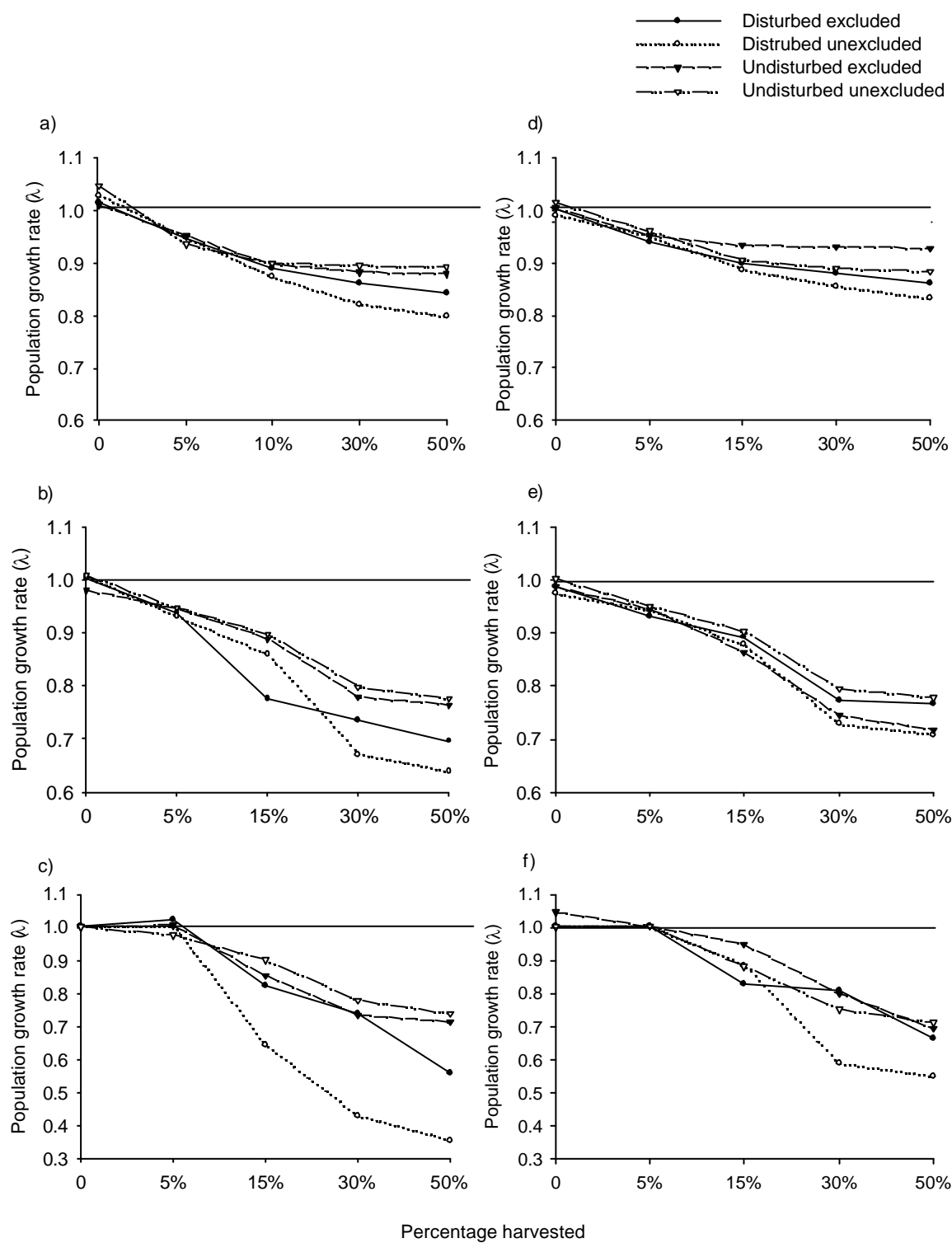


b)









5. Capítulo 2- GENÉTICA

Clonal and genetic structure of two Mexican oaks: *Quercus eduardii* and *Quercus potosina*
(Fagaceae)

Cecilia Alfonso-Corrado¹, Rocío Esteban-Jiménez¹, Ricardo Clark-Tapia², Daniel Piñero³, Jorge E. Campos⁴ and Ana Mendoza¹

¹Instituto de Ecología. UNAM. Departamento de Ecología Funcional, Apartado Postal 70-275. Delegación Coyoacán. 04510 México, D. F. Tel.: +52 (55) 56161976.

²Instituto de Ecología. UNAM. Departamento de Ecología de la Biodiversidad. Estación Regional del Noroeste. Apartado Postal 1354. Hermosillo, 83000 Sonora, México. Tel.: +52 (69) 139303.

³Instituto de Ecología. UNAM. Departamento de Ecología Evolutiva, Apartado Postal 70-275. Delegación Coyoacán. 04510 México, D. F. Tel.: +52 (55) 56161976.

⁴Facultad de Estudios Superiores Iztacala. UNAM. Unidad de Biotecnología y Prototipos. Apartado Postal 314. 54000 Tlanepantla, Edo. de México. Tel.: +52 (55) 56231224.

Author for correspondence: amendoza@ecologia.unam.mx

Abstract

Quercus eduardii and *Q. potosina* are dominant oak species in Sierra Fría, Aguascalientes, Mexico. These species have been exploited for multiple purposes since the 16th century. Both species produce clonal offsprings through root suckering and acorns through sexual reproduction. To understand clonality for the implementation of the most adequate actions for the conservation of these species, we addressed the following questions: a) what is the spatial clonal structure of both species? b) How much clonal and genetic diversity is maintained in these species? RAPDs were used as molecular markers for these analyses. Genets of both species have few ramets and these grow close the parent tree. Autocorrelation analyses at the ramet level showed an aggregated distribution at short distances and a random spatial distribution at larger distances. Also, at the genet level the autocorrelation analyses showed a random distribution. Clonal diversity was high in both species (*Q. eduardii*: $D = 0.963$, $G/N = 0.60$; *Q. potosina*: $D = 0.985$, $G/N = 0.65$). Genetic diversity was high within populations (*Quercus eduardii*: $H_e = 0.33 \pm 0.01$; *Q. potosina*: $H_e = 0.35 \pm 0.06$). Low levels of genetic differentiation among populations were observed (*Q. eduardii*: $F = 0.19$, $P < 0.002$; *Q. potosina*: $F = 0.13$, $P < 0.002$). Both species maintain high levels of clonal and genetic diversity, probably due to successful sexual reproduction, which allows gene flow among populations. Conservation and/or reforestation programs must include seed collections and germplasm banks. Due to the small genet size and the high clonal diversity of these species, seeds can be collected in any place in Sierra Fría, Aguascalientes.

Key words: *Quercus*, clonal propagation, sexual reproduction, genetic variation

Introduction

The capability of clonal spread by means of specialized organs such as stolons, rhizomes, bulbs, or root suckering is widespread in plants (Cook, 1979; Abrahamson, 1980; Mogie and Hutchings, 1990; Klimes *et al.*, 1997; Peterson and Jones, 1997). Clonal growth enables a genet to distribute in an area of few centimeters to hundreds of meters (Cook, 1985), which may be dominated by one or few genets with numerous ramets (Horak *et al.*, 1987), or by many genets with few ramets (Ellstrand and Roose, 1987; Pleasants and Wendel, 1989). Size and longevity of genets and the relative importance of clonal growth and sexual reproduction have significant implications on management, conservation and recovery actions of plant species.

The modes of reproduction, sexual, clonal or a combination of them are not the only factors that determine the amount and distribution of genetic diversity within populations. Other important factors are population size, genetic drift, migration, selection, and mutation rates (Hamrick and Godt, 1989; Hartl and Clark, 1989). Thus, the genetic structure in clonal species may be influenced by either mode of reproduction and/or by the size of clones (Hartl and Clark, 1989; McLellan *et al.*, 1997), particularly by the largest and/or oldest individuals, whose contribution to the number of offspring might be large, hence reducing the effective population size (Richards, 1986).

Although seed production may be common in clonal species, seedling recruitment is uncommon (Eriksson, 1989). However, various studies have shown that genetic diversity is frequently high within populations that are predominantly clonal (Ellstrand and Roose, 1987; Hamrick and Godt, 1989; McLellan *et al.*, 1997). Computer simulations on the population dynamics of ramets and genets of *Ranunculus repens* suggest that such diversity can be maintained by a small and constant rate of new seedling recruitment into established populations (Soane and Watkinson, 1979; Watkinson and Powell, 1993).

Quercus is a genus of long-lived plants mainly found in the Northern Hemisphere and in the Polynesia (Rogers and Johnson, 1998). Many *Quercus* species combine sexual reproduction through acorn production and clonal growth through root suckering. Oak species can produce acorns regularly, sporadically (Hernández-Reyna and Ramírez-García, 1995; Zavala and García, 1997), or have massive productions after periods of non-reproduction, phenomenon known as mast-seeding (Janzen, 1971) or normal masting (Kelly, 1994; Healy *et al.*, 1999). Production and recruitment of any type of progeny vary in response to ecological and/or genetic factors (Eckert, 2002).

Q. eduardii and *Q. potosina* are two clonal Mexican species growing in a protected area in Sierra Fría, Aguascalientes, México. These species have been exploited since the

16th century to obtain firewood for local uses and charcoal for mining purposes. In a four-year study carried out with these species in this area we observed that both species produced clonal offspring yearly, but reproduced sexually in only one out of four years (unpublished data). To understand clonality for the implementation of the most adequate actions for the conservation of these species, we addressed the following questions: a) what is the spatial clonal structure of each species? b) How much clonal and genetic diversity is maintained in these species?

Materials and methods

Study species

Quercus eduardii, red oak (*Lobatae*), and *Q. potosina*, white oak (*Quercus*) have trunk heights, varying between 5 – 10 m, and 3 – 7 m, respectively, although some trees of *Q. eduardii* reach 12 m in height. Flowering occurs in May in both species (de la Cerda, 1999), while fruit production is between July and November in *Q. eduardii* and between June and September in *Q. potosina*. Clonal growth occurs at any time of the year.

Study sites and sample collection

The study was carried out in three localities (El Sinaí, La Araña and La Congoja) of the protected mountainous area of Sierra Fría (21°52' – 23°31'N, and 102°22' – 102°50'W), and in one unprotected locality called El Ocote (21°48'38"N – 102°31'W), 45 km outside Sierra Fría, both in

the state of Aguascalientes, Mexico. The vegetation in Sierra Fría and El Ocote consists mainly of temperate forests occupied by species of the genus *Quercus* and *Pinus*. *Q. sideroxyla*, *Q. grisea*, *Q. eduardii* and *Q. potosina* are the most common species found in this area (SEDESO, 1993). Besides being the most abundant species in Sierra Fría, *Q. eduardii* and *Q. potosina* are widely distributed all over the area, particularly at altitudes between 1900 and 2700 m. (de la Cerda, 1999).

In order to analyze the genetic structure of these species, in each locality we sampled 30 individuals of each species every 40 ? 50 m along a 1.5 km transect. In El Ocote *Q. potosina* was absent; therefore, we only sampled *Q. eduardii*. To estimate the spatial clonal structure of *Q. eduardii* and *Q. potosina*, we selected one locality (El Sinaí), where we marked out two plots of 54 m x 36 m and 36 m x 36 m, respectively. In the former plot we traced every 5 m, seven transects parallel to the edge of the largest length (7 x 5 m), plus one transect, 1 m apart from the last one. Besides, we traced every 5 m ten transects parallel to the edge of the shortest length (10 x 5 m), plus one transect 4 m apart from the last one. For *Q. potosina* we traced, every 6 m in both directions, 6 transects parallel to the edges (6 x 6 m). Along each section of 5 m we chose an adult tree, which was closest to each line. To determine the paternity of infantile individuals produced either sexually or clonally, we chose 1 to 4 infantile individuals which were nearest to the selected

adult tree. When there were more than 50 infantile individuals we randomly selected 10% of the total number of these. In order to determine the spatial distribution and the extension of each clone we recorded the position of each individual chosen and measured the distance between them. We sampled a total of 106 individuals of *Q. eduardii* and 110 of *Q. potosina*, but some samples (15% of *Q. eduardii* and 13% of *Q. potosina*) failed in PCR amplifications and therefore, were excluded from the analysis.

Genetic analysis

For the two surveys we collected two or three young leaves from each selected individual, kept them in plastic bags and immediately stored in liquid nitrogen in order to be transported to the laboratory, and stored them at -70°C. We used Random Amplified Polymorphic DNA (RAPD). For this analysis Genomic DNA was extracted from 0.1 g foliar tissue using a modified protocol of the Quiagen Plant Minikit according to Sánchez-Hernández and Esteban-Jiménez (submitted). PCR reactions were performed in a 23.3 µl volume that contained 16 µl of purified water (GibcoBRL); 2 µl (50 mM) of primer (Operon Technologies Inc.); 1.5 U (0.23 µl) *Taq* DNA polymerase (GibcoBRL); 10 ng of genomic DNA; 5.07 µl of master stock (1.38 µl of purified water, 2.6 µl of buffer (GibcoBRL) (pH = 8.4), 0.05 µl of MgCl₂ (1M); and 0.26 µl (0.1mM) of each dNTPs of Pharmacia. Amplification reactions of the target DNA were carried out

using a PTC-100 MJ Research thermal cycler. PCR conditions were: 5 min at 94°C followed by 44 cycles, each of 1 min at 94°C, 1 min at 38°C, 30 s at 54°C and 2 min at 72°C and a final extension of 13 min at 72°C.

The amplification fragments were separated by electrophoresis in 1.4% agarose gels using 0.5 x TBE running buffer at 3.5 v/cm. Gels were stained with ethidium bromide and visualized under UV light and photographed, using the software UPV v. 3.0.2 (LabWorks, 1999). We randomly chose five DNA test samples of each population (N = 20 for *Q. eduardii* and N = 15 for *Q. potosina*). Forty primers were tested (kits A and G) in each sample (N = 1400). The amplification fragments were visualized in order to choose those fragments that were amplified reproducibly and whose bands were clearly identified. We selected five primers for each species: A02, A03, A10, A13, and G03 for *Q. eduardii*, and A01, A03, A04, A10, and G18 for *Q. potosina*. Only two primers tested (A03 and A10) amplified reproducibly and had bands clearly identifiable for both species. However, none of the fragments were shared by *Q. eduardii* and *Q. potosina*. Polymorphic bands were scored independently as present (1) or absent (0) and a binary data matrix was constructed.

Data analysis

We used the presence/absence data from RAPD analysis to determine the genetic identity of the

sampled individuals and to examine the spatial clonal structure at El Sinai. We determined the size and the spatial distribution of clones by constructing a detailed map containing the genotype of each individual sampled at El Sinai. We carried out a spatial autocorrelation analysis based on similarity/dissimilarity of RAPD banding patterns using Tanimoto's distance index (D_k) (Deichsel and Trampisch, 1985), at the ramet and genet levels. At the ramet level, all individuals sampled were included in the analysis, while at the genet level we included all the genets ($N = 53$ for *Q. eduardii* and $N = 62$ for *Q. potosina*) in the autocorrelation analysis. To test for significant deviations from a random spatial distribution of the mean D_k value, a Monte Carlo permutation procedure at 99% confidence intervals was calculated. Each permutation consisted of a random redistribution of each RAPD profile over spatial coordinates of the sampled individuals. We plotted the spatial coefficients at 10 distance classes to produce a correlogram, using the software SGS v. 1.0c (Degen, 2001).

Clonal diversity was estimated according to the following parameters: i) proportion of distinguishable genotypes G/N , where G is the number of distinct multilocus genotypes observed, and N is the number of individuals sampled (Ellstrand and Roose, 1987); ii) Simpson's diversity index (D), modified by Pielou (1969) for finite sample size, calculated as:

$$D = 1 - \sum \frac{n_j(n_j - 1)}{n(n - 1)}$$

where n_j is the number of clones with genotype j , and n is the sample size. D ranges from 0 to 1, when clones have the same or a unique genotype, respectively.

Assuming Hardy-Weinberg proportions we estimated the percentage of polymorphic loci (% P), and the expected heterozygosity (H_e) using TFPGA software (Miller, 2000). Also the Shannon's diversity index (H'), modified by Lewontin (1972), was estimated using POPGENE software (Francis and Rong-Cai, 1999). The level of genetic differentiation among population was obtained with the estimator F_{st} (Excoffier *et al.*, 1992) using Analysis of Molecular Variance (AMOVA) (Excoffier *et al.*, 1992, 1993). These analyses were carried out with samples of 30 individuals of each population (four populations of *Q. eduardii* and three populations of *Q. potosina*).

Under the assumptions of Wright's island model, migrate estimate (Nm) can be estimated from an AMOVA F_{st} statistic according to Crow and Aoki (1984) as:

$$Nm = \frac{\left(\frac{1}{F_{st}} - 1\right)}{4a}$$

where, $a = \left(\frac{n}{n-1}\right)^2$ n is the total number of populations, and F_{st} is the average value of genetic differentiation over loci.

Results

Spatial clonal structure

The spatial distribution of clones of *Q. eduardii* and *Q. potosina* shows that ramets grow close to

each other (Fig. 1a, b). The number of ramets varied twice as much in *Q. eduardii* (1 – 15 ramets) than in *Q. potosina* (1 – 6 ramets). However, the mean number of ramets (*Q. eduardii* = 4.36 ± 3.70 and *Q. potosina* = 3.27 ± 1.28), was not significantly different between species according to a Mann-Whitney rank test ($U = 159$, $P = 0.603$).

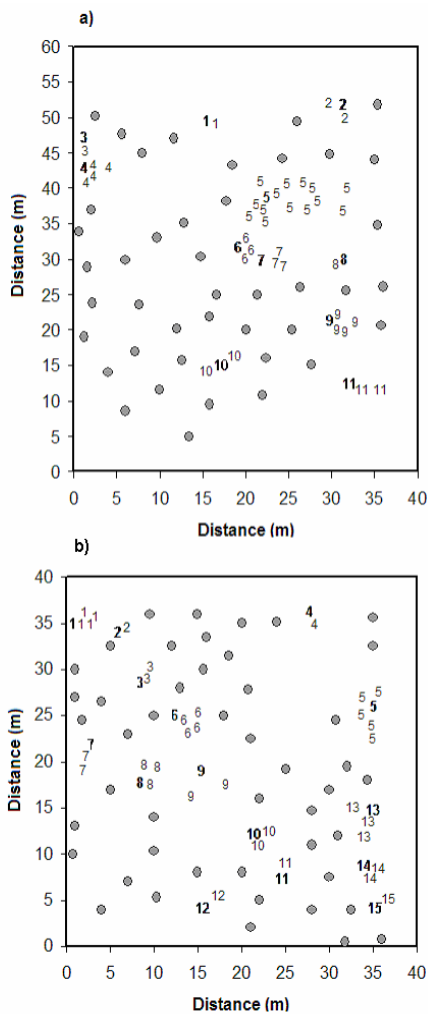


Fig1. Spatial distribution of: a) *Q. eduardii* and b) *Q. potosina* at El Sinaí, Sierra Fría, Aguascalientes, México. Circles represent unique genets, whereas repeated numbers represent ramets from the same genet, whose number in bold represent the adult tree of each genet.

The maximum distance between pairs of ramets with the same genotype was twofold in *Q. eduardii* (12 m) than in *Q. potosina* (6 m). The estimated area occupied by the largest clones of *Q. eduardii* and *Q. potosina* was of 58 m² and 16 m², respectively.

Correlograms of both species calculated at various distance classes with 99% confidence intervals are given in Fig. 2. At the ramet level (a, b), both species had a significant positive autocorrelation at short distances (*Q. eduardii* < 11 m and *Q. potosina* 4 m), showing an aggregated spatial distribution. Contrary, at larger distances the autocorrelation was negative, which means that ramets had a random spatial distribution. Also, at the genet level (c, d) the autocorrelation analyses showed a random distribution.

Clonal diversity

At a large scale clonal diversity was high for both species ($G/N = 1$; $D = 1$); all individuals were genetically different. However, at a small scale (El Sinaí), some individuals were of similar genotype, therefore, clonal diversity was lower (*Q. eduardii*, $G/N = 0.60$, $D = 0.963$ and *Q. potosina*, $G/N = 0.65$, $D = 0.985$). Populations of both species consisted of 35– 40% equal genotypes, and of 60 –65% genetically different individuals.

Genetic diversity parameters

Of the 58 (*Q. eduardii*) and 44 (*Q. potosina*) bands analyzed, 38 (65%) and 26 (59%) were

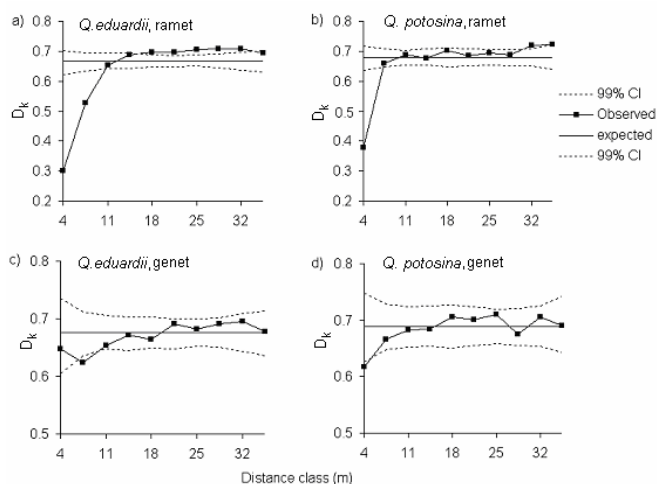


Fig 2. Spatial autocorrelation coefficients and distance classes for ramets (a, b) and genets (c, d) of *Q. eduardii* and *Q. potosina*. Points represent observed values of D_k , solid line represents expected values for a random distribution and the dashed lines the upper and lower 99% confidence limits.

polymorphic. Genetic diversity indexes (H_e , I) were more similar among populations of *Q. eduardii* than of populations of *Q. potosina* (Table 1). A Kruskal-Wallis Analysis of Variance showed no significant differences in genetic diversity indexes (H_e and I) among populations of *Q. eduardii*. However, genetic diversity (H_e and I) of *Q. potosina* was significantly different among populations (H_e : $H = 9.39$, $P = 0.009$; I : $H = 9.39$, $P = 0.009$). A multiple comparison Tukey test showed that these indexes were significantly different at La Araña than at La Congoja and El Sinaí. On the other hand, t -student and power tests showed that there were no significant differences between mean genetic diversity indexes of *Q. eduardii* and *Q. potosina*.

The analysis of molecular variance (AMOVA) showed that most of the variation of

the genetic diversity was found within populations in both species. A significant proportion of the genetic diversity ($P < 0.002$) was due to differences among populations in both species (Table 2). Genetic differentiation among populations (F) was 0.13 in *Q. potosina* and 0.19 in *Q. eduardii*. The number of migrants per generation (Nm) was almost half in *Q. eduardii* (1.95) than in *Q. potosina* (3.76).

Discussion

Size and spatial distribution of genets

The spatial distribution of *Quercus eduardii* and *Q. potosina* is similar to other clonal oaks like *Q. laevis*, *Q. margaretta*, and *Q. chrysolepsis* (Berg and Hamrick, 1994; Montalvo *et al.*, 1997); ramets of these species grow relatively close to the parent tree. The area occupied by the largest genets of either *Q. eduardii* or *Q. potosina* do not exceed 60 m^2 , which is by far lower than that occupied by the largest genet of *Q. havardii* ($\sim 7,000 \text{ m}^2$) studied by Mayes *et al.* (1998), or by clones of species such as *Populus tremuloides*, which occupied an area of $460,000 \text{ m}^2$ (Peterson and Jones, 1997).

The size of genets of *Q. eduardii* and *Q. potosina* (4.4 and 3.3 ramets per genet, respectively) is comparable to that of *Q. chrysolepsis* with 3.4 ramets per genet (Montalvo *et al.*, 1997). These authors suggested that genets of *Q. chrysolepsis* have a small size because it takes many years to develop a large genet and there are multiple

cycles of disturbance, particularly fire, and resprouting. This also might explain the small size of genets of *Q. eduardii* and *Q. potosina*, whose populations have been subject to human disturbance for long time.

Spatial clonal structure

Clonality has a strong influence on the spatial clonal structure of *Q. eduardii* and *Q. potosina* at distances smaller than < 11 m, and 4 m, respectively. The short distances among ramets within genets and the autocorrelation analysis point to an aggregated pattern of distribution. In contrast, at larger distances both species showed a random spatial distribution. It is likely that the limited distances the ramets can spread and the availability of suitable habitat patches can influence the spatial patterns of these species. Burke *et al.* (2000) suggest that ramets tend to aggregate in suitable patches regardless of whether or not they are produced by the same genet. Clearly, clonal spread may facilitate resource uptake in patchy environments (Hutchings and Wijesinghe, 1997). The random distribution found at larger distances in both species supports this idea.

At the genet level there is a random genetic structure among individuals of *Q. eduardii* and *Q. potosina*; in both species genotypes are randomly distributed throughout the area. Numerous studies with oak species have shown a random distribution (Montalvo *et al.*, 1997; Streiff *et al.*, 1998; Chung and Chung,

2002; Chung *et al.*, 2002). *Quercus* species are self-incompatible and wind-pollinated (Chung *et al.*, 2002), thus, flowers likely receive plenty amount of pollen from other genets. This might explain the random genetic structure found in populations of *Q. eduardii* and *Q. potosina*.

Being these species wind-pollinated it is likely that pollen can travel long distances, therefore ensuring an extensive gene flow. Dow and Ashley (1998) provide evidence of high levels of long-distance pollination in *Q. macrocarpa*. This mechanism seems to be quite efficient in oak species whose acorns are large, thus acting as a homogenizing factor that can disrupt the cluster effect caused by low or restricted acorn dispersal. Acorns of *Q. eduardii* and *Q. potosina* are dispersed mainly by gravity, restricted to one or few meters from the maternal tree. Therefore, long-distance pollination prevents the formation of a clustered spatial genetic structure (Streiff *et al.*, 1998; Chung and Chung, 2002; Chung *et al.*, 2002).

Clonal diversity

Almost 50% of the sampled individuals of both species are unique genotypes, while 12 and 16% of individuals of *Quercus eduardii* and *Q. potosina*, respectively, are composed of clones of different sizes. Clonal diversity was high at a large ($G/N = 1$, $D = 1$) and small scales ($G/N = 0.60$, $D = 0.963$ for *Q. eduardii* and $G/N = 0.65$, $D = 0.985$ for *Q. potosina*). Populations of both species at El Sinaí were composed of 35 ? 40% of individuals with equal genotypes, indicating a

clonal origin. The remaining 60 ? 65% were unique genotypes, which suggest a sexual origin, although it is also possible that they were produced clonally, but no other ramets from that genet were sampled. These values are higher than the average reported by Ellstrand and Roose (1987) for clonal plants ($G/N = 0.17$, $D = 0.62$), and similar to other oak species like *Q. laevis* and *Q. margaretta* (Berg and Hamrick, 1994), *Q. chrysolepis* (Montalvo *et al.*, 1997), and *Q. geminata* (Insworth *et al.*, 2003).

Values of clonal diversity of *Q. eduardii* and *Q. potosina* close to unity are comparable to other clonal plants in which no seedling recruitment has been observed (Jonsson *et al.*, 1996; Verburg *et al.*, 2000; Hangelbroek *et al.*, 2002). It seems that there is an input of new

genets in the populations from repeated seedling recruitment (RSR) as suggested by Eriksson (1989, 1993), thus preventing dominance of one or few genets (Watkinson and Powell, 1993). Low rates of seedling recruitment have been observed in oak populations (Borchert *et al.*, 1989; Hernández-Reyna and Ramírez-García, 1995; Thadani and Ashton, 1995). Factors like normal masting (Zavala and García, 1997; Healy *et al.*, 1999), seed and seedling predation (Borchert *et al.*, 1989; Thadani and Ashton, 1995; Gómez *et al.*, 2003; Li and Zhang, 2003), and unfavorable sites for seedlings establishment (Borchert *et al.*, 1989; Negi *et al.*, 1996; Larsen and Johnson, 1998; Vetaas, 2000) have been proposed to explain the low rates of seedling recruitment.

Table 1. Parameters of genetic diversity for 38 loci of four populations of *Quercus eduardii*, and 26 loci of three populations of *Q. potosina*. N = number of individuals sampled per population, H_e = expected heterozygosity, I = Shannon's diversity index, and %P = percentage of polymorphic loci.

Populations	N	H_e	I	%P
<i>Q. eduardii</i>				
La Araña	30	0.33 ± 0.15	0.50 ± 0.20	92
El Ocote	30	0.33 ± 0.14	0.49 ± 0.17	97
La Congoja	30	0.32 ± 0.16	0.49 ± 0.21	95
El Sinaí	30	0.34 ± 0.14	0.51 ± 0.17	97
Mean (± 1 SD)	30	0.33 ± 0.11	0.50 ± 0.14	95 ± 2.2
<i>Q. potosina</i>				
La Araña	30	0.41 ± 0.09	0.60 ± 0.10	100
La Congoja	30	0.34 ± 0.10	0.52 ± 0.12	100
El Sinaí	30	0.30 ± 0.16	0.46 ± 0.21	92
Mean (± 1 SD)	30	0.35 ± 0.11	0.53 ± 0.14	97 ± 4.4

Genetic diversity and structure

Species with clonal propagation often have high levels of genetic diversity (Ellstrand and Roose, 1987). *Q. eduardii* and *Q. potosina* are not the exception; both species showed larger levels of genetic diversity than other clonal and non-clonal oak species (Manos and Fairbrothers, 1987; Schnabel and Hamrick, 1990; Berg and Hamrick, 1994; Le Corre *et al.*, 1997; Mayes *et al.*, 1998), and other species of the Family Fagaceae (Huang *et al.*, 1998). According to Pappert *et al.* (2000) if one or few seedlings establish successfully, then new genotypes are introduced into a population and this will increase significantly the genotypic diversity of the population. Thus, this seems a reasonable

explanation why these species maintain high levels of genetic diversity.

Although the level of genetic differentiation among populations of *Q. eduardii* ($F_{ST} = 0.19$) and *Q. potosina* ($F_{ST} = 0.13$), was slightly higher than the average reported by

Hamrick *et al.* (1992) for 28 species of oaks (mean $G_{ST} = 0.11$), *Q. eduardii* and *Q. potosina* still showed low levels of differentiation among population. This pattern is characteristic of the genus *Quercus* (Manos and Fairbrothers, 1987; Schnabel and Hamrick, 1990; Berg and Hamrick, 1994; Le Corre *et al.*, 1997; Huang *et al.*, 1998; Montalvo *et al.*, 1997; Chung and Chung, 2002; Chung *et al.*, 2002). An outcrossing breeding system (Chung *et al.*,

Table 2. Analysis of Molecular Variance (AMOVA) for *Quercus. eduardii* and *Q. potosina*.

	d.f.	Sum of squares	Mean squares	Variance components	% of total variance	F_{ST}	P
<i>Q. eduardii</i>							
Among population	3	157.41	52.47	1.58	18.59	0.185	<0.002
Within population	112	773.49	6.91	6.91	81.41		
<i>Q. potosina</i>							
Among population	2	54.27	27.13	0.79	12.99	0.129	<0.002
Within population	81	425.90	5.26	5.25	87.01		

2002; Montalvo *et al.*, 1997), long-distance pollen movement by wind (Dow and Ashley, 1998), and probably secondary acorn dispersal by animals seem responsible for the low levels of differentiation among populations, which should improve homogeneity of allele frequency between adjacent local populations (Dow and Ashley, 1998; Chung and Chung, 2002; Chung *et al.*, 2002).

This seems to be consistent with the values of migrate estimate (Nm) obtained for both species ($Q. eduardii = 1.95$, and $Q. potosina = 3.76$). According to Wright (1951), Hartl and Clark (1989), and Slatkin (1994), when $Nm > 1$ the amount of gene exchange among populations is enough to prevent the effect of genetic drift and differentiation among populations. If a small amount of gene flow occasionally adds new genes to the population then, genetic variation can be preserved.

In summary, *Q. eduardii* and *Q. potosina* maintain high levels of clonal and genetic diversity because of successful sexual reproduction, which allows gene flow among population, and successful seedling establishment. High levels of genetic diversity of these species, low levels of genetic differentiation attained among populations, their widespread distribution in Sierra Fría, and the great capacity of regeneration both by clonal spread and sexual reproduction, are highly important considerations that should be taken for successful reforestation and conservation programs. Such programs must include seed

collections for either reforestation or germplasm banks. Due to the small genet size and the high clonal diversity of these species, seeds can be collected in any place in Sierra Fría, Aguascalientes.

Acknowledgments

The authors are especially grateful to two anonymous reviewers for their valuable critical comments; Gabriel G. Adame and SEDESO of Aguascalientes for field assistance; Carmen Sánchez for support in RAPD analysis; Oscar Rodriguez for his help in the laboratory; and M. en C. Susana Valencia and M. en C. Margarita de la Cerda for identifying these species. Financial support was provided by CONABIO (L210) and PAPIIT (IN211100).

References

- Abrahamson, W.G. (1980) Demography and vegetative reproduction. In *Demography and Evolution in Plant Populations* (O. Solbrig, ed.), pp.89–106. Blackwell, Oxford, England.
- Berg, E.E. and Hamrick, J.L. (1994) Spatial and genetic structure of two Sandhills oaks: *Quercus laevis* and *Q. margaretta* (Fagaceae). *Am. J. Bot.* **81**, 7–14.
- Borchet, M.I., Davis, F.W., Michaelsen, J. and Oyler, L.D. (1989) Interactions of factors affecting seedling recruitment of blue oak (*Quercus douglasii*) in California. *Ecology* **70**, 389–404.
- Burke, J.M., Bulger, M.R., Wesselingh, R.A. and Arnold, M.L. (2000) Frequency and spatial

- patterning of clonal reproduction in *Louisiana Iris* hybrid populations. *Evolution* **54**, 137–144.
- Chung, M.Y., Nason, J., Chung, M.G., Kim, K., Park, C.W., Sun, B.Y. and Pak, J.H. (2002) Landscape-level spatial genetic structure in *Quercus acutissima* (Fagaceae). *Am. J. Bot.* **89**, 1229–1236.
- Chung, M.Y. and Chung, M.G. (2002) Fine-scale genetic structure in populations of *Quercus variabilis* (Fagaceae) from southern Korea. *Can. J. Bot.* **80**, 1034–1041.
- Cook, R.E. (1979) Asexual reproduction: a further consideration. *Am. Nat.* **113**, 769–772.
- Cook, R.E. (1985) Growth and development in clonal plant populations. In *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms* (J.B.C. Jackson, L.W. Buss, and R.E. Cook, eds.), pp.259–296. Yale University Press, London, England.
- Crow, J.F. and Aoki, K. (1984) Group selection for a polygenic behavioral trait: estimating the degree of population subdivision. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **81**, 6073–6077.
- de La Cerda, M. (1999) *Encinos de Aguascalientes*. Universidad Autónoma de Aguascalientes, México.
- Degen, B. (2001) SGS: Spatial Genetic Software. Computer program and user's manual. <http://Kourou.cirad.fr/genetique/software.html>.
- Deichsel, G. and Trampisch, H.J. (1985) *Clusteranalyse und Iskriminanzanalyse*. Gustav Fisher, Stuttgart, Germany.
- Dow, B.D. and Ashley, M.V. (1998) High levels of gene flow in bur oak revealed by paternity analysis using microsatellites. *J. Hered.* **89**, 62–70.
- Eckert, C.G. (2002) The loss of sex in clonal plants. *Evol. Ecol.* **15**, 501–520.
- Ellstrand, N.C. and Roose, M.L. (1987) Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. *Am. J. Bot.* **74**, 123–131.
- Eriksson, O. (1989) Seedling dynamics and life histories in clonal plants. *Oikos* **55**, 231–238.
- Eriksson, O. (1993) Dynamics of genets in clonal plants. *Trends Ecol. Evol.* **8**, 313–316.
- Excoffier, L., Smouse, P.E. and Quattro, J.M. (1992) Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* **131**, 479–491.
- Excoffier, L. (1993) WINAMOVA, version 1.55: A window program for the analyses of molecular population genetic data computer software distributed by author. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Geneva.
- Francis, C.Y. and Rong-Cai, Y. (1999) Population genetic analysis (POPGENE) 1.31: A window program for the analyses of population genetic analysis computer software distributed by author.

- Gómez, J.M., García, D. and Zamora, R. (2003) Impact of vertebrate acorn and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *For. Ecol. Manage.* **180**, 125–134.
- Hamrick, J.L. and Godt, M.J.W. (1989) Allozyme diversity in plant species. In *Plant Population Genetics, Breeding and Genetic Variations in Plants* (A.H.D. Brown, M.T., Clegg, A.L. Kahler and B.S. Weir, eds.), pp.43–63. Sunderland, Massachusetts, USA.
- Hamrick, J.L., Godt, M.J.W. and Sherman-Broyles, S. L. (1992) Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New For.* **6**, 95–124.
- Hangelbroek, H.H., Ouborg, N.J., Santamaría, L. and Schwenk, K. (2002) Clonal diversity and structure within a population of the pondweed *Potamogeton pectinatus* foraged by Bewick's swans. *Mol. Ecol.* **11**, 2137–2150.
- Hartl, D.L. and Clark, A.G. (1989) *Principles of Population Genetics*. Sinauer Associates Sunderland, Massachusetts, USA.
- Healy, W.M., Lewis, A.M. and Boose, E.F. (1999) Variation of red oak acorn production. *For. Ecol. Manage.* **116**, 1–11.
- Hernández-Reyna, A. and Ramírez-García, A. (1995) Efecto de tratamientos de manejo del sotobosque en la regeneración del encino, del A. E. F. Piedra Alta, San Luis Potosí. In *III Seminario Nacional sobre Utilización de Encinos (Tomo I)*, Linares, N. L. (Universidad Autónoma de Nuevo León. Facultad de Ciencias Forestales, ed.), pp.239–252. Nuevo León, México.
- Horak, M.J., Holt, J.S. and Ellstrand, N.C. (1987) Genetic variation in yellow nutsedge (*Cyperus esculentus*). *Weed Sci.* **35**, 506–512.
- Huang, H., Dane, F. and Kubisiak, T.L. (1998) Allozyme and RAPD analysis of the genetic diversity and geographic variation in wild population of the American chestnut (Fagaceae). *Am. J. Bot.* **85**, 1013–1021.
- Hutchings, M.J. and Wijesinghe, D.K. (1997) Patchy habitats, division of labour and growth dividends in clonal plants. *Trends Ecol. Evol.* **12**, 390–394.
- Insworth, E.A.A., Tranel, P.J., Drake, B.G. and Long, S.P. (2003) The clonal structure of *Quercus geminata* revealed by conserved microsatellite loci. *Mol. Ecol.* **12**, 527–532.
- Janzen, D.H. (1971) Seed predation by animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **2**, 465–492.
- Jonsson, B.O., Jónsdóttir, I.S. and Cronberg, N. (1996) Clonal diversity and allozyme variation in populations of the arctic sedge *Carex bigelowii* (Cyperaceae). *J. Ecol.* **84**, 449–459.
- Kelly, D. (1994) The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends Ecol. Evol.* **9**, 465–470.
- Klimes, L., Klimesova, J., Hendricks, R. and van Groenendael, J. (1997) Clonal Plant architecture: a comparative analysis of form and function. In *The Ecology and Evolution of Clonal Plants* (H. de Kroon, and J. van

- Groenendael, eds.), pp.1–29. Backhuys Publishers, Leiden, Netherlands.
- Labworks, (1999) UPV: Ultraviolet-products Ltd. (Version 3.2).
- Larsen, D.R. and Johnson, P.S. (1998) Linking the ecology of natural oak regeneration to silviculture. *For. Ecol. Manage* **106**, 1–7.
- Le Corre, V., Dumolin-Lapegue, S. and Kremer, A. (1997) Genetic variation at allozyme and RAPD loci in sessile oak *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.: the role of history and geography. *Mol. Ecol.* **6**, 519–529.
- Lewontin, R.C. (1972) The apportionment of human diversity. *Evol. Biol.* **6**, 381–398.
- Li, H.J. and Zhang, Z.B. (2003) Effect of rodents on acorn dispersal and survival of the Liaodong oak (*Quercus liaotungensis* Koidz.). *For. Ecol. Manage* **176**, 387-396.
- Manos, P.S. and Fairbrothers, D.E. (1987) Allozyme variation in populations of six northeastern American red oaks (Fagaceae: *Quercus* subg. *Erythrobalanus*). *Syst. Bot.* **12**, 365–373.
- Mayes, S.G., McGinley, M.A. and Werth, C.R. (1998) Clonal population structure and genetic variation in sand-shinnery oak, *Quercus harvardii* (Fagaceae). *Am. J. Bot.* **85**, 1609–1617.
- McLellan, A.J., Prati, D., Kaltz, O. and Schmid, B. (1997) Structure and analysis of phenotypic and genetic variation in clonal plants. In *The Ecology and Evolution of Clonal Plants* (H. de Kroon and J. van Groenendael, eds.), pp.185–210. The Backhuys Publishers, Leiden Netherlands.
- Miller, M.P. (2000) 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.
- Mogie, M. and Hutchings, M.J. (1990) Phylogeny, ontogeny and clonal growth in vascular plants. In *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function* (J. van Groenendael, and H. de Kroon, eds.), pp.3–22. SPB Academic Publishing, The Hague, Netherlands.
- Montalvo, A M., Conard, S.G., Thompson, C. M. and Hodgskiss, P. D. (1997). Population structure, genetic diversity, and clone formation in *Quercus chrysolepis* (Fagaceae). *Am. J. Bot.* **84**, 1553–1564.
- Negi, A.S., Negi, G.C.S. and Singh, S.P. (1996) Establishment and growth of *Quercus floribunda* seedlings after a mast year. *J. Veg. Sci.* **7**, 559–564.
- Pappert, R.A., Hamrick, J.L. and Donovan, L.A. (2000) Genetic variation in *Pueraria lobata* (Fabaceae), an introduced, clonal, invasive plant of the southeastern United States. *Am. J. Bot.* **87**, 1240–1245.
- Peterson, C.J. and Jones, R.H. (1997) Clonality in woody plant: a review and comparison with clonal herbs. In *The Ecology and Evolution of Clonal Plants* (H. de Kroon and J. van Groenendael, eds.), pp.263–289. The Backhuys Publishers, Leiden, Netherlands.

- Pleasants, J.M. and Wendel, J.F. (1989) Genetic diversity in a clonal narrow endemic, *Erythronium propullans*, and its wide spread progenitor, *Erythronium albidium*. *Am. J. Bot.* **76**, 1136–1151.
- Pielou, E.C. (1969) *An Introduction to Mathematical Ecology*. Wiley-Interscience, New York, USA.
- Richards, A.J. (1986) *Plant Breeding Systems*. George Allen and Unwin, London, England.
- Rogers, R. and Johnson, P.S. (1998) Approaches to modeling natural regeneration in oak-dominated forest. *For. Ecol. Manage* **106**, 45–54.
- Sánchez-Hernández, C. and Esteban-Jiménez, R. (submitted). Two-mini-preparation protocols to DNA extraction for plants with high polysaccharide and secondary metabolites. *Biotechniques*.
- Schnabel, A. and Hamrick, J.L. (1990) Comparative analysis of population genetic structure in *Quercus macrocarpa* and *Q. gambellii* (Fagaceae). *Syst. Bot.* **15**, 240–251.
- SEDES0 (1993). *Estudio para la declaratoria de la Sierra Fría como área natural protegida (Volumen No 2)*. SEDES0, México.
- Slatkin, M. (1994) Gene flow and population structure. In *Ecological Genetics* (L. Real, ed.), pp.3–17. Princeton University press.
- Soane, I.D. and Watkinson, A.R. (1979) Clonal variation in populations of *Ranunculus repens*. *New Phytol.* **82**, 557–573.
- Streiff, R., Labbe, T., Bacilieri, R., Steinkellner, H., Glössl, J. and Kremer, A. (1998) Within?population genetic structure in *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. assessed with isozymes and microsatellites. *Mol. Ecol.* **7**, 317–328.
- Thadani, R. and Ashton, P.M.S. (1995) Regeneration of banj oak (*Quercus leucotrichophora* A. Camus) in the Central Himalaya. *For. Ecol. Manage.* **78**, 217–224.
- Vetaas, O.R. (2000) The effect of environmental factors on the regeneration of *Quercus semecarpifolia* Sm. in Central Himalaya, Nepal. *Plant Ecol.* **146**, 137–144.
- Verburg, R., Maas, J. and During, H.J. (2000) Clonal diversity in differently-aged populations of the pseudo-annual clonal plant *Circaea lutetiana* L. *Plant Biol.* **2**, 646–652.
- Watkinson, A.R. and Powell, J.C. (1993) Seedling recruitment and the maintenance of clonal diversity in plant populations—a computer simulation of *Ranunculus repens*. *J. Ecol.* **81**, 707–717.
- Wright, S. (1951) The genetic structure of populations. *Ann. Eugen.* **15**, 323–354
- Zavala, Ch.F. and García M.E. (1997) Plántulas y rebrotes en la regeneración de encinos en la Sierra de Pachuca, Hidalgo. *Agrociencia* **31**, 323–329.

6. DISCUSIÓN GENERAL

6.1 Ecología y Genética

Los resultados de este estudio sugieren que las intensidades de explotación forestal y la ganadería realizadas en Sierra Fría, no han afectado el crecimiento poblacional de *Quercus eduardii* y *Q. potosina*. Las tasas de crecimiento poblacional obtenidas con los análisis matriciales determinístico, periódico y estocástico indican que las poblaciones de ambas especies se encuentran en equilibrio demográfico, tanto en los sitios perturbados como en los no perturbados, así como en las parcelas excluidas y no excluidas (Capítulo 1). Este resultado puede ser consecuencia de dos causas: 1) que las actividades antropogénicas (explotación forestal y ganadería) practicadas en Sierra Fría no han sido muy severas, o 2) que las dos especies de encinos estudiadas presentan un mecanismo de regeneración eficiente, principalmente por la producción de nuevos individuos a través de la raíz, lo que ha logrado amortiguar el efecto de los disturbios.

Se conoce que la intensidad y frecuencia de los disturbios en la zona de estudio han cambiado a través del tiempo (SEDESO 1993; Minnich et al. 1994), siendo éstos más severos durante las décadas de 1920 a 1950. Durante este tiempo, la explotación forestal, así como el cambio de uso de suelo para actividades agrícolas y ganaderas propiciaron que los bosques de encinos se fragmentaran (SEDESO 1993; Minnich et al. 1994). No obstante esto, Minnich et al. (1994) sugieren que los bosques de encinos en Sierra Fría presentan una fragmentación mínima, y proponen que las poblaciones de encinos se están regenerando actualmente por medio de la producción de rebrotes vía crecimiento clonal. En este estudio se observó que las poblaciones de *Q. eduardii* y *Q. potosina* se regeneran principalmente por vía clonal, debido a que la reproducción sexual ocurrió sólo en uno de cuatro años.

La forma de Jinvertida observada en la estructura de tamaños de las dos especies estudiadas (Capítulo 1) apoya la evidencia encontrada por Minnich et al. (1994). Este tipo de estructura ha sido encontrada en especies de encinos de zonas templadas y subtropicales con abundante regeneración a través de semilla y crecimiento clonal (Parker & Peet 1984; Sano 1997; Vetaas 2000). La gran cantidad de individuos pequeños, sin tallo lignificado, encontrados en las poblaciones de *Q. eduardii* y *Q. potosina* de acuerdo al estudio demográfico sugiere que las poblaciones se regeneran eficientemente como resultado del crecimiento clonal (rebrotos, Capítulo 1). Sin embargo, los resultados de análisis genéticos realizados en individuos pequeños, juveniles y adultos de ambas especies en la zona, muestran que el reclutamiento en ambas especies ocurre por reproducción sexual y por crecimiento clonal (Capítulo 2).

A pesar de que no se observó el establecimiento de nuevos individuos provenientes de semilla en ninguna de las dos especies (Capítulo 1); el establecimiento de plántulas podría ocurrir de manera esporádica a lo largo de la vida de estas especies. Eriksson (1989, 1993) indica que una gran mayoría de especies clonales presentan reclutamiento de plántulas de manera esporádica. A esta estrategia de reclutamiento Eriksson la denominó RSR (por sus siglas en inglés, Repeated Seedling Recruitment), la cual es una estrategia caracterizada por reclutamientos esporádicos (e.g. décadas), pero que ocurren de manera espaciada en el tiempo. Larsen & Johnson (1998) sugiere que una gran diversidad de especies de encinos que habitan ambientes semiáridos, presentan esta estrategia de reclutamiento. Los altos niveles de diversidad genética y clonal (Capítulo 2) indican que *Q. eduardii* y *Q. potosina*, especies que se distribuyen en ambientes semiáridos, presentan una estrategia de

reclutamiento RSR, que impide la dominancia de uno o pocos genets, e introduce nueva variación genética a través de la recombinación sexual dentro de sus poblaciones. De manera similar, Soane & Watkinson (1979) y Watkinson & Powell (1993) explican, con base en simulaciones computacionales examinando diferentes niveles de reclutamiento de plántulas, mortalidad y tasas de producción de rebrotes en poblaciones de *Ranunculus repens* que la diversidad genética puede ser mantenida, siempre y cuando existan reclutamientos de plántulas derivadas de reproducciones sexuales esporádicas dentro una población.

La regeneración por semilla es escasa o puede estar ausente en especies de encinos (Borchert et al. 1989; Hernández-Reyna & Ramírez-García 1995; Thadani & Ashton 1995; Li & Zhang 2003). Factores ecológicos tan diversos como la depredación de bellotas y plántulas (Borchert et al. 1989; Thadani & Asthon 1995; Li & Zhang 2003), la variación entre años en la producción de bellotas (normal masting, Kelly 1994; Healy et al. 1999), y sitios no favorables para el establecimiento de las plántulas (Borchert et al. 1989; Negi et al. 1996, Larsen & Johnson, 1998; Vetaas, 2000), han sido propuestos para explicar los bajos niveles de establecimiento de plántulas derivadas de la reproducción sexual.

En *Q. eduardii* y *Q. potosina* los eventos de reproducción sexual parecen tener una relación directa con la cantidad de precipitación (>650mm). En México, no existen estudios que examinen la variación en la producción de bellotas entre años (“normal masting”) en especies de encinos. Sin embargo, la evidencia de variaciones temporales en la producción de bellotas (Capítulo 1) como resultado de condiciones climáticas, así como el consenso generalizado de los pobladores de Sierra Fría, en cuanto a la presencia de años “buenos” y

años “malos” en la producción de bellotas, hace suponer que estas especies presentan “normal masting”. Esto, asociado a una gran depredación de bellotas (obs. pers.), pueden ser las causas de no haber observado reclutamiento de plántulas en las poblaciones de Sierra Fría.

La reproducción sexual en especies clonales puede ser sustituida por el crecimiento clonal en respuesta a factores ecológicos y/o genéticos (Eckert 2002; Clark-Tapia 2004). En *Q. eduardii* y *Q. potosina*, el crecimiento clonal constituye una importante estrategia ecológica para la supervivencia de las poblaciones. Aparentemente, estas especies responden a las condiciones semiáridas de Sierra Fría mediante crecimiento clonal. Tiffeny & Niklas (1985) y Klimes et al. (1997) sugieren que la capacidad de crecimiento clonal constituye una adaptación a condiciones ambientales extremas. También se ha sugerido que el crecimiento clonal en otras especies de encinos, es una alternativa de regeneración de las poblaciones en hábitats áridos o semiáridos (Muller 1951; Larsen & Johnson 1998; Zavala-Chávez & García-Moya 1997; Papatheodorou et al. 1998).

Paysen et al. (1991) sugieren que la distribución espacial de los ramets de un genet puede estar determinada por el tipo de disturbio antropogénico. Montalvo et al. (1997) encontraron que la presencia de ciclos de disturbio frecuentes propician un número pequeño de ramets por genet y favorecen, además, la agregación de los ramets de *Q. chrysolepsis*, quizás debido a que el desarrollo de los genets grandes toma muchos años y se requieren múltiples ciclos de disturbio. Este patrón se ha reportado también en otras especies de encinos clonales, donde el disturbio ocasiona una distribución agregada de ramets y un número pequeño de ramets por genet (Berg & Hamrick 1994). *Q. eduardii* y *Q. potosina* presentan genets cuyos ramets tienen una distribución

agregada y que están compuestos por pocos ramets (4.4 ramets por genet de *Q. eduardii* y 3.3 ramets por genet de *Q. potosina*, ver Capítulo 2). Es probable que el tipo de arreglo espacial que presentan los clones de *Q. eduardii* y *Q. potosina* pueda ser consecuencia del disturbio ocasionado, en su mayor parte, por la explotación forestal o el sobrepastoreo, o quizás también, al tipo de estrategia de crecimiento clonal que presentan las especies.

Charpentier et al. (2000) y Clark-Tapia (2004), sugieren que la distribución espacial de un genet puede aumentar la probabilidad de geitonogamia, es decir, la polinización entre flores de un mismo ramet o la polinización entre ramets de un mismo genet. Aún cuando se desconoce el sistema reproductivo y los mecanismos de polinización de ambas especies, suponemos que éste es auto incompatible y que la polinización es por viento, como se han descrito para otras especies de encinos (Chung & Chung 2002; Chung et al. 2002). Sin embargo, es necesario profundizar en el conocimiento del sistema reproductivo de los encinos estudiados.

6.2. Manejo y Conservación

Los resultados de este estudio muestran que las poblaciones de *Q. eduardii* y *Q. potosina* son demográfica y genéticamente viables y que éstas no se encuentran amenazadas y mucho menos, en peligro de extinción. No obstante que en Sierra Fría se han presentado altos grados de disturbio, parece que actualmente las poblaciones se encuentran poco fragmentadas como consecuencia de una regeneración eficiente de sus poblaciones (ver sección 6.1). La regeneración a través de mecanismos sexuales (bellotas) o crecimiento clonal (rebrotos) ha permitido mantener altos niveles de diversidad genética y clonal dentro de las poblaciones. Asimismo, el alto intercambio

genético (vía polen o dispersión de bellotas) entre sus poblaciones está actuando como una fuerza homogeneizadora de las frecuencias alélicas. Este intercambio genético es responsable de que las poblaciones analizadas presenten niveles de diversidad genética considerables y una baja diferenciación entre poblaciones (Capítulo 2).

El que las poblaciones de *Q. eduardii* y *Q. potosina* se encuentren demográficamente estables y presenten un potencial genético considerable, permite que las estrategias de conservación se faciliten. Por ejemplo, para su conservación en un banco de germoplasma o para el establecimiento de viveros con fines de restauración de zonas perturbadas, una colecta de bellotas en cualquier área de Sierra Fría, preservaría la diversidad genética. Un criterio importante a considerar en especies clonales es el número de ramets que componen a un genet y la expansión de los genets, ya que éstos pueden afectar las estimaciones de diversidad genética y clonal (Xie et al. 2002; Clark-Tapia 2004). De acuerdo con el tamaño y la extensión de los genets de *Q. eduardii* y *Q. potosina* (Capítulo 2), se recomienda que la colecta de bellotas se lleve a cabo a intervalos de distancia mayores que 10 y 20 m, respectivamente. De esta manera garantizamos tener una muestra representativa de la mayor diversidad genética de las poblaciones y lograr además, una conservación exitosa (ex situ o in situ) ya que esto asegura una colecta de individuos con genotipos distintos.

Es importante recordar que Sierra Fría es un área natural protegida, por lo que no se permite actualmente un manejo silvícola (SEDESOL 1993). Sin embargo, se han considerado planes de manejo silvícola, los cuales han sido presentados para su evaluación como una propuesta de manejo integral de la reserva a futuro. En la última década, se han planteado y aprobado estrategias

de manejo de vida silvestre a través de la creación de UMA's (unidades de manejo para la conservación de la vida silvestre) con fines de lucro. A pesar de que el aprovechamiento racional de la madera, no es posible a corto plazo, el manejo adecuado de los encinares como hábitat de la vida silvestre puede ser una alternativa. Diversos autores sugieren que existe un estrecho engranaje entre conceptos de manejo forestal y estrategias de aprovechamiento de la vida silvestre (Müller-Using 1994; Healy et al. 1999) y destacan la importancia de comprender, por ejemplo, la variación anual en la producción de bellotas con fines de conservación y manejo de la vida silvestre (Goodrum et al. 1971; Healy et al. 1999). En sierra Fría, el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y el guajolote silvestre (*Meleagris gallopavo*) son especies aprovechadas cinegéticamente, siendo los bosques de encino el hábitat de estas especies y las bellotas una fuente de alimento cuando el recurso está disponible. En este sentido, conocer y mantener la dinámica del encinar es vital para el manejo de especies silvestres con fines comerciales y del manejo silvícola cuando se tenga una comprensión integral del sistema. Con esto se evitaría el alto costo que resulta de la acumulación de experiencia vía el método de ensayo y error, tan frecuentemente usado en México (Bonfil 1998).

El uso de simulaciones en matrices de proyección en estudios demográficos permite un manejo exitoso de una especie maderable, al identificar los límites de cosecha que una población puede tolerar (Pinard 1993; Bernal 1998; Zuidema 2000; Ticktin et al. 2002). Las simulaciones realizadas en este trabajo permitieron mostrar el efecto que tendría la aplicación de diferentes regímenes de cosecha sobre el crecimiento o estabilidad de las poblaciones en zonas perturbadas y no perturbadas. La incorporación de modelos que contemplan la variabilidad ambiental interanual permite, además,

estimar la viabilidad de las poblaciones a largo plazo (Zuidema 2000; Mandujano et al 2001; Ticktin et al. 2002; Kwit et al. 2004) y planear, sobre bases sólidas, la aplicación de posibles prácticas de manejo para una especie (Zuidema 2000; Ticktin et al. 2002). En *Quercus eduardii* y *Q. potosina* el porcentaje de individuos adultos que se puede extraer sin afectar el crecimiento poblacional es muy pequeño, entre 2 y 5% (Capítulo 1). La experiencia de manejo de encinos con fines comerciales es escasa y está poco desarrollada en México (Müller-Using 1994; Park 2001). En este contexto, no existe experiencia alguna de índole silvícola en Sierra Fría, debido a que no se ha aplicado en ninguna especie (Hesselbach-Moreno 1998).

El hecho de no contar con antecedentes de un manejo silvícola del encinar en Sierra Fría, limita la aplicación de un posible plan de manejo para estas dos especies. Sin embargo, la evidencia demográfica y genética aportada en este estudio, con respecto a una regeneración eficiente a través de bellotas y de rebrotes, hacen posible dar recomendaciones que ayuden a la elaboración de un plan de manejo futuro para la región. Una recomendación apropiada sería que la tala de los árboles adultos en las dos especies no debería exceder al 5%, tomando en consideración los resultados de las simulaciones estocásticas (Capítulo 1), que incluyen los efectos de la variación ambiental interanual en los límites máximos de cosecha (Nantel et al. 1996; Ticktin et al. 2002). Si la cosecha excedería el porcentaje recomendado, es probable que sea necesario esperar entre 50 a 60 años para volver a realizar un manejo de las poblaciones, que sería un periodo de regeneración natural como el reportado por Minnich et al. (1994) en Sierra Fría. Además, con la finalidad de realizar un plan de manejo apropiado de los encinares en Sierra Fría, las recomendaciones de cosecha proporcionadas en este estudio podrían ser

incorporadas al Método de Desarrollo Silvícola (MDS) desarrollado para México en 1973, bajo el Plan de Mejoramiento Silvícola (Rodríguez et al. 1993), para así captar al máximo el potencial productivo de las especies a través de la aplicación de técnicas silvícolas adecuadas para cada condición del bosque.

Diversos autores sugieren que la falta de conocimientos sobre la regeneración natural de las poblaciones de encinos sometidas a manejo, constituyen una limitante para establecer modelos precisos que simulen la evolución natural de la estructura poblacional entre ciclos de corta (Larson & Johnson 1998; Touchan & Ffolliott 1999; Park 2001) y que ayuden a predecir la evolución y la permanencia del recurso en el tiempo (Retana et al. 1992; Larsen & Johnson 1998; Touchan & Ffolliott 1999). En este contexto, se requiere explorar, con mayor profundidad, cuáles son los mecanismos de regeneración natural de las poblaciones de *Q. eduardii* y *Q. potosina*. Para ello, es necesario entender mejor los patrones de variación entre años en la producción de bellotas, y las condiciones microclimáticas requeridas en el establecimiento de plántulas. Esto permitirá tener una mayor comprensión de la dinámica de las poblaciones con fines de implementar técnicas de manejo más eficientes y estrategias de conservación más adecuadas.

7. CONCLUSIONES

- ◆ Las poblaciones de *Q. eduardii* y *Q. potosina* son demográfica y genéticamente viables y no se encuentran en peligro de extinción.
- ◆ Los disturbios antropogénicos no tuvieron un efecto significativo en la tasa de crecimiento poblacional en las dos especies de encinos.
- ◆ La regeneración por crecimiento clonal parece ser una respuesta al hábitat semiárido que prevalece en la zona, más que una respuesta a efectos de disturbios.
- ◆ La variación en la producción de bellotas varía *Q. eduardii* y *Q. potosina*, sugiere que ambas especies presentan normal-masting.
- ◆ Los valores de diversidad clonal y genética en ambas especies son altos y sugieren que la regeneración de las poblaciones ocurre por vía sexual y clonal.
- ◆ Las poblaciones de *Q. eduardii* y *Q. potosina* se encuentran compuestas por varios genets con un número pequeño de ramets.
- ◆ Se sugieren regímenes de cosecha entre 2 y 5% de los adultos para obtener un manejo adecuado que no afecte al crecimiento poblacional de las dos especies de encinos.

8. BIBLIOGRAFÍA

- Axelrold D. 1983. Biogeography of oaks in the Arcto-tertiary providence. *Annals Missouri Botanical Garden* 70: 629-657.
- Berg E.E. y Hamrick J.L. 1994. Spatial and genetic structure of two Sandhills oaks: *Quercus laevis* and *Q. margaretta* (Fagaceae). *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 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.
- Bonfil C. y Soberón J. 1999. *Quercus rugosa* seedling dynamics in relation to its re-introduction in a disturbed Mexican landscape. *Applied Vegetation Science* 2: 189-200.
- Borchet M.I., Davis F.W., Michaelsen J. y Oyler L.D. 1989. Interactions of factor affecting seedling recruitment of blue oak *Quercus douglasii* in California. *Ecology* 70: 389-404.
- Cabrera-García L., Mendoza P., Peña V., Bonfil C. y Soberón J. 1998. Evaluación de una plantación de encinos (*Quercus rugosa* Neé) en el Ajusco Medio, Distrito Federal. *Agrociencia* 32: 149-156.
- Challenger A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. Primera edición. Conabio-UNAM-Sierra Madre. México.

- Charpentier A., Grillas, P. y Thompson J.D. 2000. The effects of population size limitation on fecundity in mosaic populations of the clonal macrophyte *Scirpus maritimus* (Cyperaceae). *American Journal of Botany* 87: 502-507.
- Chung M.Y., Nason J., Chung M.G., Kim K., Park C.W., Sun B.Y. y Pak J.H., 2002. Landscape-level spatial genetic structure in *Quercus acutissima* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 89: 1229-1236.
- Chung M.Y. y Chung M.G. 2002. Fine-scale genetic structure in populations of *Quercus variabilis* (Fagaceae) from southern Korea. *Canadian Journal of Botany* 80: 1034-1041.
- Clark-Tapia R. 2004. Estructura clonal, demografía y biología reproductiva de *Stenocereus eruca* (Cactaceae) en las planicies de Magdalena, B.C.S. Tesis Doctoral. Posgrado en Ciencias Biomédicas-Instituto de Ecología. UNAM. México, D.F.
- de la Cerda M. 1999. Encinos de Aguascalientes. Segunda Edición. Universidad Autónoma de Aguascalientes. Aguascalientes.
- Eckert C.G. 2002. The loss of sex in clonal plants. *Evolutionary Ecology* 15: 501-520.
- Eriksson O. 1989. Seedling dynamics and life histories in clonal plants. *Oikos* 55: 231-238.
- Eriksson O. 1993. Dynamics of genets in clonal plants. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 313-316.
- García E. 1988. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Koppen, para adaptarlo a las condiciones de la República mexicana. Instituto de Geografía. UNAM. México. D. F.

- Gómez J.M., García D. y Zamora R. 2003. Impact of vertebrate acorn and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management* 180:125-134.
- González-Rivera R. 1993. La diversidad de encinos Mexicanos. *Revista Sociedad Mexicana de Historia Natural*. XLIV: 125-142.
- Goodrum P.D., Reid V.H. y Boyd C.E. 1971. Acorn yield, characteristics, and management criteria of oaks for wildlife. *Journal of Wildlife Management* 35: 520-532.
- Guedje N.M., Lejoly J., Nkongmeneck B. y Jonkers W.B.J. 2003. Population dynamics of *Garcinia lucida* (Clusiaceae) in Cameroonian Atlantic forests. *Forest Ecology and Management* 177: 231-241.
- Healy W.M., Lewis A.M. y Boose E.F. 1999. Variation of red oak acorn production. *Forest Ecology and Management* 116: 1-11.
- Hernández-Reyna A. y Ramírez-García A. 1995. Efecto de tratamientos de manejo del sotobosque en la regeneración del encino, del A.E.F. Piedra Alta, San Luis Potosí. pp 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.
- Hesselbach-Moreno H. 1998. Diversidad biológica de Sierra Fría. Cuaderno de trabajo. Agricultura y recursos naturales. Aguascalientes.
- Kelly D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Tree* 9: 465-470.
- Kelly D. y Sork V.L. 2002. Mast seeding in perennial plants: Why, how, Where? *Annual Review Ecology and Systematic* 33: 427-447.

- Klimes L., Klimesova J., Hendriks R. y Van Groenendael J .1997. Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function pp. 1-29. En: de Kroon H. y van Groenendael J. (eds.). The ecology and evolution of clonal plants. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Kwit C. Horvitz C.C. y Platt W.J. 2004. Conserving slow-growing, long-lived tree species: Input from the demography of a rare understory conifer, *Taxus floridana*. Conservation Biology 18: 432-443.
- Larsen D.R. y Johnson P.S. 1998. Linking the ecology of natural regeneration to silviculture. Forest Ecology and Management 106: 1-7.
- Li H.J. y Zhang Z.B. 2003. Effect of rodents on acorn dispersal and survival of the Liaodong oak (*Quercus liaotungensis* Koidz). Forest Ecology and Management 176: 387-396.
- Malanson G.P. y Trabaud L. 1988. Vigour of post-fire resprouting by *Quercus coccifera* L. Journal of Ecology 76: 351-365.
- Mandujano M.C., Montaña C., Franco M., Golubov, J. y Flores-Martínez A. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. Ecology 82: 344-359.
- Mansera O.R., Ordóñez M.J. y Dirzo R. 1997. Carbon emissions from Mexican forests: Current situation and long-term scenarios. Climatic Change 35: 265-295.
- Mayes S.G., McGinley M.A. y Werth C.R. 1998. Clonal population structure and genetic variation in sand-shinnery oak, *Quercus harvardii* (Fagaceae). American Journal of Botany 85: 1609-1617.
- Minnich R. Sosa Ramírez J. Franco-Vizcaíno E., Barry J. W y Siqueiros M.E. 1994. Reconocimiento preliminar de la vegetación y de los impactos de actividades humanas en la Sierra Fría, Aguascalientes, México.

- Investigación y Ciencia. Universidad autónoma de Aguascalientes.
Aguascalientes. Investigación y Ciencia 4:23-29.
- Montalvo M. A., Conard S.G. Thompson C.M. y Hodgskiss P.D. 1997. Population structure, genetic diversity, and clone formation in *Quercus chrysolepis* (Fagaceae). American Journal of Botany 84: 1553-1564.
- Moreno-Gómez S., Olvera-Vargas M. y Figueroa-Rangel B.L. 1995. Sistemas silvícolas para encinares en Cerro Grande, Sierra de Manantlán, Jalisco. pp. 301-319. En: III Seminario Nacional sobre utilización de encinos. Reporte Científico Número Especial 15, Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma de Nuevo León.
- Muller C.H. 1951. The significance of vegetative reproduction in *Quercus*. Madroño 11: 129-137.
- Muller-Using B. 1994. Contribuciones al conocimiento de los bosques de Encino y Pino-Encino en el Noreste de México. Reporte Científico No. Especial 14. Facultad de Ciencias Forestales. Nuevo León. México.
- Nantel P., Gagnon D. y Nault, A. 1996. Population viability analyses of American ginseng and wild leek harvested in stochastic environments. Conservation Biology 10: 608-621.
- Negi A.S., Negi G.C.S. & Singh S.P., 1996. Establishment and growth of *Quercus floribunda* seedlings after a mast year. Journal of Vegetation Science 7: 559-561.
- Nixon K.C. 1993. Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. Annals Science Forestry. 50: 25-34
- Nixon K.C. 1998. El género *Quercus* en México. pp. 435-447. En: Ramamoorthy T.R., Bye R., Lot A. y Fa J., (eds). Diversidad, Biológica de Mexico:

orígenes y distribución. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Papatheodorou M.E., Pantis J.D. y Stamou G.P. 1998. The effect of grazing on phenology and biomass allocation in *Quercus coccifera* (L). *Acta Oecologica* 4: 339-347.

Park A. 2001. Environmental influences on post-harvest natural regeneration in Mexican pine-oak forests. *Forest Ecology and Management* 144: 213-228.

Parker A.J. y Peet R.K. 1984. Size and age structure of conifer forests. *Ecology* 65: 1685-1689.

Paysen T. E., Narog M.G., Tissell R.G. y Lardner M.A. 1991. Trunk and root sprouting on residual trees after thinning a *Quercus chrysolepsis* stand. *Forest Science* 37: 17-27.

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.

Quintana-Ascencio P. 1989. La condición sucesional de dos encinos dominantes (*Quercus laurina* Humb & Bonpl. y *Quercus crispipilis* Trel.) de los bosques templados de los altos de Chiapas. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados de Chapingo, México.

Rao P., Barik S.K., Pandey H.N. y Tripathi R.S. 1990. Community composition and tree population structure in a sub-tropical broad-leaved forest along a disturbance gradient. *Vegetatio* 88: 151-162.

Retana J. Riba M. Castell C. y Espelta J.M. 1992. Regeneration by sprouting of holm-oak (*Quercus ilex*) stands exploited by selection thinning. *Vegetation Science* 99: 355-364.

- Reyes I. y Gama-Castro J.E. 1995. Revaloración de la importancia de los encinos. pp. 44-55. 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.
- Rodríguez C.F., Ruiz R.V. y Musaler X.L. 1993. El manejo forestal en la zona templado-fría. pp. 115-119. En: Making Sustainability operational: Fourth Mexico/US Symposium. USDA Forest Service, Santa Fe, New Mexico.
- Rogers R. y Johnson P.S. 1998. Approaches to modeling natural regeneration in oak-dominated forest. *Forest Ecology and Management* 106: 45-54.
- Rzendowski J. 1981. Vegetación de México. 1era. edición. Editorial Limusa, México
- Sano J. 1997. Age and size distribution in a long-term forest dynamics. *Forest Ecology and Management* 92: 39-44.
- SEDESOL. 1993. Estudio para la declaratoria de la Sierra Fría como área natural protegida (Volumen No 2). Primera edición SEDESOL. Aguascalientes.
- Siqueiros M.E. 1989. Coníferas de Aguascalientes. Segunda edición. Universidad Autónoma de Aguascalientes. México.
- Soane I.D. y Watkinson A.R. 1979 Clonal variation in populations of *Ranunculus repens*. *New Phytol.* 82: 557-573.
- Sork V.L., Bramble J. y Sexton O. 1993. Ecology of mast-fruiting in three species of North American deciduous oaks. *Ecology* 74: 528-541.
- Ticktin T., Nantel P., Ramirez F. y Johns T. 2002. Effects of variation on harvest limits for non timber forest species in Mexico. *Conservation Biology* 16: 691-705.

- Tiffney B.H. y Niklas K.J. 1985. Clonal growth in land plants: a paleobotanical perspective. pp. 35-66. En: Jackson J.B.C., Buss L.W. y Cook R.E. (eds.). Population biology and evolution of clonal organisms. Yale University Press, New Haven, USA.
- Thadani R. y Ashton P.M.S. 1995. Regeneration of banj oak (*Quercus leucotrichophora* A. Camus) in the Central Himalaya. Forest Ecology and Management 78: 217- 224.
- Tobar E. 2004.
- Touchan R. and Ffolliott P.F. 1999. Thinning of emory oak coppice: Effects on growth, yield, and harvesting cycles. The southwestern Naturalist 44: 1-5.
- Vetaas O.R. 2000. The effect of environmental factors on the regeneration of *Quercus semecarpifolia* Sm. in Central Himalaya, Nepal. Plant Ecology 146: 137–144.
- Valencia S. 1989. Contribución al conocimiento del género *Quercus* (Fagaceae) en el estado de Guerrero, México. Tesis de Licenciatura. UNAM. México.
- Vázquez Villagran M. A. 1992. El género *Quercus* (Fagaceae) en el estado de Puebla. Tesis de Licenciatura. UNAM. México.
- Villarreal M. 1986. Contribución al conocimiento del género *Quercus* en el estado de Jalisco. Universidad Autónoma de Guadalajara, México.
- Watkinson A.R. y Powell J.C. 1993. Seedling recruitment and the maintenance of clonal diversity in plant populations—a computer simulation of *Ranunculus repens*. Journal of Ecology 81: 707-717.
- Xie Z., Lu Y., Ge S., Hong D. y Li Fa. 2001. Clonality in wild rice (*Oryza rufipogon*, Poaceae) and its implications for conservation management. American Journal of Botany 88: 1058-1064.

- Zavala-Chavéz F. 1990. Los encinos mexicanos: un recurso desaprovechado. *Ciencia y Desarrollo Nov-Dic*: 43-51.
- Zavala-Chavéz F. 1995. Consideraciones ecológicas del los encinos del Parque Nacional El Chico, Hidalgo. pp. 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.
- Zavala-Chávez F. y García-Maya E. 1997. Plántulas y rebrotes en la regeneración de encinos en la Sierra de Pachuca Hidalgo. *Agrociencia* 31: 323-329.
- Zuidema P. 2000. Demography of exploited tree species in the Bolivian Amazon. Tesis de Doctorado. Universidad de Utrech, Países Bajos.

9. AGRADECIMIENTOS

En primer lugar y de manera muy especial un cariñoso agradecimiento a la Dra. Ana Mendoza Ochoa, quien más que un asesor durante estos años, me brindo su amistad, ayuda en los momentos difíciles de mi vida y dio la oportunidad de adquirir una experiencia invaluable para mi formación académica.

A los miembros de mi comité tutorial: Dr. Daniel Piñero y Dr. Jorge Campos, por sus comentarios, discusión y sugerencias realizadas durante el desarrollo de esta Tesis.

Al Dr. Miguel Franco por haber sido parte de mi comité tutorial y su gran apoyo académico en las primeras etapas de la realización de esta tesis.

Al Dr. Carlos Vázquez por el privilegio que fue que formara parte de mi comité tutorial, y donde este le mando un agradecimiento muy especial.

Al M. en C. Salvador Sánchez-Colón por su gran apoyo en aspectos estadísticos y sus valiosos comentarios.

Un gran reconocimiento a ti Rocío Esteban por tu amistad y brindarme su gran apoyo incondicional en el laboratorio.

A ti Miroslava porque tu apoyo, por escucharme y comprenderme siempre.

A Gabriel Adame por ayudarme tanto años en el trabajo de campo.

A la Maestras en ciencias Margarita de la Cerda y Susana Valencia por ayudarme a identificar las pesadillas de *Q. eduardii* y *Q. potosina*.

A Gabriela Jiménez por su gran apoyo con el idioma ingles.

Al Dr. Héctor Godínez por sus valiosos comentarios y sugerencias.

A ti Carmén Sánchez por esas técnicas que me facilitates para mi trabajo genético.

A Efraín Tobar por tus valiosos comentarios.

A toda la gente del laboratorio de poblaciones (Ofelia, Rocío, Juan Carlos, Margarita, Eva) que ayudaron a crear un ambiente de trabajo agradable.

A las diversas personas que me apoyaron en laboratorio de genética Alejandra Moreno, Karen, Rodolfo, Alejandra, Patricia. Asimismo, agradezco muy especialmente a Oscar Rodríguez por verme apoyado en el laboratorio durante mi estancia.

A Leticia del laboratorio de comunidades un agradecimiento especial.

A Carolina Espinosa por toda la ayuda logística, asimismo a Lupita y Alejandro por facilitarme literatura en la biblioteca y a Alejandro y David en cómputo por darme algunos programas que hicieron más fácil mi trabajo.

Agradezco muy especialmente a la gente de SEDESOL de Aguascalientes por su apoyo incondicional para que este trabajo fuera posible.

A la gente de Sierra Fría muy especialmente al Sr. Carlos Guerrero por permitirme trabajar en su Rancho El Paraíso, de igual manera al dueño de la Araña y El Sinai. A León por cuidar mis parcelas.

Este trabajo fue financiado con el apoyo de los proyectos CONABIO L-210 de Ana Mendoza, Papiit-DGAPA IN-21100 Ana Mendoza y Daniel Piñero.

Por último agradezco, al Instituto de Ecología por permitirme estudiar y crecer en sus instalaciones.

10. APÉNDICE

10.1 Apéndice 1

Cuadro 1.- Ecuaciones que describen por sitio y especie la relación no lineal entre el área basal (cm²) y altura (cm).

Sitio	<i>Q. eduardii</i>	<i>Q. potosina</i>
Perturbado excluido	Altura = $(999.4183 * \text{Área basal}) / (30.59866 + \text{Área basal})$	Altura = $(839.5558 * \text{Área basal}) / (30.56948 + \text{Área basal})$
Perturbado no excluido	Altura = $(966.7504 * \text{Área basal}) / (27.83404 + \text{Área basal})$	Altura = $(666.6761 * \text{Área basal}) / (17.29043 + \text{Área basal})$
No perturbado excluido	Altura = $(978.8476 * \text{Área basal}) / (33.60410 + \text{Área basal})$	Altura = $(781.6761 * \text{Área basal}) / (30.59866 + \text{Área basal})$
No perturbado no excluido	Altura = $(947.8582 * \text{Área basal}) / (37.32664 + \text{Área basal})$	Altura = $(634.1540 * \text{Área basal}) / (11.69592 + \text{Área basal})$

10.2 Apéndice 2

Cuadro 1.- Matrices de transición para las poblaciones de *Q. eduardii* en el sitio perturbado excluido para cuatro años de estudio.

a) 1997-1998

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	1.015	0.110	0.110	0.110	0.110	0.110
3	0.000	0.005	0.976	0.000	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.024	0.990	0.056	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.010	0.866	0.000	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.022	0.857	0.000
7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.143	0.962

b) 1998-1999

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	1.078	0.243	0.180	0.180	0.180	0.180
3	0.000	0.004	0.805	0.048	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.008	0.887	0.000	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.018	0.981	0.000	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019	0.965	0.000
7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.035	0.957

c) 1999-2000

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	0.964	0.076	0.076	0.076	0.076	0.076
3	0.000	0.003	0.786	0.000	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.071	0.895	0.000	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.105	0.813	0.000	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.063	0.833	0.000
7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.167	0.952

d) 2000-2001

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.000	0.000	0.000	0.000	502.1	275.5	818.5
2	0.065	0.929	0.137	0.054	0.054	0.054	0.054
3	0.000	0.005	0.894	0.000	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.023	0.938	0.000	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.006	0.994	0.000	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.006	0.990	0.000
7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.010	0.985

a) El coeficiente a_{22} en negritas el 89.2% corresponde a la permanencia y 10.84% a la clonalidad.

b) El coeficiente a_{22} en negritas el 83.3% corresponde a la permanencia y 16.7% a la clonalidad mientras que el coeficiente a_{23} el 74% corresponde a la clonalidad y 26% al retroceso.

c) El coeficiente a_{22} en negritas el 92.11% corresponde a la permanencia y el 7.89% a la clonalidad.

d) El coeficiente a_{22} en negritas el 94% corresponde a la permanencia y 6% a la clonalidad mientras que el coeficiente a_{23} el 39% es clonalidad y 61% corresponde al retroceso.

Cuadro 2.- Matrices de transición para las poblaciones de *Q. eduardii* en el sitio perturbado no excluido para cuatro años de estudio.

a) 1997-1998

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	1.061	0.195	0.160	0.160	0.160	0.160
3	0.000	0.004	0.750	0.118	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.043	0.823	0.000	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.059	0.927	0.000	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.020	0.933	0.000
7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.067	0.940

b) 1998-1999

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	1.012	0.092	0.092	0.092	0.092	0.092
3	0.000	0.010	0.992	0.000	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.008	0.786	0.106	0.071	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.071	0.769	0.000	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.020	0.858	0.000
7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.071	0.917

c) 1999-2000

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	0.969	0.139	0.100	0.100	0.100	0.100
3	0.000	0.008	0.808	0.000	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.115	0.964	0.063	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.036	0.875	0.083	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.063	0.872	0.000
7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.045	0.933

d) 2000-2001

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.000	0.000	0.000	76.190	614.2	631.3	4955
2	0.065	0.947	0.066	0.066	0.066	0.066	0.066
3	0.000	0.006	0.886	0.000	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.019	0.879	0.000	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.010	0.993	0.000	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.007	0.906	0.000
7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.011	0.937

a) El coeficiente a_{22} en negritas el 84.9% corresponde a la permanencia y 15.1% a la clonalidad mientras que el coeficiente a_{23} el 82% corresponde a la clonalidad y el 18% al retroceso.

b) El coeficiente a_{22} en negritas el 91% corresponde a la permanencia y 9% a la clonalidad.

c) El coeficiente a_{22} en negritas 89.68% corresponde a la permanencia y el 10.32% a la clonalidad mientras que el coeficiente a_{23} 72% corresponde a la permanencia y 28% al retroceso.

d) El coeficiente a_{22} en negritas 93% corresponde a la permanencia y 7% a la clonalidad.

Cuadro 3.- Matrices de transición para las poblaciones de *Q. eduardii* en el sitio no perturbado excluido para cuatro años de estudio.

a) 1997-1998

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	0.859	0.066	0.066	0.066	0.066	0.066
3	0.000	0.009	0.800	0.000	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.057	0.900	0.000	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.029	0.900	0.000	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.100	0.983	0.000
7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.017	0.955

b) 1998-1999

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	1.054	0.091	0.091	0.091	0.091	0.091
3	0.000	0.024	0.998	0.000	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.002	0.999	0.000	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.001	0.977	0.000	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.989	0.000
7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.011	0.979

c) 1999-2000

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	0.924	0.073	0.073	0.073	0.073	0.073
3	0.000	0.015	0.929	0.000	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.036	0.929	0.000	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.036	0.952	0.000	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.048	0.955	0.000
7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.045	0.947

d) 2000-2001

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.000	0.000	0.000	0.000	240.0	354.9	1262
2	0.065	0.889	0.120	0.120	0.120	0.120	0.120
3	0.000	0.006	0.951	0.037	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.016	0.958	0.100	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.005	0.681	0.000	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019	0.818	0.000
7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.182	0.965

a) El coeficiente a_{22} en negritas el 92.32% corresponde a la permanencia y 7.68% a la clonalidad.

b) El coeficiente a_{22} en negritas el 91.36% corresponde a la permanencia y 8.64% a la clonalidad.

c) El coeficiente a_{22} en negritas el 92.1% corresponde a la permanencia y 7.9% a la clonalidad.

d) El coeficiente a_{22} en negritas el 86.5% corresponde a la permanencia y 13.5% a la clonalidad.

Cuadro 4.- Matrices de transición para las poblaciones de *Q. eduardii* en el sitio no perturbado no excluido para cuatro años de estudio.

a) 1997-1998

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	0.987	0.074	0.074	0.074	0.074	0.074
3	0.000	0.003	0.956	0.000	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.004	0.895	0.071	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.053	0.870	0.111	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.778	0.000
7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.111	0.960

b) 1998-1999

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	1.032	0.099	0.099	0.099	0.099	0.099
3	0.000	0.005	0.998	0.000	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.002	0.965	0.000	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.007	0.977	0.000	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.985	0.000
7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.015	0.933

c) 1999-2000

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	0.995	0.140	0.140	0.140	0.140	0.140
3	0.000	0.006	0.919	0.000	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.081	0.943	0.036	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.057	0.928	0.000	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.036	0.857	0.000
7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.143	0.857

d) 2000-2001

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	274.500	179.500
2	0.065	0.953	0.120	0.120	0.120	0.120	0.120
3	0.000	0.005	0.880	0.000	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.080	0.941	0.000	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.029	0.964	0.000	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.036	0.998	0.000
7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.002	0.974

a) El coeficiente a_{22} en negritas el 92.5% corresponde a la permanencia y 7.5% a la clonalidad.

b) El coeficiente a_{22} en negritas el 90.4% corresponde a la permanencia y 9.6% a la clonalidad.

c) El coeficiente a_{22} en negritas el 86% corresponde a la permanencia y 14% a la clonalidad.

d) El coeficiente a_{22} en negritas el 87.4% corresponde a la permanencia y 12.7% a la clonalidad.

Cuadro 5.- Matrices de transición para las poblaciones de *Q. potosina* en el sitio perturbado excluido para cuatro años de estudio.

a) 1997-1998

	1	2	3	4	5	6
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	0.941	0.063	0.063	0.063	0.063
3	0.000	0.002	0.939	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.061	0.960	0.022	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.040	0.913	0.048
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.022	0.905

b) 1998-1999

	1	2	3	4	5	6
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	0.948	0.100	0.100	0.100	0.100
3	0.000	0.014	0.742	0.037	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.161	0.741	0.045	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.148	0.909	0.050
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.950

c) 1999-2000

	1	2	3	4	5	6
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	1.082	0.097	0.097	0.097	0.097
3	0.000	0.005	0.990	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.010	0.881	0.044	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.008	0.904	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.008	0.968

d) 2000-2001

	1	2	3	4	5	6
1	0.000	0.000	0.000	0.000	9.725	497.3
2	0.046	0.923	0.069	0.069	0.069	0.069
3	0.000	0.010	0.840	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.120	0.808	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.038	0.951	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.049	0.875

a) El coeficiente a_{22} en negritas el 93.3% corresponde a la permanencia y 6.7% a la clonalidad.

b) El coeficiente a_{22} en negritas el 89.45% corresponde a la permanencia y 10.55% a la clonalidad.

c) El coeficiente a_{22} en negritas el 91.03% corresponde a la permanencia y 8.97% a la clonalidad.

d) El coeficiente a_{22} en negritas el 92.5% corresponde a la permanencia y 7.5% a la clonalidad

Cuadro 6. - Matrices de transición para las poblaciones de *Q. potosina* en el sitio perturbado no excluido para cuatro años de estudio.

a) 1997-1998

	1	2	3	4	5	6
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	0.985	0.100	0.079	0.079	0.079
3	0.000	0.014	0.894	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.021	0.957	0.024	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.043	0.969	0.065
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.007	0.935

b) 1998-1999

	1	2	3	4	5	6
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	1.016	0.100	0.100	0.100	0.100
3	0.000	0.003	0.929	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.048	0.916	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.042	0.955	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.931

c) 1999-2000

	1	2	3	4	5	6
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	0.880	0.049	0.049	0.049	0.049
3	0.000	0.003	0.863	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.012	0.945	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.013	0.849	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.011	0.964

d) 2000-2001

	1	2	3	4	5	6
1	0.000	0.000	0.000	0.000	44.18	510.4
2	0.046	0.945	0.083	0.055	0.055	0.055
3	0.000	0.006	0.917	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.028	0.827	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.130	0.973	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.027	0.969

a) El coeficiente a_{22} en negritas el 92% corresponde a la permanencia y 8% a la clonalidad mientras que el coeficiente a_{23} el 79% corresponde a la clonalidad y el 21% al retroceso.

b) El coeficiente a_{22} en negritas el 90.15% corresponde a la permanencia y 9.85% a la clonalidad.

c) El coeficiente a_{22} en negritas 94.43% corresponde a la permanencia y el 5.57% a la clonalidad.

d) El coeficiente a_{22} en negritas 94.18% corresponde a la permanencia y 5.82% a la clonalidad mientras que el coeficiente a_{23} 66.27% corresponde a la permanencia y 9.85% al retroceso.

Cuadro 7.- Matrices de transición para las poblaciones de *Q. potosina* en el sitio no perturbado excluido para cuatro años de estudio.

a) 1997-1998

	1	2	3	4	5	6
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	1.001	0.050	0.050	0.050	0.050
3	0.000	0.005	0.941	0.034	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.059	0.955	0.011	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.011	0.977	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.012	0.952

b) 1998-1999

	1	2	3	4	5	6
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	1.030	0.059	0.059	0.059	0.059
3	0.000	0.009	0.882	0.000	0.011	0.000
4	0.000	0.000	0.098	0.933	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.056	0.971	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.018	0.854

c) 1999-2000

	1	2	3	4	5	6
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	0.884	0.073	0.073	0.073	0.073
3	0.000	0.006	0.783	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.043	0.955	0.011	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.011	0.966	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.002	0.923

d) 2000-2001

	1	2	3	4	5	6
1	0.000	0.000	0.000	0.000	41.62	1745
2	0.046	0.905	0.073	0.073	0.073	0.073
3	0.000	0.006	0.998	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.002	0.955	0.011	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.011	0.978	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.011	0.957

a) El coeficiente a_{22} en negritas el 95% corresponde a la permanencia y 5% a la clonalidad.

b) El coeficiente a_{22} en negritas el 94.27% corresponde a la permanencia y 5.73% a la clonalidad.

c) El coeficiente a_{22} en negritas el 91.74% corresponde a la permanencia y 8.26% a la clonalidad.

d) El coeficiente a_{22} en negritas el 91.9% corresponde a la permanencia y 8.1% a la clonalidad

Cuadro 8.- Matrices de transición para las poblaciones de *Q. potosina* en el sitio no perturbado no excluido para cuatro años de estudio.

a) 1997-1998

	1	2	3	4	5	6
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	1.002	0.124	0.081	0.081	0.081
3	0.000	0.008	0.915	0.074	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.021	0.889	0.057	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.037	0.922	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.021	0.932

b)1998-1999

	1	2	3	4	5	6
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	1.049	0.094	0.094	0.094	0.094
3	0.000	0.011	0.894	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.106	0.852	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.111	0.961	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.039	0.747

c)1999-2000

	1	2	3	4	5	6
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
2	0.000	0.930	0.089	0.067	0.067	0.067
3	0.000	0.007	0.969	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.009	0.964	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.036	0.995	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.005	0.947

d)2000-2001

	1	2	3	4	5	6
1	0.000	0.000	0.000	0.000	47.89	613.2
2	0.046	0.941	0.056	0.056	0.056	0.056
3	0.000	0.005	0.967	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.011	0.944	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.019	0.948	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.026	0.953

a) El coeficiente a_{22} en negritas el 91.9% corresponde a la permanencia y 8.1% a la clonalidad mientras que el coeficiente a_{23} el 65.33% corresponde a la clonalidad y el 34.67% al retroceso.

b) El coeficiente a_{22} en negritas el 91.03% corresponde a la permanencia y 8.97% a la clonalidad.

c) El coeficiente a_{22} en negritas 92.79% corresponde a la permanencia y el 7.21% a la clonalidad, mientras que el coeficiente a_{23} 75.3% corresponde a la permanencia y 24.7% al retroceso.

d) El coeficiente a_{22} en negritas 94% corresponde a la permanencia y 6% a la clonalidad.

10.3 Apéndice 3

Cuadro 1. - Matrices de transición promedio para las poblaciones de *Q. eduardii* en los sitios: a) perturbado excluido, b), perturbado no excluido, c) no perturbado excluido y, d) no perturbado no excluido.

a)

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.000	0.000	0.000	0.000	125.5	68.87	204.62
2	0.016	0.997	0.142	0.105	0.105	0.105	0.105
3	0.000	0.004	0.865	0.012	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.032	0.928	0.014	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.035	0.914	0.000	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.028	0.911	0.000
7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.089	0.964

b)

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.000	0.000	0.000	19.04	153.5	157.8	1238.7
2	0.016	0.997	0.123	0.105	0.105	0.105	0.105
3	0.000	0.007	0.859	0.029	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.046	0.863	0.042	0.018	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.044	0.891	0.021	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.027	0.892	0.000
7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.049	0.932

c)

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.000	0.000	0.000	0.000	60.00	88.72	315.50
2	0.016	0.932	0.088	0.088	0.088	0.088	0.088
3	0.000	0.014	0.920	0.009	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.028	0.947	0.025	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.018	0.878	0.000	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.048	0.936	0.000
7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.064	0.962

d)

	1	2	3	4	5	6	7
1	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	68.62	44.875
2	0.016	0.992	0.108	0.108	0.108	0.108	0.108
3	0.000	0.005	0.938	0.000	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.042	0.936	0.027	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.037	0.935	0.028	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.030	0.905	0.000
7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.068	0.932

a) El coeficiente a_{22} en negritas el 89% corresponde a la permanencia y 11% a la clonalidad mientras que el coeficiente a_{23} el 73.94% corresponde a la clonalidad y el 26.06% al retroceso.

b) El coeficiente a_{22} en negritas el 89.5% corresponde a la permanencia y 10.5% a la clonalidad, mientras que el coeficiente a_{23} el 82.86% corresponde a la clonalidad y el 17.14% al retroceso.

c) El coeficiente a_{22} en negritas 90.6% corresponde a la permanencia y el 9.4% a la clonalidad.

d) El coeficiente a_{22} en negritas 89.1% corresponde a la permanencia y 10.9% a la clonalidad.

Cuadro 2. - Matrices de transición promedio para las poblaciones de *Q. potosina* en los sitios: a) perturbado excluido, b), perturbado no excluido, c) no perturbado excluido y, d) no perturbado no excluido.

a)

	1	2	3	4	5	6
1	0.000	0.000	0.000	0.000	2.431	124.3
2	0.012	0.974	0.082	0.082	0.082	0.082
3	0.000	0.008	0.878	0.009	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.088	0.847	0.028	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.059	0.919	0.025
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.025	0.925

b)

	1	2	3	4	5	6
1	0.000	0.000	0.000	0.000	11.04	127.6
2	0.012	0.957	0.083	0.071	0.071	0.071
3	0.000	0.007	0.901	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.027	0.911	0.006	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.057	0.937	0.016
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.017	0.950

c)

	1	2	3	4	5	6
1	0.000	0.000	0.000	0.000	10.40	436.2
2	0.012	0.955	0.064	0.064	0.064	0.064
3	0.000	0.006	0.901	0.009	0.003	0.000
4	0.000	0.000	0.051	0.950	0.008	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.022	0.973	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.011	0.922

d)

	1	2	3	4	5	6
1	0.000	0.000	0.000	0.000	11.97	153.3
2	0.012	0.981	0.091	0.075	0.075	0.075
3	0.000	0.008	0.935	0.019	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.038	0.912	0.014	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.051	0.957	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.895

a) El coeficiente a_{22} en negritas el 91.58% corresponde a la permanencia y 8.42% a la clonalidad.

b) El coeficiente a_{22} en negritas el 92.58% corresponde a la permanencia y 7.42% a la clonalidad, mientras que el coeficiente a_{23} el 85.54% corresponde a la clonalidad y el 14.46% al retroceso.

c) El coeficiente a_{22} en negritas 93.29% corresponde a la permanencia y el 6.71% a la clonalidad.

d) El coeficiente a_{22} en negritas 92.35% corresponde a la permanencia y 7.65% a la clonalidad mientras que el coeficiente a_{23} el 17.58% corresponde a la clonalidad y el 82.42% al retroceso.