

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

LA DIMENSIÓN FRACTAL COMO MEDIDA DESCRIPTIVA DE LA COMPLEJIDAD DEL DOSEL Y DEMOGRAFÍA DE *Quercus castanea* Née y *Quercus obtusata* Bonpl., EN EL ÁREA VOLUNTARIA A LA CONSERVACIÓN TSÍNTANI RENACER, ACUITZIO DEL CANJE, MICHOACÁN

PRESENTA:

GRACIELA JIMÉNEZ GUZMÁN

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ERNESTO VICENTE VEGA PEÑA. INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM.

> COMITÉ TUTOR AL: M. C. IRENE PISANTY BARUCH. FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.

> > DR. FERNANDO PINEDA GARCÍA. ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNAM, UNIDAD MORELIA.

MORELIA, MICHOACÁN JUNIO, 2019



Universidad Nacional Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

LA DIMENSIÓN FRACTAL COMO MEDIDA DESCRIPTIVA DE LA COMPLEJIDAD DEL DOSEL Y DEMOGRAFÍA DE *Quercus castanea* Née y *Quercus obtusata* Bonpl., EN EL ÁREA VOLUNTARIA A LA CONSERVACIÓN TSÍNTANI RENACER, ACUITZIO DEL CANJE, MICHOACÁN

PRESENTA:

GRACIELA JIMÉNEZ GUZMÁN

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ERNESTO VICENTE VEGA PEÑA. INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM.

> COMITÉ TUTOR AL: M. C. IRENE PISANTY BARUCH. FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.

> > DR. FERNANDO PINEDA GARCÍA. ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNAM, UNIDAD MORELIA.

MORELIA, MICHOACÁN JUNIO, 2019

UN/M OSGR/DO Ciencias Biológicas

COORDINACIÓN

OFICIO CPCB/468/2019 Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

M. en C. Ivonne Ramírez Wence Directora General de Administración Escolar, UNAM P r e s e n t e

1 But

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, en su sesión ordinaria del día 11 de marzo de 2019, aprobó el siguiente jurado para la presentación del examen de grado de MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS a la alumna JIMÉNEZ GUZMÁN GRACIELA, con número de cuenta 309198518 con la tesis titulada, "La dimensión fractal como medida descriptiva de la complejidad del dosel y demografía de Quercus castanea Née y Quercus obtusata Bonpl., en el área voluntaria a la conservación Tsíntai Renacer, Acuitzio del Canje, Michoacán", realizada bajo la dirección del DR. ERNESTO VICENTE VEGA PEÑA:

Presidente:	Dra. Susana Valencia Ávalos
Vocal:	Dr. Pedro Eduardo Miramontes Vidal
Secretario:	M. en C. Irene Pisanty Baruch
Suplente:	Dr. Edgar Javier González Liceaga
Suplente:	Dr. Rafael Aguilar Romero

Sin otro particular, quedo de usted.

A T E N T A M E N T E "POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU" Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 23 de abril de 2019



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA COORDINADOR DEL PROGRAMA

Unidad de Posgrado • Coordinación del Posgrado en Ciencias Biológicas Edificio D, 1er. Piso, Circuito de Posgrados Cd. Universitaria Delegación Coyoacán C.P. 04510 Cd. Mx. Tel. 5623 7002 http://pcbiol.posgrado.unam.mx

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM.

Al CONACyT por la beca (817856) por la beca que me otorgó para mis estudios de posgrado.

Al tutor principal de este trabajo: Dr. Ernesto Vicente Vega Peña.

A los miembros del comité tutoral: M. C. Irene Pisanty Baruch y Dr. Fernando Pineda García.

AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL

Al Dr. Ernesto Vicente Vega Peña por la dirección esta tesis. Al laboratorio de Modelación de Sistemas Socioambientales del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), que prestó sus instalaciones para la realización de este trabajo.

A los miembros del comité tutoral: M. C. Irene Pisanty Baruch de la Facultad de Ciencias (UNAM) y al Dr. Fernando Pineda García de la Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES) Unidad Morelia, por sus valiosas observaciones.

Al Dr. Ernesto Vicente Vega Peña, al Biól. Ignacio Palacios Avila dla Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES) Unidad Morelia y al Biól. Miguel Ángel Romero Sosa de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH), por su colaboración y tiempo durante el trabajo de campo.

Al Área Voluntaria a la Conservación Tsíntani Renacer y a su propietario el Dr. Pablo Eulogio Alarcón Chiarés, por el apoyo y facilidades otorgadas.

Al Dr. Guillermo Ibarra Manríquez y a la M. en C. Guadalupe Cornejo Tenorio del laboratorio Ecología y Sistemática Vegetal del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM, por su apoyo en la determinación taxonómica.

A los miembros del jurado asignado: a la Dra. Susana Valencia Ávalos, al Dr. Pedro Eduardo Miramontes Vidal, a la M. en C. Irene Pisanty Baruch y al Dr. Edgar Javier González Liceaga de la Facultad de Ciencias de la UNAM, así como al Dr. Rafael Aguilar Romero de la Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES) Unidad Morelia.

5

Dedicatoria

A mi papá y a mi mamá.

A Ignacio.

El sueño de la razón produce monstruos.

Francisco Goya, 1799

Índice

Resumen10	
Abstract11	
ntroducción general12	
1. Los bosques de encinos12	
2. Introducción a complejidad y dimensión fractal de las copas13	
3. Introducción a la demografía14	
Literatura citada18	
Capítulo I. Dimensión fractal como medida descriptiva de la complejidad de la copa	
de Quercus castanea Née y Quercus obtusata Bonpl. en el Área Voluntaria a la	
Conservación Tsíntani Reanacer24	
Resumen24	
I.1 Introducción26	
I.1.1 Dimensión fractal como medida de la complejidad y descriptor de	
las formas26	
I.1.2 Dimensión fractal y procesos ecológicos29	
I.1.3 Estudio de la dimensión fractal en procesos ecológicos31	
I.2 Objetivos e hipótesis33	
I.3 Materiales y métodos35	
I. 3. 1 Sitio de estudio.	
I. 3. 2 Especies de estudio35	
I. 3. 3 Método de muestreo39	
I. 3. 3 Preparación de las imágenes41	
I. 3. 3. 1 Estimación de la cobertura de la copa41	

I. 3. 3. 2 Estimación de la dimensión fractal43	
I.3.4 Métodos analíticos44	
I.4 Resultados46	
I. 4. 1 Variables ambientales46	
I. 4. 2 Cobertura de la copa47	
I. 4. 3 Complejidad de la copa47	
I. 4. 4 Relación de la complejidad con medidas dasómetricas y ambientales50	
I. 4. 3. 1 Análisis de Componentes Principales50	
I. 4. 4. 2 Modelos lineales53	
I.5 Discusión	
I. 5. 1 Cobertura de las copas61	
I. 5. 2 Complejidad de las copas63	
I. 5. 3 Relación de la complejidad con medidas dasómetricas y ambientales64	
I.6 Conclusiones67	
Literatura citada68	
Capítulo II. Demografía de <i>Quercus castanea</i> y Quercus <i>obtusata</i> en el Área Voluntaria a la Conservación Tsíntani Renacer, Acuitzio del Canje, Michoacán	
Resumen	
II.1 Introducción81	
II.1.1 LMM: Modelos matriciales de Lefkovitch	
II.1.2 IPM: Modelos integrales de proyección	

II. T. J. Estudios demograncos en especies perennes	
II.2 Objetivos e hipótesis92	
II.3 Materiales y métodos	
II. 3. 1 Sitio de estudio93	
II. 3. 2 Especies de estudio93	
II. 3. 2 Método de muestreo93	
III. 3. 3 Análisis de datos94	
II. 3. 4 Análisis demográfico95	
II. 3. 4. 1 LMM: <i>Lefkovich matrix models</i> (modelos matriciales de Lefkovich)96	
II. 3. 4. 2. IPM: <i>Integral projection models</i> (modelos integrales de proyección)100	
II.4 Resultados10	
II.4 Resultatios	
II. 4.1 Exploración general de los datos103	
 II. 4.1 Exploración general de los datos	
 II. 4 Resultados	
 II. 4 Resultados	
 II. 4 Resultados	
II.4 Resultados	
II. 4.1 Exploración general de los datos. 103 II. 4.1 Exploración general de los datos. 103 II. 4.2 Ciclo de vida, matriz de transiciones A y kernels de crecimiento. 103 II. 4.3 Tasas de crecimiento poblacional 108 II. 4.4 Distribuciones estables de tamaño. 108 II. 4.5 Valores reproductivos. 109 II. 4.6 Sensibilidades. 112 II. 4.7 Elasticidades. 112	
II. 4.1 Exploración general de los datos. 103 II. 4.1 Exploración general de los datos. 103 II. 4.2 Ciclo de vida, matriz de transiciones A y kernels de crecimiento. 103 II. 4.3 Tasas de crecimiento poblacional 108 II. 4.4 Distribuciones estables de tamaño. 108 II. 4.5 Valores reproductivos. 109 II. 4.6 Sensibilidades. 112 II. 4.7 Elasticidades. 112 II. 5. Discusión. 118	

II. 5.2 Matrices de transiciones A y kernels de crecimiento	
II. 5.3 Tasa de crecimiento, distribución estable de tamaño y valor reproductivo122	
II. 5.3 Sensibilidades y elasticidades123	
II.6 Conclusiones125	
Literatura citada126	
Discusión general	
Conclusiones generales138	
Literatura citada139	
Apéndice142	

RESUMEN

En este trabajo se generó un protocolo para la captura y procesamiento de fotografías de las copas de *Quercus castanea* y Q. *obtusata* en el Área Voluntaria a la Conservación Tsíntani Renacer, ubicada en el Municipio Acuitzio del Canje, Michoacán. Con dichas fotografías se calculó la dimensión fractal (*D*) y la cobertura de la copa, como una aproximación para la descripción de su complejidad. Los resultados obtenidos indican que la cobertura refleja la fenofase vegetativa de las dos especies. No hubo diferencias temporales entre las fenofases de ambas especies. La mayor pérdida de hojas se registró en el mes con temperatura promedio más alta (julio 2017) y el renuevo de hojas se registró en septiembre de 2017. La cobertura tuvo una relación fuerte con la temperatura. La *D* no difirió entre las especies, pero sí entre temporadas, además, se relacionó con la cobertura y la temperatura. El protocolo de la captura y procesamiento de fotografías es económico, replicable y no invasivo.

Asimismo, se evaluó el estado actual de las mismas poblaciones de encinos utilizando modelos demográficos (modelos matriciales de Lefkovitch, LMM y modelos integrales de proyección, IPM). Las poblaciones presentaron bajas densidades. Las poblaciones se estructuraron con la transformación logaritmo del área basal de los árboles. Las tasas de crecimiento (λ) calculadas estuvieron cerca de la unidad, y fue mayor la λ de *Q. castanea* que la de *Q. obtusata*, con los dos métodos. En ninguna población se alcanzó la estructura estable propuesta por los modelos. El proceso demográfico que tiene un mayor impacto en las tasas de crecimiento es la permanencia o estasis.

ABSTRACT

We generated a protocol for the capture and processing of photographs of the *Quercus castanea* and *Q. obtusata* crown in the Voluntary Conservation Area "Tsíntani Renacer", in Acuitzio del Canje, Michoacán. With the obtained photographs, we calculated the fractal dimension (D) and the canopy cover, these values were used as an approximation for the description of canopy complexity. The results indicated that the cover reflects the vegetative phenophase of the two species. There were no temporal differences between the two phenomena. The highest loss of leaves was recorded in the month with the highest average temperature (July 2017) and the renewal of the leaves was recorded in September 2017. The cover of the crown had a strong relationship with temperature. The D did not differ between species, but between seasons; in addition, it was related to coverage and temperature. The capture and processing of photographs protocol is economical, replicable and non-invasive.

Likewise, we evaluated the current status of the same oak populations using demographic models (Lefkovitch matrix models, LMM, and integral projection models, IPM). In general, the two populations presented low densities. The populations were structured with the logarithmic transformation of the basal area of each tree. The growth rates (λ) calculated were close to unity, and the λ of *Q*. *castanea* was greater than that of *Q*. *obtusata*, with the two methods. None of the studied populations reached the stable structure proposed by the calculated models. The demographic process that has the greatest impact on growth rates is stasis.

INTRODUCCIÓN GENERAL

1. Los bosques de encinos

Los bosques templados cubren cerca del 16% del territorio nacional. En ellos se distribuye casi un tercio de las especies de encinos o robles (*Quercus* sp.) del mundo (CONABIO, 2012; Romero-Rangel & Rojas-Zenteno, 2008). Sin embargo, nuestro país también posee una de las tasas de deforestación más altas a nivel mundial (Velázquez, 2002). La importancia de los bosques templados y en especial de los conformados por encinos radica en el gran suministro de servicios ambientales que generan para las zonas locales y regionales donde se distribuyen. La provisión de madera, la regulación del clima y la erosión, así como la belleza escénica, son algunos de los servicios ambientales que proporcionan.

Los encinos tienen una gran diversidad de especies (Mc Vaugh, 1974) y una amplia distribución geográfica sobre todo en el hemisferio norte (Axelrod, 1983 & Manos et al., 1999). Se considera a México como el centro de diversificación de los encinos en América (Arizaga *et al.*, 2009). Se pueden distinguir cinco secciones dentro del género *Quercus, s*ección Quercus, Ponticae, Virentes, Lobatae y Protobalanus (Denk et al., 2017).

Los bosques de encino hacen frente a diversas amenazas como la sobreexplotación forestal (Challenger, 1998) y la tala ilegal para hacer uso de los recursos forestales o cambio de uso de suelo para otras actividades (García de la Cruz, 2012, Cavender-Bares, 2016). Los esfuerzos realizados con los programas de reforestación del país han sido insuficientes ya que, según el reporte de Cespedes-Flores & Moreno-Sánchez (2010), en la mitad de los estados de la República el área talada es mayor que el área reforestada. En relación a esto, se han documentado una serie de amenazas intrínsecas que, a través de factores bióticos y abióticos, impiden la regeneración de los bosques y el establecimiento de los encinos (Jordano & Herrera, 1995). Entre éstos destacan la cantidad de semillas producidas, la eficiencia de los dispersores, disponibilidad de sitios aptos para la

regeneración, la depredación pre y post dispersiva y la herbivoría de plántulas (Hulme, 1996; Schupp, 1995, Sork, 1984), así como la competencia, la poca resistencia a la sequía de las bellotas (Pulido, 2002), eventos como las sequías, incendios forestales (Lloret & Siscart, 1995) y patógenos (Gómez-Aparicio et al., 2012).

Sin embargo, existe muy poca información sobre las características arquitectónicas de las copas y la demografía de los encinos mexicanos. La arquitectura es importante porque nos permite entender la configuración espacial de las copas y la demografía nos ayuda a evaluar el desempeño y el estado actual de las poblaciones.

2. Introducción a complejidad y dimensión fractal de la copa

Varios autores coinciden en que los árboles pueden ser comprendidos como una metapoblación, ya que poseen una configuración anatómica donde se distinguen unidades básicas que se repiten (White, 1979). Por ejemplo, Harper (1977) describe a los árboles como poblaciones de metámeros, y Hallé y Oldeman (1970) como poblaciones de módulos. La descripción arquitectónica de las copas está en función de las características de crecimiento de cada especie (Horn 1971, Pickett & Kempf 1980), de la posición en tiempo y espacio (Maillette, 1982, Bell, 1994), así como de la relación de éstos con factores ambientales (Wilson, 1991) como la disponibilidad y diferenciación en la cantidad de luz (Koike, 1989, Sorrensen-Cothern et al., 1993 y Takenaka, 1994) y nutrientes (Hardwick 1986, Sprugel et al., 1991, Takenaka, 1994).

Los brotes y las ramificaciones dentro de cada individuo presentan diversos tamaños (Gil, 1971), ya que están determinados por diversos factores genéticos y ambientales (Archibald & Bond, 2003). El crecimiento de los brotes modifica la estructura y está relacionado con los aspectos fenológicos de las especies y las condiciones climáticas. Entre los factores abióticos que más destacan están la presencia, ausencia, calidad (Sumida et al., 2013, Sugiura et al., 2013, Dong et al., 2015) y temporalidad de la luz (Sprugel et al., 1991, Sprugel 2002). El estudio de

estas proyecciones de las formas y posiciones de la ramificación permite determinar la arquitectura vegetal (Edelin, 1977)

Dado que las copas de los árboles son figuras complejas, conformadas por unidades individuales que se repiten (White, 1979, Muhar, 2001), pueden analizarse con la teoría de fractales (Barnsley et al., 1986), la cual radica en el análisis de las propiedades no lineales de los objetos (Feng et al., 2017) y se usa para analizar objetos fractales (Maldelbrot, 1987), como las copas y raíces de los árboles. El conocer la dimensión fractal de la copa del árbol puede ser utilizada en la silvicultura (Zeide & Pfeifer, 1991), para mejorar las plantaciones, así como caracterizar la arquitectura del mismo árbol, y para analizar la fenología de la vegetación (Di et al., 2011).

3. Introducción a la demografía

Las poblaciones son grupos de individuos de la misma especie que coexisten en una misma escala espacio-temporal (Krebs, 1985). La demografía es una herramienta numérica de la ecología de poblaciones que se utiliza para cuantificar la dinámica de una población (Gotelli, 2001; Caswell, 2001). El objetivo principal de la demografía es analizar el desempeño, a corto plazo, de las poblaciones, así como de los factores (bióticos y abióticos) que tiene efectos en las tendencias o patrones de una población (Picó et al.,2008). La representación más sencilla de la dinámica

$$N_{t+1} = N_t + B + E - D - I,$$

donde N_{t+1} , representa el cambio en el número de individuos de la población de un intervalo de tiempo al siguiente, este cambio está en función de N_t , el número de individuos de la población en el tiempo t (tiempo inicial), B, el número de nacimientos, D el número de individuos muertos, I, los individuos que inmigran y Elos que emigran. Si el tamaño de una población en un tiempo t_1 aumenta con respecto al t_0 estamos observando el efecto de los nacimientos e inmigración; si por el contrario, disminuye, las muertes y emigraciones, son más determinantes en la población (Caswell, 2001). Cada una de estas tasas vitales tiene un peso demográfico (Picó et al., 2008). Por lo general, las poblaciones naturales tienen dinámicas mucho más complejas y; por esta razón se han desarrollado modelos demográficos que tengan simplicidad numérica pero que a la vez reflejen esta complejidad, como los modelos de proyección matricial (Begon et al., 1996, Caswell, 2001).

Los rasgos demográficos son los eventos que describen un ciclo de vida. Entre estos rasgos podemos encontrar la reproducción, que estima el número de descendientes de los individuos. La dispersión, que en organismos sésiles es muy relevante, y que se lleva a cabo por agentes bióticos o abióticos. Este rasgo es importante porque tiene efectos en la conectividad entre poblaciones y puede aumentar la variabilidad genética. Para la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas es determinante la calidad del sitio a donde fueron dispersadas. Según la especie, las semillas pueden estar latentes y formar bancos hasta que se den las condiciones para la germinación (Baskin & Baskin, 1998). Los bancos se pueden clasificar por su duración (Baskin & Baskin, 1998). Una vez que emergen las plántulas, es determinante la calidad del sitio para el establecimiento del nuevo individuo. Una vez establecidas las plántulas, el crecimiento y la supervivencia de plantas depende de la heterogeneidad del hábitat y la competencia. La velocidad del crecimiento depende de la especie y de las condiciones del hábitat (Picó et al., 2008). Por su parte, los factores que afectan a los rasgos demográficos pueden tener implicaciones en la dinámica poblacional. Entre los más destacados está la competencia por recursos: ésta puede ser inter y/o intraespecífica. La competencia intraespecífica es más común y genera los procesos denso dependientes. Por su parte, la depredación agota el almacenamiento de semillas y tiene efectos en el reclutamiento de nuevos individuos. El efecto de la depredación va a depender de la cantidad de semillas y de su distribución espacial. La herbívoría afecta el rendimiento de las plantas, y su impacto dependerá del tipo de herbívoro, su efecto y la importancia de la etapa de crecimiento de la planta. La polinización es un evento crucial, se ve afectado por la competencia por polinizadores y su calidad en la polinización. Los disturbios pueden generar alteraciones enormes en las poblaciones (por ejemplo: Boucher & Mallona,

1997). Los efectos de los disturbios estarán en función de la escala espaciotemporal utilizada para medirlos, la periodicidad y el tiempo entre eventos (Picó et al., 2008).

Algunos modelos poblaciones buscan integrar los factores ecológicos que determinan los parámetros demográficos. Por ejemplo, en un gráfico de ciclo de vida se resumen todos los rasgos poblaciones, con este se pueden generar una matriz de transiciones que nos permita calcular diversos parámetros como la tasa de crecimiento, cuyo valor determina si una población crece, decrece o permanece estable (Caswell, 2001). Este valor es muy importante porque nos permite evaluar el estado de conservación de una población (Picó et al., 2008).

En general, los estudios demográficos son relevantes porque nos permiten entender desde la distribución de las especies, hasta tratar de comprender y contestar qué pasará con la biodiversidad ante los cambios globales como el cambio climático. Estos trabajos buscan unir los procesos de los individuos a patrones poblacionales e incluso a la comunidad biótica (Merow et al., 2014).

Los modelos de proyección matricial (MPM) han sido muy útiles y ampliamente utilizados por su facilidad en construcción e interpretación. Se han usado en otras ramas como en la biología de la conservación y la ecología de la restauración (por ejemplo: Esparza-Olguín et al., 2005; Jiménez-Sierra et al., 2007; Jiménez-Valdés et al., 2010). Para las plantas, el modelo matricial más utilizado son las matrices de Lefkovitch. Estos modelos trabajan con estadios de tamaño y consisten en una matriz poblacional (**A**) que concentra los valores de cada una de las tasas vitales de la población: supervivencia, permanencia, crecimiento, retrogresiones y fecundidad. Estos valores están dados por las probabilidades de cada una de las categorías de la población en un tiempo determinado (Caswell, 2001).

Recientemente, se han desarrollado los modelos integrales de proyección. En estos modelos las entradas son variables continuas. Esto es una ventaja con respecto al modelo de Lefkovitch, ya que al delimitar a las poblaciones en clases de tamaño se pierde información pues se asume que todos los individuos de una categoría se comportan de manera idéntica. Además, se ha registrado que las tasas de crecimiento son sensibles al número de categorías (Enright et al. 1995; Ramula & Lehtila 2005). Los modelos integrales de proyección se han usado poco en especies perennes y con tamaños poblaciones pequeños (Metcalf et al. 2007) a pesar de que ofrecen un potencial para estudiarlas.

En este trabajo se busca estudiar la arquitectura de las copas midiendo la cobertura y dimensión fractal de *Quercus castanea* y *Quercus obtusata*. Además, se identificará la relación con el tamaño individuos. Se generará un análisis poblacional donde utilizaremos los modelos matriciales de Lefkovitch y los modelos integrales de proyección para poder determinar con mayor certeza los patrones demográficos de ambas especies.

LITERATURA CITADA

- Arizaga, S. (2009). *Manual de la biodiversidad de encinos michoacanos*. Instituto Nacional de Ecología. 2009, p. 145.
- Axelrod, D. I. (1983). Biogeography of oaks in the Arcto-Tertiary province. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 629-657., p. 629-657.
- Barnsley, M. F., Ervin, V., Hardin, D., & Lancaster, J. (1986). Solution of an inverse problem for fractals and other sets. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *83*(7), 1975.
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (1998). Seeds: ecology, biogeography, and, evolution of dormancy and germination. Elsevier.
- Begon, M., Mortimer, M., & Thompson, D. J. (1996). Population ecology: a unified study of plants and animals.
- Boucher, D. H., & Mallona, M. A. (1997). Recovery of the rain forest tree Vochysia ferruginea over 5 years following Hurricane Joan in Nicaragua: a preliminary population projection matrix. Forest Ecology and Management, 91(2-3), 195-204.
- Caswell, H. (2001). Construction, analysis, and interpretation. Sunderland: Sinauer.
- Challenger, A., Caballero, J., Zarate, S., & Elizondo, R. (1998). Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Concimiento y Uso de la Biodiversidad. Instituto de Biología, UNAM, Agrupación Sierra Madre, S. C. México, D. F., p. 847.
- Cavender-Bares, J. (2016). Diversity, distribution, and ecosystem services of the North American oaks. *Int. Oaks*, *27*, 37-48.
- Céspedes-Flores, S. E., & Moreno-Sánchez, E. (2010). Estimación del valor de la pérdida de recurso forestal y su relación con la reforestación en las entidades federativas de México. *Investigación ambiental*, 2(2), 5-13.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Ecosistemas. Bosques templados (2012) [Disponible en línea] <<u>http://www.biodiversidad.gob.mx/ecosistemas/bosqueTemplado.html</u>> [Consulta: 1 de marzo de 2017].
- Denk, T., Grimm, G. W., Manos, P. S., Deng, M., & Hipp, A. L. (2017). An updated infrageneric classification of the oaks: review of previous taxonomic schemes

and synthesis of evolutionary patterns. In Oaks Physiological Ecology. Exploring the Functional Diversity of Genus Quercus L. (pp. 13-38). Springer, Cham.

- Di, L., Yu, G., Zhang, B., Deng, M., & Yang, Z. (2011, December). A National Crop Progress Monitoring System Based on NASA Earth Science Results. In *AGU Fall Meeting Abstracts* (Vol. 1, p. 01).
- Dong, T., Li, J., Zhang, Y., Korpelainen, H., Niinemets, Ü., & Li, C. (2015). Partial shading of lateral branches affects growth, and foliage nitrogen-and wateruse efficiencies in the conifer Cunninghamia lanceolata growing in a warm monsoon climate. *Tree physiology*, *35*(6), 632-643.
- Edelin, C. (1977). *Images de l'architecture des conifères* (p. 255). Université des Sciences et Techniques du Languedoc., 225pp.
- Enright, N. J., Franco, M., & Silvertown, J. (1995). Comparing plant life histories using elasticity analysis: the importance of life span and the number of life-cycle stages. *Oecologia*, *104*(1), 79-84.
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T., & Mandujano, M. C. (2005). Comparative demographic analysis of three Neobuxbaumia species (Cactaceae) with differing degree of rarity. *Population Ecology*, *47*(3), 229-245.
- García de la Cruz, Yureli (2012) Los encinos: un tesoro poco valorado. *Revista de divulgación científica y tecnología de la Universidad Veracruzana*, 25(2), 1-2.
- Gill, A. M. (1971). The formation, growth and fate of buds of Fraxinus americana L. in central Mass (No. 20). Harvard University, Harvard Forest. Paper, 201-16.
- Gómez-Aparicio, L., Ibáñez, B., Serrano, M. S., De Vita, P., Ávila, J. M., Pérez-Ramos, I. M., García, L. V., Sánchez, M. E., Marañón, T. (2012). Spatial patterns of soil pathogens in declining Mediterranean forests: implications for tree species regeneration. *New Phytologist*, *194*(4), 1014-1024.
- Gotelli, N. J. (2001). A Primer of Ecology (Sunderland, MA: Sinauer). 226pp.
- Hallé, F., & Oldeman, R. (1970). Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux 6. (Collection des monographies de Botanique et Biologie Végétale). Masson, Paris, 178 pp.
- Hardwick, R. C. (1986). Physiological consequences of modular growth in plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *313*(1159), 161-173.
- Harper, J. L., & Harper, J. L. (1977). *Population biology of plants* (Vol. 892). London: Academic press., 892 pp.

- Horn, H. S. (1971). *The adaptive geometry of trees* (Vol. 3). Princeton University Press. 143 pp.
- Hulme, P. E. (1996). Natural regeneration of yew (Taxus baccata L.): microsite, seed or herbivore limitation?. *Journal of Ecology*, 853-861.
- Jiménez-Sierra, C., Mandujano, M. C., & Eguiarte, L. E. (2007). Are populations of the candy barrel cactus (Echinocactus platyacanthus) in the desert of Tehuacán, Mexico at risk? Population projection matrix and life table response analysis. *Biological Conservation*, 135(2), 278-292.
- Jiménez-Valdés, M., Godínez-Alvarez, H., Caballero, J., & Lira, R. (2010). Population dynamics of Agave marmorata Roezl. under two contrasting management systems in Central Mexico. *Economic Botany*, *64*(2), 149-160.
- Jordano, P., & Herrera, C. M. (1995). Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Ecoscience*, *2*(3), 230-237.
- Koike, F. (1989). Foliage-crown development and interaction in Quercus gilva and Q. acuta. *The Journal of Ecology*, 92-111.
- Krebs, C. J. (1985). *Ecología: estudio de la distribución y la abundancia* (No. 574.5 K92e). México, MX: Edit. Harla. 800 pp.
- LLoret, F., & Siscart, D. (1995). Los efectos demográficos de la sequía en poblaciones de encina. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, *2*, 77-81.
- Maillette, L. (1982). Structural dynamics of silver birch. II. A matrix model of the bud population. *Journal of Applied Ecology*, 219-238.
- Manos, P. S., Doyle, J. J., & Nixon, K. C. (1999). Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in Quercus subgenus Quercus (Fagaceae). *Molecular phylogenetics and evolution*, *12*(3), 333-349.
- Mc Vaugh, Roger (1974) *Flora novo-galiciana* (*Quercus*). Contributions from the University of Michigan Herbarium, Ann Arbor, Michigan.
- Metcalf, C. J. E., & Pavard, S. (2007). Why evolutionary biologists should be demographers. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(4), 205-212.
- Merow, C., Dahlgren, J. P., Metcalf, C. J. E., Childs, D. Z., Evans, M. E., Jongejans, E Record, Mark Rees, Roberto Salguero-Gómez and Sean M. McMahon. (2014). Advancing population ecology with integral projection models: a practical guide. *Methods in Ecology and Evolution*, *5*(2), 99-110.
- Muhar, A. (2001). Three-dimensional modelling and visualisation of vegetation for landscape simulation. *Landscape and urban planning*, *54*(1), 5-17.

- Pickett, S. T. A., & Kempf, J. S. (1980). Branching patterns in forest shrubs and understory trees in relation to habitat. *New Phytologist*, *86*(2), 219-228.
- Picó, F. X., Rodrigo, A., & Retana, J. (2008). Plant Demography. In Encyclopedia of Ecology, pags: 2811-2817.
- Pulido, F. J. (2002). Biología reproductiva y conservación: el caso de la regeneración de bosques templados y subtropicales de robles (Quercus spp.). *Revista chilena de historia natural*, *75*(1), 5-15.
- Ramula, S., & Lehtilä, K. (2005). Matrix dimensionality in demographic analyses of plants: when to use smaller matrices?. Oikos, 111(3), 563-573.
- Romero-Rangel, S. y C. Rojas-Zenteno. Los bosques de encino mexicano [en línea]. *Encinos de México*. 20 junio 2008. <<u>http://encinosdemexico.org/pdf/LOS%20BOSQUES%20DE%20ENCINO%</u> <u>20MEXICANOS.pdf</u> > [Consulta 1 marzo de 2017].
- Schupp, Eugene (1995) Seed-seedling conflicts, habitat choice and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, 399-409.
- Sork, V. L. (1984). Examination of seed dispersal and survival in red oak, Quercus rubra (Fagaceae), using metal-tagged acorns. *Ecology*, *65*(3), 1020-1022.
- Sorrensen-Cothern, K. A., Ford, E. D., & Sprugel, D. G. (1993). A model of competition incorporating plasticity through modular foliage and crown development. *Ecological Monographs*, *63*(3), 277-304.
- Sprugel, D. G. (2002). When branch autonomy fails: Milton's Law of resource availability and allocation. *Tree Physiology*, 22(15), 1119-1124.
- Sprugel, D. G., Hinckley, T. M., & Schaap, W. (1991). The theory and practice of branch autonomy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *22*(1), 309-334.
- Sugiura, D., & Tateno, M. (2013). Concentrative nitrogen allocation to sun-lit branches and the effects on whole-plant growth under heterogeneous light environments. *Oecologia*, *172*(4), 949-960.
- Sumida, A., Miyaura, T., & Torii, H. (2013). Relationships of tree height and diameter at breast height revisited: analyses of stem growth using 20-year data of an even-aged Chamaecyparis obtusa stand. *Tree physiology*, *33*(1), 106-118.
- Takenaka, A. (1994). A simulation model of tree architecture development based on growth response to local light environment. *Journal of Plant Research*, *107*(3), 321-330.
- Valencia, A. (2004). Diversidad del género Quercus (Fagaceae) en México. *Boletín de la sociedad Botánica de México*, (75).

- White, J. (1979). The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *10*(1), 109-145.
- Wilson, B. F. (1991). Shoot-length frequencies in black birch (Betula lenta). *Canadian Journal of Forest Research*, *21*(10), 1475-1480.
- Zavala Chávez, Fernando (1998). Observaciones sobre la distribución de encinos en México. *Polibotánica*, (8), 47-64.
- Zeide, B., & Pfeifer, P. (1991). A method for estimation of fractal dimension of tree crowns. *Forest science*, *37*(5), 1253-1265.

CAPÍTULO I

LA DIMENSIÓN FRACTAL COMO MEDIDA DESCRIPTIVA DE LA COMPLEJIDAD DE LA COPA DE *Quercus castanea* Née y *Quercus obtusata* Bonpl. EN EL ÁREA VOLUNTARIA A LA CONSERVACIÓN TSINTANI RENACER, ACUITZIO, MICHOACÁN

RESUMEN

La dimensión fractal (D) es una forma de describir a los objetos fractales. Un objeto fractal es un objeto irregular con formas que se repiten en diferentes escalas. Las partes de los árboles que pueden analizarse desde la teoría de fractales son las copas y el sistema radicular. La arquitectura describe el crecimiento de los metámeros y una forma de aproximarse a su estudio es a través de la D. En este trabajo se caracterizaron los patrones de cambio de las copas de Quercus castanea y Q. obtusata a lo largo de 503 días (8 muestreos) utilizando fotografías digitales. Para ello se calculó la cobertura, la dimensión fractal recíproca D^1 y se analizaron sus relaciones lineales con medidas dasométricas y ambientales. Se generó un protocolo de obtención de las imágenes in situ y del procesamiento de las fotografías. La cobertura mostró la fenofase vegetativa de las especies. No se presentaron diferencias en la temporalidad de dicha fenofase entre Q. castanea y Q. obtusata. La pérdida del follaje se registró en julio de 2017, cuando se alcanzó la temperatura promedio más alta del período de estudio. El renuevo de hojas se registró en septiembre de 2017 (finales del verano e inicio del otoño). La D¹ tuvo una fuerte relación con la cobertura y la temperatura. Los valores de la D¹ no difirieron significativamente entre especies. Se logró desarrollar una metodología no invasiva, económica y replicable para el análisis de la complejidad de las copas de Q. castanea y Q. obtusata utilizando fotografías digitales.

I. 1 INTRODUCCIÓN

I.1.1 Dimensión fractal como medida de la complejidad y descriptor de las formas

La teoría de fractales implica el análisis de las propiedades no lineales de los objetos (Feng et al., 2017). Ha sido útil para analizar objetos con formas irregulares (Maldelbrot, 1987, Snover & Commito, 1998) y de formas que se repiten a diferentes escalas (Brown et al., 2002, Schroeder, 1991). El reconocimiento de las formas fractales en los años ochenta hizo evidente la complejidad y el carácter estocástico de los procesos que generan formas determinadas (Ibañez & Alba, 1995, Hoffman et al., 1995).

La forma más común de analizar los fractales es a través de su dimensión (Vivas, 1999), debido a que con un sólo valor se puede describir la complejidad del objeto en estudio (Fernández-Martínez & Sánchez-Granero, 2012). En la geometría euclidiana se describen las dimensiones con números naturales. La dimensión del punto es cero, de una recta es uno, el plano es bidimensional y un objeto con volumen tiene tres dimensiones, mientras que los objetos fractales tienen dimensiones intermedias (Bruno et al., 2008). La dimensión fractal (*D*) es un valor que determina la complejidad en la reiteración de las estructuras repetidas (Shen et al., 2017), ya que es una variable que cuantifica la configuración espacial de un objeto.

La dimensión fractal no sólo es un parámetro descriptivo, también es una propiedad de un objeto y puede tener diversas aplicaciones (Zeide & Pfeifer, 1991); entre ellas, describir la arquitectura arbórea. La arquitectura vegetal es la proyección de la forma y la posición de las ramificaciones, así como el crecimiento diferencial de las partes que conforman a los árboles. El 'diagrama arquitectónico' define a los árboles como modelos arquitectónicos embebidos en un eje principal que se ramifica de forma ordenada cuyos brotes tienen una orientación, un destino y vitalidad (Edelin, 1977).

El estudio de la arquitectura tiene como finalidad describir la dinámica de los metámeros o unidades de crecimiento, ejes y/o sistemas de ramificación (Barthélémy, 1991). Se analiza a partir de representaciones gráficas y planas de las características morfológicas de las plantas (Tomlinson, 1983), con el uso de dibujos o fotografías. Las variaciones en las arquitecturas que presentan los árboles se atribuyen a la plasticidad del fenotipo (Weiner, 2004) y las condiciones ambientales en las que crecen los individuos (Parish et al., 2008, Valladares et al., 2012) y se manifiestan por las relaciones alométricas entre la altura, el diámetro (Bohlman & O'Brien, 2006) y los atributos de las copas. Cabe mencionar que se ha demostrado que existe una alta variabilidad intra e interespecífica en la arquitectura (Batista et al., 2014).

La arquitectura de las copas de cualquier árbol está acotada a ciertas reglas de crecimiento y a la plasticidad con la que reaccionan los individuos a los cambios ambientales (Halle et al., 1978, Bell, 1991). Entre los factores internos que están determinando la talla de los brotes podemos tener el tamaño promedio de los árboles, mientras que, las condiciones climáticas corresponden al factor externo que más afecta a la magnitud (Meier & Leuschner, 2008, Sanz-Pérez & Castro-Diez, 2010). Esto quiere decir, que los cambios en la arquitectura de las copas pueden tener una relación directa con la demografía de los brotes o ramificaciones (Maillete, 1982), así como con las condiciones ambientales. Se ha encontrado una estrecha relación entre la arquitectura y los rasgos demográficos del árbol, como el crecimiento y permanencia de los metámeros (Küppers, 1989, Sumida et al., 1997, Sumida et al., 2002). Se han realizado estudios para conocer qué factores favorecen dichos rasgos en las ramificaciones. En estos trabajos se ha encontrado que las tasas demográficas de las ramas también están en función de la competencia por recursos con árboles vecinos (Inoue et al., 2008, von Oheimb et al., 2011), sean de la misma especie o no. Las interacciones ecológicas tienen como consecuencia la muerte o el crecimiento de los brotes.

En otros trabajos (ver Batista et al., 2013), se han observado diferencias en las arquitecturas de las especies de diferentes grupos ecológicos, incluso cuando

crecen bajo las mismas condiciones de luz. Por ejemplo, las plantas que crecen en el sotobosque tienen arquitecturas de coronas expandidas y crecimiento horizontal para tener ventaja adaptativa con respecto a la luz (Vicent & Harja, 2008). Además, se ha observado que hay diferencias entre arquitecturas según el estadio de crecimiento. Los árboles con copas de estadios juveniles suelen tener coronas de menor tamaño y troncos de menor espesor al compararse con los árboles del sotobosque (King, 1990). Las formas y el tamaño de los árboles, así como sus cambios con respecto a la edad, han sido estudiadas para evaluar la competencia entre individuos y el rendimiento de la madera (Raulier et al., 1996, Rouvinen & Kuuluvainen, 1997, Smith et al., 2014).

Algunos de los estudios de arquitectura buscan entender cómo ésta influye en el ataque de herbívoros (Milewski et al., 1991, Palo et al., 1993). Otros han evaluado el impacto de los árboles vecinos a través de índices de competencia (Sumida et al., 2013, Kedra et al., 2016). Chen & Sumida (2017) demostraron que las condiciones de las ramas primarias, como la distancia a la base y su orientación, pueden determinar la mortalidad de las ramificaciones secundarias de un mismo árbol. Asimismo, autores como Monserrat-Martí y colaboradores (2009), y Alla et al. (2013) analizaron la estacionalidad de los brotes de *Quercus ilex* subsp. *ballota* y *Q. faginea* y encontraron que éstos alcanzaron una tasa máxima de crecimiento durante la época de verano en el Mediterráneo.

Se han realizado trabajos de arquitectura de las copas con ayuda de imágenes y fotografías digitales; sin embargo, existen varias complicaciones, como el aislar la corona de la imagen y cruzar las observaciones *in situ* en el procesamiento de imágenes (Boriannne et al., 2017). Algunos métodos para sortear dichas complejidades son el uso de tarjetas de transparencia (Schomaker et al., 2007), fotografías de referencias (Innes, 1990, Müller & Stierlin, 1990), calcular un índice de porosidad y/o realizar el cálculo de la dimensión fractal (Soille & Rivest, 1996). Esta última es una medida geométrica que es utilizada para estudiar el crecimiento y distribución espacial de la copa de un árbol (Zeide & Pfeifer, 1991, Zhang et al., 2007).

Dado que existe una alta variación en los patrones de crecimiento (Hallé et al., 1978, Barthélémy & Caraglio, 2007), el conocer las características arquitectónicas permite hacer más eficientes los diseños de plantaciones forestales para aumentar el rendimiento y producción de madera (Altieri et al., 1983).

El análisis de las copas es primordial debido a que las hojas son los órganos de las plantas encargados de la ganancia de energía; por ende, su disposición en el tiempo y espacio (fenología y arquitectura) deben ser elementos importantes para determinar la ganancia neta de carbono de una planta (Kikuzawa, 1995). La fenología describe las estrategias de aprovechamiento de luz. En general se pueden distinguir tres tipos de estudios: longevidad, hábito de crecimiento y momento de aparición de las hojas (Harada & Takada 1988, Kikuzawa 1989). En el caso de la disposición espacial se sabe que, en las copas, las hojas pueden emerger como reemplazo o por aparición sucesiva, en este último caso, el cambio en la orientación puede ser fundamental para evitar el autosombreado (Kikuzawa, 1995, Iwasa & Cohen, 1989) y aumentar la ganancia de carbono (Gerrish 1989, Kikuzawa et al. 1996). La mayor ganancia de carbono ocurre cuando se altera la fenología de la copa para que coincida con los periodos más favorables de luz (Iwasa & Cohen 1989, Kikuzawa 1991, Sakai 1992, Augspurger & Bartlett, 2003). Estas diferencias fenológicas pueden tener un impacto en el cambio climático global (Augspurger & Bartlett, 2003).

I.1.2 Dimensión fractal y procesos ecológicos

La dimensión fractal (*D*) se puede calcular a través de distintos métodos. La forma más común es la conocida como recuento (o *boxcounting*) (Avnir, 1998). Este procedimiento consiste, como su nombre lo indica, en el recuento de cajas que ocupan el área de una imagen (Voss, 1988). Este método es el ideal para calcular la dimensión fractal utilizando proyecciones bidimensionales, como fotografías (Zeide & Pfeifer, 1991). En este último caso, el tamaño del pixel determina la *D* del objeto de estudio (Feng & Liu, 2015), por ello es necesario mantener un mismo tamaño de píxel.

El número de unidades y el tamaño de los cuadros con los que se realiza el *boxcounting* son las variables básicas de la geometría fractal (Zeide & Pfeifer, 1991). La cuantificación de una dimensión fractal determina cuánto cambia una forma en el espacio (Burrough, 1981, Goodchild y Mark, 1987). La dimensión fractal más común es la de Hausdorff o de similitud (Schroeder, 2012), donde *D* se representa como (Mandelbrot 1983):

$$N = \frac{1}{r^D}$$

donde N es el número de unidades y r el tamaño lineal de la unidad.

La mayoría de las formas naturales tienen características fractales. Dada esta propiedad es que los modelos fractales se han utilizado en la ecología (Williamson & Lawton 1991). Los ecosistemas se describen como sistemas dinámicos, abiertos y bastante complejos (Alados et al., 2005). El estudio de la dinámica espacial de las plantas corresponde a un enfoque de sistemas no lineales (Rand, 1994, Stone & Ezrati 1996), como lo son los fractales. El estudio de los fractales nos provee un marco de referencia para poder analizar la complejidad ecológica y su dinámica (Brown et al., 2002). La dimensión fractal de las plantas puede ser cuantificada a lo largo de un espacio (Alados et al., 2003).

Las plantas son organismos con estructuras complejas que tienen un gran número de partes individuales que se repiten (White, 1979 & Muhar, 2001), y cada arquitectura tiene una configuración específica (Muhar, 2001). Aunque no todas las partes que componen a un árbol son fractales, como el tronco, (Zeide & Pfeifer, 1991), todas las formas que se repiten continuamente pueden ser analizadas con la teoría de fractales, como las copas de los árboles y sus raíces (Barnsley et al., 1986). En este sentido la copa del árbol es un verdadero objeto fractal y es difícil de caracterizarlo a través de la geometría euclidiana (Kaye, 1994). Se suele describir a los árboles con relaciones alométricas entre las partes y la tasa de crecimiento del individuo (Huxley, 1932). Es importante considerar que los patrones de ramificación cambian con respecto a distintos factores como la edad (Muhar, 2001). La dimensión fractal de la copa del árbol puede ser utilizada en la silvicultura (Zeide & Pfeifer, 1991), así como para caracterizar la arquitectura, y para analizar la fenología de la vegetación (Di et al., 2011).

I.1.3 Antecedentes de estudios de la dimensión fractal en procesos ecológicos

El estudio de los objetos fractales ha tomado gran relevancia ya que puede aplicarse en diferentes disciplinas (Feuerverger et al., 1992). Por esta razón es que la teoría de fractales ha tenido un gran auge para desarrollar un marco conceptual y metodológico importante (Vivas, 1999). Dado que las formas fractales son muy comunes en la naturaleza (Reiss et al., 2015), varias ciencias han aplicado esta teoría como una herramienta para analizar objetos de estudio en múltiples disciplinas científicas, que van desde el diagnóstico de enfermedades como el Alzheimer (Smits et al, 2016) hasta la ecología (Alados et al., 2003).

La geografía fue la primera ciencia que comenzó a hacer uso de la teoría de fractales (Andronache et al., 2016). Se ha utilizado para estudiar los límites costeros, el relieve (Cao et al., 2002, Kirchner et al., 2000, Taud & Parrot, 2005), las nubes, las cuencas hidrográficas, el arreglo de los patrones climáticos e hidrológicos (Andronache et al., 2013), el paisaje (Feng & Liu, 2015), para describir la distribución espacial de diversos organismos vivos (Snover & Commito, 1998) e incluso para la identificación de plantas a través de la morfología (Bruno et al., 2008). Recientemente se han realizado diversos estudios que hacen uso de imágenes o fotografías para determinar la dimensión fractal de los objetos (Bowers et al., 2017).

En ecología se han realizado diversos trabajos utilizando la teoría de fractales y el cálculo de la dimensión fractal. Los primeros trabajos los recopilan, en una revisión, Johnson y colaboradores (1995). Los primeros análisis de la arquitectura vegetal utilizando la dimensión fractal son los publicados por Tatsumi y colaboradores (1989), Gunnarsson (1992) y Fitter y Stickland (1992), cuyos resultados se describen a continuación.

El sistema radicular de las plantas es una estructura compleja ramificada. Las raíces tienen diversas funciones como la absorción de agua y de nutrientes del

suelo. Analizar la morfología de las raíces tiene implicaciones desde el punto de vista de crecimiento de la planta y de su arquitectura. La morfología de las raíces sigue un patrón de geometría fractal (Tatsumi et al., 1989). Tatsumi y colaboradores (1989) tomaron fotografías de las raíces de cereales y leguminosas. Pudieron determinar que, efectivamente, las raíces son fractales y que es fácil obtener los datos para analizar dicha geometría y sugirieron que debía seguirse investigando la arquitectura y morfología fractal de las raíces.

La arquitectura vegetal puede determinar patrones de distribución de otros organismos como los artrópodos debido a que cada tipo de vegetación tiene distintas características fractales (Gunnarsson, 1992). Esto lo demostró Gunnarsson (1992) con un experimento con plantas artificiales de plástico, en dos sitios distintos. Evaluó el tamaño y la cantidad de arañas que las colonizaban. Determinó la dimensión fractal de *Picea abies* (D= 1.75, n= 3) y de *Quercus robur* (D=1.2, n= 3), así como de las plantas artificiales (D=1.03, n=3 y D= 1.56, n= 4) con fotografías de las ramas que analizó en cuadriculas (siguiendo el método de Morse et al., 1985). El tamaño corporal de las arañas no varío entre estos tipos de vegetación natural y artificial, pero las características fractales sí determinaron cualitativamente la talla de las arañas que llegan a colonizar nuevas plantas, ya que las plantas con mayor complejidad tienen más espacio para albergar a individuos de tallas pequeñas que grandes.

En otro estudio, Fitter & Stickland (1992) calcularon la dimensión fractal de cuatro especies de plantas para determinar la arquitectura radicular de *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae), *Trifolium repens* (Fabaceae), *Festuca ovina* (Poaceae) y *Festuca rubra* (Poaceae). Los resultados de este trabajo demostraron que la dimensión fractal de las raíces de las plantas analizadas aumentó con el tiempo, pero de forma no lineal. Se presentó una fase de estabilización, que corresponde a una etapa en la que no se generan ramificaciones de las raíces, posteriormente hay un aumento rápido de *D* que coincide con un el desarrollo de ramificaciones y, finalmente, el valor de *D* llega a un nivel con cambios menores el cual coincide con un sistema radicular ya desarrollado (Fitter & Stickland, 1992).

Recientemente se han generado más estudios sobre la aplicación de la dimensión fractal en diversas áreas de la ecología, como el trabajo de Alados y colaboradores (2005) que demostraron que la dimensión fractal cambió entre comunidades con diferentes valores de diversidad. El valor de la dimensión fractal disminuyó directamente con la diversidad en zonas perturbadas y aumentó conforme lo hizo el valor de diversidad. Es decir, el valor de esta dimensión es una medida poderosa que manifiesta los cambios en la vegetación.

Las arquitecturas de las copas de los árboles no tienen un procedimiento matemático que las pueda describir por completo. Esto quiere decir que se hace una simplificación de las características arquitectónicas del dosel, generando efectos en diversas métricas como en la determinación del índice de área foliar (IAF). Una forma de enfrentarse a esta problemática es utilizando fotografías hemisféricas para estudiar la arquitectura del dosel y la luz de los bosques (Jonckheere et al., 2006). Jonckheere y colaboradores (2006) utilizaron imágenes hemisféricas binarias (según el método de Jonckheere et al., 2005, donde el 0 era vegetación y 1 el cielo) para modelar la arquitectura del dosel y calcular el IAF. Calcularon la *D* con el método de *boxcounting*. Sus resultados de la *D* del dosel se aplicaron a un modelo forestal virtual y se determinó que hubo efectos favorables en el IAF y se mejoró la caracterización de la penetración de la luz.

Bruno et al. (2008) usaron imágenes computarizadas para identificar hojas. Con ellas calcularon la dimensión fractal con dos métodos (recuento [Tricot, 1995] y el método de Minkowski [Buczkowski et al. 1998]) y con diez especies del bosque Atlántico y el matorral Cerrado en Brasil. Ambos métodos tuvieron buenos resultados y tienen un gran potencial para determinar taxonómicamente a especies vegetales. El método de Minkowski tuvo mayor precisión para determinar las especies de plantas estudiadas. Sin embargo, ninguno de los dos métodos identificó el 100% de las hojas.

A pesar de que Di y colaboradores (2011) propusieron que la dimensión fractal puede ser utilizada para describir la arquitectura y fenología de la vegetación,

actualmente, no se ha realizado un estudio para analizar estas características en las copas individuales de árboles.

I. 2 OBJETIVOS E HIPÓTESIS

• Objetivo general:

Caracterizar los patrones de cambio de la dimensión fractal en las copas de árboles de *Quercus castanea* y *Q. obtusata* en el Área Voluntaria a la Conservación Tsíntani Renacer en el municipio de Acuitzio del Canje, Michoacán.

- Objetivos particulares:
- a) Determinar el cambio de cobertura en las copas de Q. castanea y Q. obtusata a través de fotografías digitales.
- b) Determinar la dimensión fractal como medida de complejidad de la copa a través del tiempo haciendo uso de fotografías digitales.
- c) Determinar la relación de la dimensión fractal con las medias dasométricas y variables ambientales.
- Hipótesis

Los valores de la dimensión fractal cambiarán de manera directamente proporcional con la biomasa perdida o ganada por individuo, esto sería un reflejo del crecimiento, que permitirá asociar su cambio con el cambio de las mediciones alométricas a través del tiempo. Además, debido a que estamos trabajando con dos especies, con
diferencias morfológicas, consideramos que los valores de la *D* deben ser distintos entre las especies analizadas.

I. 3 MATERIALES Y MÉTODOS

I. 3. 1 Sitio de estudio.

El sitio donde se llevó a cabo este trabajo es el área voluntaria de conservación Tsíntani Renacer (Figura 1). Se localiza en el municipio de Acuitzio del Canje en el estado de Michoacán de Ocampo, México y está entre las coordenadas 19°28'42.75" N, 101°21'47.14" O, 19°28'44.24" N, 101°21'47.77" O, 19°28'46.29" N, 101°21'38.87" O, y 19°28'45.15" N, 101°21'38.51" O. El municipio Acuitzio del Canje, se encuentra al sur del municipio de Morelia. Tiene un clima templado con Iluvias en verano (Cb(w2)(w)(i')g) (Carlón y Mendoza, 2007). La vegetación más abundante son los bosques mixtos de pino-encino (Plan de desarrollo municipal 2015-2018). Este municipio tiene una precipitación promedio anual de 1004 mm, una temperatura promedio anual de 16.7°C con temperaturas mínimas de 5°C y máximas de 28°C, y se encuentra a una altura de 2092 m s.n.m. (INEGI, 2009). Acuitzio del Canje tiene una población de 10987 habitantes (SEDESOL, 2013) que tienen como actividades económicas más importantes la agricultura, donde el maíz es el cultivo principal. La ganadería es la segunda actividad más importante en la región seguida del aprovechamiento forestal y la pesca (Plan de desarrollo municipal 2015-2018).

Tsíntani Renacer es un área privada de 7 ha que se destinó de forma voluntaria a la conservación (Figura 1). El sitio cuenta con un espacio para actividades de educación ambiental y demostración de ecotecnias para la construcción. Dentro del predio existe una extensión del terreno dedicada a la conservación y restauración de la vegetación nativa (bosque mixto de pino-encino). Esta zona fue dirigida para este estudio. En el sitio no se conoce con certeza el

número de especies distintas de encinos y de pino que crecen en el sitio (com. pers. Alarcón-Chaires).

I. 3. 2 Especies de estudio.

• Quercus castanea Née

Quercus castanea Née (familia Fagaceae, sección Lobatae Loudon) se distribuye desde el centro-sur de México hasta El Salvador, a lo largo de aproximadamente 1110000 km² (Wenzell & Kenny 2015). En nuestro país se ha registrado su presencia en los estados de Chiapas, Ciudad de México, Colima, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Estado de México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora y Veracruz (Arizaga et al., 2009, Wenzeel & Kenny, 2015). Este árbol crece entre los 1400 a 2600 m s.n.m. (Wenzeel & Kenny, 2015), en bosques de pino-encino, bosques mesófilos (Arizaga et al., 2009), matorrales xerófilos y bosques secos de encino (Wenzell & Kenny, 2015). Crece sobre suelos pedregosos de tipo arcillosos o arenosos (Arizaga et al., 2009), profundos y bien drenados (Martínez- Pérez et al., 2006).

Son árboles polinizados por viento (anemofilia) y monoicos (Herrera-Arroyo et al., 2013). Su tamaño es mediano, su altura promedio está en el rango de los 5 a 20 m de altura (Arizaga et al., 2009, Wenzell & Kenny, 2015), con un grosor del tronco a la altura del pecho entre 30 y 60 cm (Arizaga et al., 2009). Presentan hojas oblongas, oblanceoladas, lanceoladas y obovadas (2.5 a 1.5 cm de largo y 1.3 a 5 cm de ancho). El haz es color grisáceo, rugoso y lustroso, mientras que, el envés es gris amarillento con poco tomento (Arizaga et al., 2009).

Su floración se da en la primavera (marzo a junio) y las semillas maduran durante el otoño (octubre a diciembre) (Wenzell & Kenny, 2015). Sus bellotas son ovoides (18-25 mm de largo y 12 mm de diámetro) y crecen anualmente conformando grupos de 2 ó 3 (Arizaga et al., 2009). Las semillas presentan latencia fisiológica (Martínez-Pérez et al., 2006) que se rompe con escarificación mecánica o por enfriamiento (Young & Young, 1992, Martínez-Pérez et al., 2006).

Sus poblaciones tienen alta diversidad genética (Valencia-Cuevas et al., 2014, Wenzell & Kenny, 2015, Oyama, et al. 2018), pero están decreciendo, principalmente por la deforestación y fragmentación causada por el cambio de uso de suelo hacia agricultura, ganadería y crecimiento urbano (Wenzell & Kenny, 2015). Los principales usos registrados son leña, carbón vegetal, construcción (Wenzell & Kenny, 2015), medicinal, artesanías y la extracción de celulosa para papel (Arizaga et al., 2009).

• Quercus obtusata Bonpl.

Quercus obtusata Bonpl. (Sección Quercus) es un árbol de tamaño mediano, su rango de altura va de 3 a 20 m, con diámetros de 10 a 60 cm (Arizaga et al., 2009). Su corteza es color gris y escamosa. Crece sobre suelos arenosos o arcillosos (Arizaga et al., 2009), en un rango de altura de 1430 a 2850 m s.n.m. (Romero et al., 2002, De la Paz Pérez-Olvera et al., 2006). Generalmente, se desarrolla en las barrancas de bosques de encino, pino-encino, bosque mesófilo, matorral subtropical y también es frecuente encontrarlos en encinares perturbados (Arizaga et al., 2009, Romero et al., 2002).

Las hojas tienen formas obovadas o elípticas, con gran variación de tamaño (5 a 21 cm de largo y de 2 a 13.5 cm de ancho), posee márgenes con cuatro a ocho dientes por lado. El haz es color verde lustroso y presenta tomentos en la base; mientras que el envés es color verde amarillento con pubescencias (Arizaga et al., 2009, Romero et al., 2002).

Las flores se desarrollan durante los meses de abril a mayo (primavera) (Romero et al., 2002). Sus bellotas crecen anualmente, en grupos de 2 ó 3, y tienen forma ovoide (16 a 18 mm de largo × 13 a 15 mm de diámetro). Las semillas se producen durante el otoño, entre los meses de septiembre a noviembre.

Es una especie endémica de México y se distribuye en los estados de Ciudad de México, Estado de México, Durango, Guerrero, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Veracruz y Zacatecas (Arizaga et al., 2009). Es considerada una de las especies con mayor rango de distribución en nuestro país (Valencia 2004).

Es una especie con alto potencial de aprovechamiento, debido a la gran superficie que abarca (Honorato & Fuentes, 2001). Su madera es usada principalmente para leña, carbón, material de construcción (De la Paz Pérez-Olvera et al., 2000, Romero et al., 2002, Arizaga et al., 2009), así como para uso medicinal y para la extracción de celulosa.



Figura 1. Área Destinada Voluntariamente a la Conservación Tsíntani Renacer, en el municipio Acuitzio del Canje, Michoacán. La viñeta blanca indica la posición del sitio de trabajo.





Figura 2. Especies de encinos que forman parte del estudio, a) Quercus castanea Née y b) Quercus obtusata Bonpl. ubicadas en el Área Voluntaria a la Conservación Tsíntani, Acuitzio del Canje, Michoacán, en mayo de 2017. Fotos: G. Jiménez-Guzmán.

I. 3. 3 Método de muestreo

En el sitio se hizo un muestreo dirigido, en el cual se eligieron 31 individuos de *Quercus castanea* y 24 de *Q. obtusata*. De cada árbol se eligió una rama secundaria y el criterio de elección es que tuvieran el menor porcentaje de empalme con otra rama de otro árbol. En esta rama colocamos un hilo con una plomada para establecer el sitio donde sería colocado el tripié. El sitio determinado con ayuda de la plomada se marcó con una estaca color rojo. Sobre la estaca se colocó el centro del tripié. La cámara fue alineada, con ayuda de un soporte plástico (Figura 3) hacia el tronco principal y se tomó la medida del ángulo y la distancia del suelo a la cámara (altura promedio de 83.65 cm del suelo), estos datos se utilizaron para tener la menor variación en la toma de las fotografías en los siguientes muestreos. La fotografía de la rama fue tomada con una cámara marca Samsung Modelo PL150 de 12.4 megapíxeles.

a)



b)



Figura 3. Ejemplificación de la toma de fotografía de las ramas. a) colocación del tripié para tomar la fotografía de una rama (elaboración propia); b) Soporte plástico diseñado para la toma de fotografías, está conformado por un par de niveles de agua, una brújula y cuerdas plásticas para sostener la cámara (Foto: E. Vega-Peña).

Se tomaron 10 fotografías para cada árbol, durante los ocho muestreos (Tabla 1), generando un total de 4400 imágenes.

Muestreo	Fecha de muestreo Día		Temporada*	
1	9 de mayo de 2017	0	Secas	
2	3 de julio de 2017	55	Lluvias	
3	5 de septiembre de 217	119	Lluvias	
4	14 de noviembre de 2017	189	Secas	
5	23 de enero de 2018	259	Secas	
6	14 de marzo de 2018	309	Secas	
7	24 de mayo de 2018	380	Lluvias	
8	24 de septiembre de 2018	503	Lluvias	

Tabla 1. Fechas, acumulado de días y temporada de cada uno de los muestreos.

(*) secas = <5 mm de lluvia acumulada en el periodo.

A cada árbol se le colocó una banda dendrométrica para medir el cambio en el perímetro a la altura del pecho en cada muestreo. Se calculó el área basal (AB) de cada árbol usando la fórmula de Alder (1980). Cada valor del AB se transformó a logaritmo $Ln (x_i + 1)$. Además, se calcula la tasa de crecimiento discreto $TC = \frac{x_{inicial} - x_{final}}{x_{inicial}}$ de cada individuo entre el muestreo inicial (may17) y el final (sep18).

Se descargaron los datos de precipitación y temperatura de la estación meteorológica de la ciudad de Morelia (Dirección de Medio Ambiente y Sustentabilidad, 2018). Se obtuvo la precipitación acumulada (mm) y el promedio de temperatura (°C) por cada período de muestreo.

I. 3. 3 Preparación de las imágenes

La preparación de las imágenes se llevó a cabo siguiendo los pasos que indica Lira (2002). Como primer paso, todas las fotografías se capturaron en formato JPEG. Cada una de estas imágenes RGB se transformó a blanco y negro. Se utilizó el paquete jpeg (Urbanek, 2015) para abrir la imagen RGB en el software estadístico R v. 3.3.1 (R Core Team, 2014), una vez abierta se abrió el canal gris y se volvió binaria al elegir los valores < 0.5 (Figura 4, paso 1), excepto para el individuo 54 (< 0.35) que pertenece a la especie *Quercus castanea*, dado que se tuvo que utilizar una manta blanca en la toma de la fotografía porque árboles de mayor tamaño impedían que la rama elegida se viera claramente.

Se formaron matrices binarias de 0 y 1, donde el 0 representó el espacio vacío (parte negra o donde hay biomasa) y 1 (parte blanca). Las imágenes binarias se guardaron en formato PNG. Posteriormente, se utilizó el software Adobe Photosop CS6 v. 13.0.1 con el que se abrió cada una de las imágenes originales y las binarias correspondientes. Con ayuda de la imagen original se quitaron las sombras que no correspondían a la rama elegida del árbol, a este proceso lo denominamos 'limpieza de la imagen'.

Una vez que todas las imágenes de un mismo individuo fueron sometidas a esta limpieza, se generó una imagen compuesta por las capas de las matrices (Figura 4, paso 2 y 3). La imagen compuesta fue guardada en formato PNG y fue utilizada para obtener los valores de la cobertura de copa y de la dimensión fractal.

I. 3. 3. 1 Estimación de la cobertura de la copa

En total se tuvieron 440 imágenes compiladas, es decir, una imagen por individuos en cada muestreo. Cada una de las imágenes se abrió en formato de matriz en el software R y se generó la suma de los valores (ítem: cada píxel tiene un valor de 1 o 0). Cada imagen tiene un total de 2073600 píxeles (matriz de 1920 × 1080). La suma corresponde al número de píxeles en la parte blanca por lo que se hace una resta con respecto al total de píxeles de la imagen. Posteriormente, con ese valor se calculó el porcentaje de píxeles que corresponde a biomasa del árbol. De cada individuo se generaron ocho imágenes (una de cada muestreo), se tomó como cobertura del 100% a la imagen con el mayor porcentaje con píxeles que corresponde a biomasa del árbol entre mayo 2017 y marzo de 2018, con el objetivo de poder observar el crecimiento de la copa. De esta manera se obtuvo el valor de la cobertura relativa por individuo.



- Figura 4. Ejemplificación del proceso de preparación de la imagen compuesta. En el primer paso se convierten a imágenes binarias. En segundo paso se lleva a cabo la limpieza de la imagen. En el tercer paso se genera la imagen compuesta. El primer paso se lleva a cabo con el software R y el paso 2 y 3 en Adobe Photoshop. Las imágenes corresponden a un individuo muestreado de *Quercus obtusata*. Elaboración propia.
- I. 3. 3. 2 Estimación de la dimensión fractal

Para obtener la estimación de la dimensión fractal de las imágenes compuestas utilizamos el paquete fractaldim (Constantine, 2014) del software R v3.3.2. Este paquete incluye distintos métodos para realizar las estimaciones. Se generaron los cálculos de la dimensión fractal con los métodos variación de transecto (*transect var*), isotrópico (*isotropic*) e incremento cuadrado (*square*). Sin embargo, e

determinó que el mejor método para hacer el análisis fue el modelo cuadrado (*square*) porque tiene menor variación, además de que, al hacer una prueba estadística de regresión lineal nos indicó que los tres modelos tienen resultados muy similares y prácticamente explican lo mismo. En la relación entre el método incremento cuadrado (*square*) y variación de transecto (*transect var*) se obtuvo una $R^2 = 0.76$ (*p*-value = 5.03e⁻¹⁰), mientras que en la relación incremento cuadrado (*square*) a R² = 0.98 (*p*-value < 2e⁻¹⁶). Las regresiones lineales se llevaron a cabo con el software Rv.3.4.3 utilizando la función Im del paquete stats (R Core Team, 2012).

La forma de calcular la dimensión fractal se llevó a cabo utilizando la del método de variograma se hace con la siguiente fórmula (Davies y Hall, 1999):

$$D = 2 - \frac{1}{2} \left\{ \sum_{k \in K} (s_k - s) \log v_p\left(\frac{k}{n}\right) \right\} \left\{ \sum_{k \in K} (s_k - s)^2 \right\}^{-1}$$

donde *k* es una finita colección de distancias relativas, $s_k = \log(\frac{k}{n})$, *s* es el promedio de { $s_k: k \in K$ }, $k = \{1, \sqrt{2}, 2\}$ de las distancias representativas y, para modificarla a un método estimador de incremento cuadrado (*square*) se calcula la variación isotrópica de la siguiente manera (Davies y Hall, 1999):

$$v_{SI;p}\left(\frac{k}{n}\right) = \frac{1}{2N(k)} \sum_{s(k)} \left| x_{\frac{i1}{n}\frac{i2}{n}} - x_{\frac{j1}{n}\frac{j2}{n}} + x_{\frac{j1}{n}\frac{j2}{n}} \right|^{p}$$

La *D* obtenida corresponde a la parte de la imagen con píxeles con valor diferente a 0, es decir, la zona sin biomasa de la imagen. Para obtener un valor que nos representará la zona con biomasa (píxel con valor igual a 0) se obtuvo el valor recíproco de la dimensión fractal con la siguiente fórmula:

$$D^{-1} = \frac{1}{D}$$

I.3.4 Métodos analíticos

Para explorar los datos se realizaron gráficos de dispersión de los valores, donde el eje x corresponde al número de individuo y el eje y al valor de *D*, para las dos especies. Además, se hizo un gráfico con los promedios de los valores de la dimensión fractal a través del tiempo. Se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para identificar el posible agrupamiento de los valores de la dimensión fractal. Esto se llevó a cabo en el software R con la función princomp de la paquetería MASS (Venables & Ripley, 2002) y con auxilio de panelutils (Gille, 2012).

Posteriormente, para poder determinar si tienen relación las mediciones dasométricas (AB = área basal, ABlog = AB con transformación logaritmo, TC= tasa de cambio y TC_{log}=tasa de cambio con AB_{log}), la cobertura y variables ambientales (precipitación acumulada y temperatura) con el valor de la complejidad (dimensión fractal) se realizaron modelos lineales no paramétricos entre dichas medidas en los diferentes meses. Dados que los datos de precipitación y temperatura están en función de los muestreos y no de cada individuo, el aglutinamiento de los datos se ajustó al número de muestreos. Para estos modelos lineales se utilizaron los datos de las dos poblaciones, ya que se realizaron pruebas de t pareada y no se identificaron diferencias entre los promedios bimestrales de cobertura y dimensión fractal recíproca de las dos especies. Las variables de respuesta elegidas fueron la D^{-1} , la cobertura y la pendiente. Esta última variable se obtuvo de la relación lineal no paramétrica entre la D^{-1} y la cobertura ya que hubo una relación muy fuerte entre la cobertura y la dimensión fractal. Las variables explicativas fueron ambientales (precipitación y temperatura) y de tamaño (AB, AB_{log}, TC y TC_{log}). Estos modelos lineales no paramétricos se obtuvieron con el software Rv.3.4.3 utilizando la librería mblm y la función del mismo nombre (Komsta, 2013). El valor de pseudo-R² se obtuvo con la siguiente fórmula (Motulsky & Christopoulos, 2003):

$$R^2 = 1.0 - \frac{SS_{reg}}{SS_{tot}}$$

donde SS_{reg} es el valor de la suma de cuadrados de las distancias de los puntos de mejor ajuste determinados por la regresión, SS_{tot} es la suma de

cuadrados de la distancia de los puntos de la línea horizontal del promedio. Es importante recalcar que esta pseudo-R² no representa un valor elevado al cuadrado y, por ende, puede tomar valores negativos cuando el ajuste sea peor que el promedio (Motulsky & Christopoulos, 2003).

I. 4 RESULTADOS

I. 4. 1 Variables ambientales

Para el ciclo de muestreo desde mayo de 2017 hasta septiembre de 2018, la precipitación acumulada entre los intervalos de muestreo varió desde 0 (quinto muestreo, enero 2018) a 12.69 mm (muestreo 2 en julio de 2017). Por su parte, la temperatura promedio más baja varío de 15.6 a 22.5° C (Figura 5).



Figura 5. a) Precipitación acumulada (mm) por muestreo y b) temperatura promedio en grados centígrados. Los datos se obtuvieron de la estación meteorológica de la ciudad de Morelia, Michoacán.

I. 4. 2 Cobertura de la copa

Los promedios de las coberturas relativas variaron de 43% en julio de 2017 hasta 94.8% en septiembre de 2018 para *Quercus castanea* (n=31), mientras que en *Q. obtusata* (n=24) variaron de 34% hasta 93.6% en los mismos meses. No hubo diferencias entre las coberturas entre las especies, excepto en el mes de julio, donde es ligeramente mayor la cobertura de *Q. castanea* (Figura 6).





I. 4. 3 Complejidad de la copa

El recíproco de la dimensión fractal tiene poca variación en cada muestreo, pero entre muestreos cambian los valores (Figura 7). Los valores más bajos pertenencen al muestreo de mayo y julio de 2017, mientras que los demás muestreos no paracen tener diferencias entre sí. Los invtervalos en los que varía la dimensión fractal no tiene, diferencias entre las especies.

Los valores de D^1 se promediaron por meses para *Quercus castanea,* este valor se encuentra entre 0.386, en mayo de 2017, y 0.417, en septiembre de 2018. En *Q. obtusata* varía de 0.387 (mayo 2017) y 0.4185 (septiembre 2017). No hay diferencias entre especies en la mayoría de los meses, excepto en el muestreo de

septiembre de 2017, donde el promedio del valor recíproco de la dimensión fractal de *Q. castanea* es mayor que el de *Q. obtusata* (Figura 8).



Figura 7. Distribución de los valores recíprocos de la dimensión fractal de todos los individuos a través del tiempo. a) *Quercus castanea* y b) *Q. obtusata* en el Área Voluntaria a la Conservación Tsíntani Renacer. Los valores se obtuvieron en el perído 2017-18.



Figura 8. a) Valor de la dimensión fractal de cada individuo a lo largo de los 8 muestreso. b) Promedio del recíproco de la dimensión fractal a través del tiempo para Quercus castanea (línea roja) y Q. obtusata (línea azul). Las líneas punteadas son el error estándar de cada medición. Los datos se tomaron en el Área Voluntaria a la Conservación Tsíntani Renacer, durante el año 2017-18.

I. 4. 4 Relación de la complejidad con medidas dasómetricas y ambientales

I. 4. 4. 1 Análisis de Componentes Principales

En los análisis de componentes principales por especie se colocaron los valores que describen la copa (cobertura relativa y dimensión fractal⁻¹) y el logaritmo del área basal. En *Q. castanea* se forman dos grupos, uno conformado por los muestreos 1 y 2 (mayor y julio de 2017), un grupo relativamente intermedio que pertenece al muestreo 7 (mayo de 2018) y otro grupo que conglomera los demás muestreos. La cobertura y la D^1 determinan la variación en el eje 1 que explica el 50.47% de la variación, mientras que, el eje 2 varía por el tamaño (AB_{log}) y explica el 32.56% del modelo. En total estos componentes explican el 83.04% de la variación (Figura 9).

En Q. *obtusata* se forman dos grupos, el que tiene al muestreo 1 y 2 (mayor y julio de 2017) y otro grupo que aglomera los demás muestreos. La cobertura y la D^1 determinan la variación en el eje 1 que explica el 53.65% de la variación, mientras que, el eje 2 varía por el tamaño (AB_{log}) y explica el 32.92% del modelo. En total estos componentes explican el 86.55% de la variación (Figura 10).

Quercus castanea



Figura 9. Análisis de componentes principales de *Quercus castanea*, conformado con los valores de cobertura relativa, recíproco de la dimensión fractal y el logaritmo de área basal. Entre paréntesis está el valor de variación explicada por cada eje.

Quercus obtusata



Figura 10. Análisis de componentes principales de Quercus obtusata. Está conformado con los valores de cobertura relativa, recíproco de la dimensión fractal y el logaritmo de área basal. Entre paréntesis está el valor de variación explicada por cada eje.

I. 4. 4. 2 Modelos lineales

Posteriormente, se generaron modelos de regresión lineal para determinar si las variables dasométricas y ambientales tienen una relación lineal no paramétrica entre ellas. Dado que no hubo diferencias significativas entre la D^1 y la cobertura de las dos especies se mezclaron los datos de las dos.

Cuando se analizaron las relaciones entre coberturas se obtuvieron los resultados que se muestran en la figura 11. Las relaciones con significancia estadística tienen pseudo- R^2 con valores menores al 30% (Tabla 2). En las relaciones entre la dimensión fractal se muestran en la tabla 3, de éstas, las relaciones significativas (Figura 12) la única que tiene un valor alto de pseudo- R^2 es la relación entre dimensión fractal y cobertura (pseudo- R^2 = 0.36, tabla 3).

Posteriormente se analizaron las variables en función de la pendiente que es la relación entre cobertura y dimensión fractal, en estos resultados (Tabla 4, Figura 13), dos de las relaciones tienen significancia estadística, pero ninguna tiene una pseudo-R² mayor al 30%.



Figura 11. Gráficos de dispersión de las relaciones lineales no paramétricas entre la cobertura y las mediciones dasométricas de los encinos (*Quercus castanea* y *Q. obtusata*) y ambientales. En color rojo se muestra el modelo lineal y enmarcadas en color verde están las relaciones estadísticamente significativas (*p*<0.05).



Figura 12. Gráficos de dispersión de las relaciones lineales no paramétricas entre la dimensión fractal y las mediciones ambientales y dasométricas de los encinos (*Quercus castanea* y *Q. obtusata*). En color rojo se muestra el modelo lineal y enmarcadas en color verde están las relaciones estadísticamente significativas (*p*<0.05).



Figura 13. Gráficos de dispersión de las relaciones lineales no paramétricas entre la pendiente (relación entre cobertura y dimensión fractal) y las mediciones dasométricas de los encinos (*Quercus castanea y Q. obtusata*) y ambientales. En color rojo se muestra el modelo lineal y enmarcadas en color verde están las relaciones estadísticamente significativas (*p*<0.05).

Tabla 2. Relaciones lineales no paramétricas entre la cobertura y las mediciones dasométricas de los encinos (*Quercus castanea* y *Q. obtusata*) y variables ambientales. (*) indica que el valor de *p* es estadísticamente significativo con un α =0.5, NS = no significativo.

Eje X	Eje Y	Ordenada al origen	Pendiente	P-value		pseudo- R ²
Temperatura	Cobertura	2.5023	-0.0800	0.0000	***	-0.6019
Precipitación acumulada	Cobertura	0.7617	0.0027	0.5620	NS	-0.0868
Tamaño (área basal)	Cobertura	-7.9090	1.5860	0.0041	**	0.0041
Tasa de cambio (área basal)	Cobertura	0.7760	6.8629	0.0319	*	-0.0323
Tamaño (logaritmo del área basal)	Cobertura	-0.8209	0.0055	0.0052	**	0.1445
Tasa de cambio (logaritmo del área basal)	Cobertura	0.7703	1.1938	0.0591	NS	-0.0379

Tabla 3. Relaciones lineales no paramétricas entre la dimensión fractal y las mediciones dasométricas de los encinos (*Quercus castanea* y *Q. obtusata*) y variables ambientales. (*) Indica si es el valor de *p* es estadísticamente significativo con un α =0.5, NS = no significativo.

Eje X	Eje Y	Ordenada al origen	Pendiente	P-value		pseudo- R ²
Cobertura	Dimensión fractal	0.3961	0.0229	0.0007	***	0.3564
Temperatura	Dimensión fractal	0.4421	-0.0013	0.0000	***	-0.2099
Precipitación acumulada	Dimensión fractal	0.4159	0.0000	0.5280	NS	-0.2522
Tamaño (área basal)	Dimensión fractal	0.1986	0.0399	0.0007	***	-0.1338
Tasa de cambio (área basal)	Dimensión fractal	0.4146	0.2827	0.0290	*	-0.1751
Tamaño (logaritmo del área basal)	Dimensión fractal	0.3800	0.0001	0.0006	***	-0.0450
Tasa de cambio (logaritmo del área basal)	Dimensión fractal	0.4147	0.0389	0.0035	**	-0.1633

Tabla 4. Relaciones lineales no paramétricas entre la pendiente (relación entre dimensión fractal y cobertura) y las mediciones dasométricas de los encinos (*Quercus castanea* y *Q. obtusata*) y variables ambientales. (*) indica que el valor de *p* es estadísticamente significativo con un α =0.5, NS = no significativo.

Fig X	Eje Y	Ordenada al	Pondionto	P-value		pseudo-
LJEA		origen	Fendlente			R ²
Temperatura	Pendiente	-0.0320	0.0018	0.0003	***	-0.0481
Precipitacion	Pendiente	0.0020	0.0003	0.8603	NS	0.0057
acumulada						
Tamaña (áraa						
Tamano (area	Pendiente	-0.0830	0.0157	0.6320	NS	-0.1025
basal)						
Tasa de cambio						
	Pendiente	0.0054	-0.0259	0.6232	NS	0.0013
(area basal)						
Tamaño						
(logaritmo del	Pendiente	0 0926	-0 0003	0 0006	***	0 2559
(loganino del	1 chalchte	0.0020	0.0000	0.0000		0.2000
área basal)						
Tasa de cambio						
(logaritmo dol	Pondionto	0.0051	-0.0244	0 6081	NQ	0 0240
(ioganimo del		0.0001	-0.0244	0.0901	NO.	0.0249
área basal)						

I.5 DISCUSIÓN

I. 5. 1 Cobertura de la copa

En el análisis de la cobertura de la copa a partir del área obtenida de las fotografías, se observó un patrón similar a los reportados para las fenofases vegetivas. Hay dos fenofases importantes: la reproductiva y la vegetativa (Williams-Linera & Meave, 2002) y al conjunto de ambas se le denomina etapa fenológica (de Cara, 2006). La fenofase vegetativa incluye las fases de foliación y defoliación (Williams-Linera & Meave, 2002, Maldonado-Romo, 2014) y los cambios en cada fase están estrechamente relacionados con la temporalidad ambiental (Frankie et al., 1974), al presentarse cambios en la precipitación, temperatura, fotoperiodo, o la combinación de estos (Pinto et al., 2011).

No hubo diferencias en la temporalidad de la fase vegetativa entre las poblaciones analizadas de Quercus castanea y Q. obtusata. Durante el primer período de muestreo, hubo mayor seguía y temperaturas más altas; y se observó una pérdida parcial de follaje. Sin embargo, algunos individuos presentaban mayor abundancia de hojas que otros. Esto puede deberse a un efecto del tamaño de los árboles, ya que los árboles de mayores tallas pueden tener un sistema radicular mayor que les permita llegar a los sistemas acuíferos y amortiguar así la sequía (Cornejo-Tenorio & Ibara Manriquez, 2007). Además, los individuos más altos pueden alcanzar mayores alturas que les generan ventajas en la captura de luz con respecto a otros individuos, lo que se deriva en el mantenimiento de hojas maduras por más tiempo (Westoby et al., 2002) como se reportó para Q. rugosa (Utrera-Salgado, 2017). Este desfase también se puede explicar con las variaciones microclimáticas (Bullock & Solis-Magallanes, 1990). Por ejemplo, en estudios de microclima realizados por Augspurger y Bartlett (2003), quiénes encontraron que en el descenso de temperatura que se da durante la noche, en sitios bajo dosel, aumenta la humedad del suelo y este gradiente de temperatura parece funcionar como una señal para que inicien los procesos fenológicos, como la producción de hojas. Esto coincide con lo observado en el mismo estudio, donde encontraron que lo individuos juveniles de Quercus con más brotes y abundancia de hojas más

tempranas eran los que se localizaban bajo dosel, contrastando con los que estaban en claros.

En el muestreo de junio de 2017, todos los individuos perdieron su follaje por completo. En este mismo período se presentó el promedio de temperatura más alta y hubo mayor precipitación acumulada con respecto al período inmediato anterior (mayo 2017). En los análisis de correlación encontramos una relación significativa y negativa entre el follaje y la temperatura, es decir, a mayor temperatura menor follaje (Tabla 2). La temperatura es considerada un factor ambiental determinante en la pérdida y producción de hojas (Pino et al. 2011). Esto coincide con al trabajo de Augspurger y Bartlett (2003), quienes analizaron la fenología de varias especies en un bosque caducifolio templado y encontraron que las diferencias en fenofases están estrechamente relacionadas con la temperatura.

La remoción completa del follaje de *Q. castanea* y *Q obtusata* se registró entre mayo17 y jul17, la temporada con mayor temperatura del año aunque no es la temporada con menor humedad. En otros encinos se ha registrado que durante la temporada más seca del año es la época donde comienza la escisión de las hojas, como pasa con *Q. castanea, Q. elliptica* y *Q. insisgnis* (Vazquez et al 1995, Herrera-Marin M. (2013). Sin embargo, hay otros factores que también afectan la fenofase vegetativa, como el fotoperiodo (Alvim y Alvim, 1978, Borchert 1980), como reportan Bello (1994) y Madrigal-Jiménez (1997) para *Q. resinosa, Q. obtusata, Q. rugosa, Q. crassipes* y *Q. oocarpa,* especies en las que la producción de hojas se relaciona con la radicación solar.

En septiembre de 2017 se registró la mayor precipitación acumulada y descendió la temperatura promedio. En este muestreo registramos la mayor cantidad de hojas fotosintéticamente activas, por su coloración. Este patrón es similar a otros encinos (*Quercus ilex, Q. glaucoides, Q. insignis* y *Q. xalapensis*), en los que se ha registrado que en las temporadas con mayor disponibilidad de agua y temperaturas cálidas (Pinto et al., 2011) hay una mayor producción de hojas nuevas (Bello, 1994, Rodríguez & Muñoz, 2009, Herrera-Marin, 2013, Utrera-Salgado, 2017). En los siguientes períodos de medición: noviembre 2017, enero 2018 y

marzo 2018, el follaje seguía siendo abundante. Sin embargo, se observaban hojas con coloraciones rojizas (obs. pers.). Este cambio en la coloración lo ha registrado Marroquin (1997) y corresponde a la traslocación de nutrientes para la preparación de la escisión de las hojas, que se genera durante los períodos de mayor sequía (Villasana & Suárez, 1997).

Cuando se analizan las variables dasometricas y ambientales en función de la cobertura, no encontramos relación entre la variación del área del follaje con respecto a la precipitación acumulada. Si bien el agua es un factor ambiental determinante en la fenología no es la variable clave, ya que según Alvim y Alvim (1978) y Bullock y Solis-Magallanes (1990) es mucho más importante la humedad del suelo, que es una, una variable que nosotros no consideramos. Por ejemplo, se reportó para *Q. rugosa* (Utrera-Salgado, 2017) que la época que registró la mayor caída de hojas coincide con la de menor humedad del suelo. Esto quiere decir, que el renuevo de las hojas no depende únicamente de la disponibilidad de agua, sino también de los nutrientes disponibles en el suelo (Pinto et al., 2011).

Se observa una relación significativa entre el tamaño (AB) y la cobertura, así como la tasa de cambio (TC) y la cobertura. En este caso la relación del tamaño (AB y TC) con respecto a la cobertura o producción de hojas es negativa, lo que podría indicar que son individuos juveniles que están aportando más al engrosamiento de sus troncos (Pineda-Herrera et al., 2015). Sin embargo, esto no es muy claro a que el valor de las pseudo-R² no alcanza ni el 1% de explicación del modelo, aunque son estadísticamente significativos. Por otro lado, en general, los almacenamientos de agua y nutrientes son importantes durante las épocas de sequía (Adams & Strain, 1969), y los almacenes de agua de los árboles se pueden registrar como pulsaciones en el tamaño del tronco (Daubenmire 1972, Lieberman 1982, Reich & Borchert, 1984).

I. 5. 2 Complejidad de la copa

La dimensión fractal varío de 2.3171 (recíproco = 0.4316) a 2.6258 (recíproco = 0.3808). No hubo diferencias significativas entre las especies, a excepción del muestreo de septiembre de 2017. Los valores más altos de la dimensión fractal (o los menores en el recíproco) corresponden a los meses de mayo 2017 y julio 2017, los de mayor temperatura; mientras que, durante septiembre 2017, noviembre 2017, enero 2018, marzo 2018 y septiembre de 2018, los valores de la dimensión fractal fueron menores y presentaron poca variación.

En los resultados de este estudio se pueden observar fases indicadas por el recíproco de la dimensión fractal. Se observa una fase de crecimiento de la complejidad, después llega a una fase estacionaria y posteriormente parece haber un pequeño declive (mayo de 2018) para después volver a subir (Figura 8b). Las fases con mayor complejidad corresponden a las fases que tiene mayor área o desarrollo de la copa. El crecimiento exponencial de la D durante la primera fase de crecimiento de la copa es similar a la reportada por Sánchez-Segura (2007) que analizó la dimensión fractal de células indiferenciadas (callos) de Beta vulgaris a través del tiempo (31 días). A partir de su método para el cálculo de la D, este autor obtuvo valores que variaron de 1.585 a 1.650 en diferentes lotes, y en general la dimensión fractal aumentó con el tiempo, sin embargo, no encontró una fase estacionaria probablemente porque sus medios de cultivo seguían teniendo nutrientes, lo que permitió que los agregados celulares siguieran creciendo. Otro ejemplo de que la complejidad aumenta con el incremento de talla es el Zea mays, que se analizó durante cinco semanas e independientemente del tratamiento de competencia al que se sometió se obtuvieron valores de dimensión fractal que aumentaron (1.15 a 1.275) conforme al estadio de desarrollo (Foroutan-pour et al., 2000). En este estudio se trabajó con una metodología distinta para la obtención de la D a las utilizadas por Sánchez-Segura (2007) y Foroutan-pour y colaboradores (2000), ya que utilizaron la imagen completa, durante un período de tiempo mayor (14 meses) y bajo condiciones no controladas de las plantas. Además, en la conformación de la figura para la aproximación de su valor de D se utilizó una matriz

binaria y no sólo su borde o esqueletización. A pesar de todas estas diferencias obtuvimos patrones similares, en los que el aumento de la complejidad está en función del estadio de desarrollo de las copas.

I. 5. 3 Relación de la complejidad con medidas dasómetricas y ambientales

En los resultados obtenidos se observa una relación fuerte positiva entre la D^1 y la cobertura de la copa. Entre mayor sea el valor reciproco de la D mayor será la cobertura, este modelo explica el 39.6% de la variación. En general, la dimensión fractal de la copa ha sido poco estudiada. Por ejemplo, Rice y colaboradores (2001), analizaron las características arquitectónicas de la copa de diferentes briófitas (musgos y hepáticas). Las dimensiones fractales de las copas variaron de 1.5 a 1.91 y cambiaron entre especies. Los autores generaron un modelo estadístico que explicaba el 91% de la variación de la transferencia de masa, que consistía en describir la trasferencia de masa como función de la rugosidad de la superficie, la escala de los elementos de rugosidad y la dimensión fractal. Esto indica que la dimensión fractal puede ser utilizada en modelos que expliquen características de las copas de las plantas; sin embargo, hay otras variables que juegan un papel importante y la elección de éstas dependerá de lo que se quiera analizar. En el caso de las briofitas, la *D*, la rugosidad y su escala de medición determinan fuertemente la evaporación del agua en la copa.

Por otra parte, se obtuvieron valores significativos entre la D^1 y temperatura (pseudo-R² = -0.2). Aunque el valor de pseudo-R² es negativo, consideramos que la relación puede ser válida debido a la fuerte relación de la D^1 con la cobertura y, por ende, de la relación fuerte entre cobertura-temperatura. Presumiblemente, el cambio en la complejidad de la copa es parte del reflejo de las fases fenológicas. Como se explicó anteriormente, las fenofases vegetativas responden fuertemente al fotoperiodo y la temperatura (Pinto et al. 2011, Alvim y Alvim 1978). Al relacionarse con la luz es posible que la dimensión fractal de la copa también tenga efectos en el índice de área foliar (IAF), esto en función de lo reportado por Foroutan-pour et al. (2000) y Jonckheere et al. (2006). Jonckheere et al. (2006),

quienes generaron un modelo de fotografías hemisféricas binarias virtuales, para diseñarlo utilizaron el modelo de Markov y la dimensión fractal, como factor de corrección, para poder cuantificar de manera indirecta el IAF y la captura de luz que atraviesan las copas de los bosques. Por su parte, Foroutan-pour y colaboradores (2000) analizaron la dimensión fractal de plantas completas de *Zea mays* en distintos tratamientos de competencia. La competencia no afectó la dimensión fractal, pero el desarrollo de la planta si tuvo una relación con la *D*. Además, encontraron una relación positiva del IAF con la *D* y una relación negativa entre la *D* y la penetración de la luz. Esto quiere decir que, entre más compleja es una planta, menor cantidad de luz la atraviesa. Esta relación entre IAF y *D* en *Quercus castanea* y *Q. obtusata* podría analizarse en el futuro.

Hubo relación entre el tamaño (AB, TC) y la D^1 ; sin embargo, todos los valores de pseudo- R^2 son negativos, por lo que el modelo lineal podría no ser el mejor para representar estas relaciones. El aumento de la complejidad con el tamaño se ha registrado en plantas completas de maíz (Foroutan-pour et al., 2000) y en las células de *B. vulgaris* (Sánchez-Segura, 2007). En árboles, Zeide (1998) analizó esta relación en las copas de *Pinus loblolly*, y no encontró una relación entre el crecimiento del área basal con respecto a la dimensión fractal de la copa. Esto es posible porque la arquitectura de las copas también cambia con factores externos e internos (Meier & Leuschner, 2008, Sanz-Pérez & Castro-Diez, 2010), que pueden ir desde los aspectos genéticos hasta las podas y esto puede no tener relación con el tronco. Sin embargo, Zeide (1998) encontró una relación negativa entre el tamaño de la copa y su *D*, que sugiere que cuando las copas aumentan de tamaño las hojas de la periferia aumenta con respecto a las del interior, disminuyendo la complejidad. Además, la complejidad, medida como la dimensión fractal, cambia entre los árboles dominantes (*D*=2.16), los codominantes (*D*=2.36) e intermedios (*D*=2.46).

Posteriormente, y debido a la fuerte relación entre D^{-1} y cobertura se analizó cómo esta relación pudo interactuar con las medidas dasómetricas y ambientales. En estas relaciones, sólo el área basal (en transformación logaritmo) y la pendiente tienen una relación significativa y negativa. Esto quiere decir que entre más grande es un árbol se pierde la relación cobertura-dimensión fractal. Probablemente los arboles más grandes tienen menor complejidad en las copas, ya que son individuos dominantes, similar a lo reportado para *Pinus loblolly* (Zeide 1998).

Hasta el momento, este es el primer trabajo que analiza la complejidad de las ramas con fotografías binarias, calculando la dimensión fractal a través del tiempo. A pesar de que hasta ahora no hemos podido establecer un vínculo entre la D^1 y el cambio demográfico de las poblaciones de *Quercus castanea* y *Q. obtusata*, los datos reflejan la complejidad de las fenofases vegetativas de la copa. El método que describimos para poder obtener los datos es económico y fácilmente reproducible.

I.6 CONCLUSIONES

La cobertura de las copas, medida como el área de biomasa fotografiada, demostró las fenofases vegetativas de *Q. castanea* y *Q. obtusata.*

Se determinó que no hubo diferencias en la temporalidad de las fenofases vegetativas de *Q. castanea* y *Q. obtusata* en el sitio de estudio. La asincronía de la pérdida de hojas entre individuos se debió al tamaño de los individuos (sistema radicular mayor o alturas que lo hagan más competitivos por luz) y probablemente por las condiciones microclimáticas.

La pérdida total del follaje se dio cuando se presentaron las temperaturas promedio más altas (verano); mientras que, la mayor cantidad de hojas verdes se registraron en septiembre (final del verano e inicio del otoño).

La dimensión fractal varío de 2.3171 ($D^{-1} = 0.4316$) a 2.6258 ($D^{-1} = 0.3808$) y no hubo diferencias significativas entre las especies. La dimensión fractal tiene una fuerte relación con la cobertura de la copa y la temperatura. El efecto conjunto de la cobertura- D^{-1} se pierde conforme crece el árbol.

Se desarrolló y probó una metodología económica y fácilmente replicable para analizar la dimensión fractal y las fenofases vegetativas (de manera indirecta) de las copas de *Quercus castanea* y *Q. obtusata* utilizando fotografías digitales.

LITERATURA CITADA

- Adams, M. S., & Strain, B. R. (1969). Seasonal photosynthetic rates in stems of Cercidium floridum Benth. Photosynthetica.
- Alados, C. L., Pueyo, Y., Giner, M. L., Navarro, T., Escos, J., Barroso, F., Cabezudo & Emlen, J. M. (2003). Quantitative characterization of the regressive ecological succession by fractal analysis of plant spatial patterns. *Ecological Modelling*, 163(1), 1-17.
- Alados, C. L., Pueyo, Y., Navas, D., Cabezudo, B., Gonzalez, A., & Freeman, D. C. (2005). Fractal analysis of plant spatial patterns: a monitoring tool for vegetation transition shifts. *Biodiversity and Conservation*, *14*(6), 1453-1468.
- Alder, D. (1980). Estimación del volumen forestal y predicción del rendimiento, con referencia especial a los trópicos. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. p.6.
- Alvim, P. D. T., & Alvim, R. (1978). Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. *Tropical trees as living systems*, 445-464.
- Andronache, I. C. (2013). Integrated fractal analysis of the morphology and dynamics of the floodplain of the river Danube. *Fractal Analysis in the fluvial geomorphology, Moscow, Russia: University Book*, 114-32.
- Andronache, I. C., Ahammer, H., Jelinek, H. F., Peptenatu, D., Ciobotaru, A. M., Draghici, C. C., Pintill, R.D., Simion. S. G. & Teodorescu, C. (2016). Fractal analysis for studying the evolution of forests. *Chaos, Solitons & Fractals*, 91, 310-318.
- Alla, A. Q., Camarero, J. J., & Montserrat-Martí, G. (2013). Seasonal and interannual variability of bud development as related to climate in two coexisting Mediterranean Quercus species. *Annals of botany*, *111*(2), 261-270.
- Altieri, M. A., Letourneau, D. K., & Davis, J. R. (1983). Developing sustainable agroecosystems. *BioScience*, *33*(1), 45-49.
- Arizaga, S. (2009). *Manual de la biodiversidad de encinos michoacanos*. Instituto Nacional de Ecología. 2009, p. 145.
- Arneodo, A., Decoster, N. G. R. S., & Roux, S. 2. (2000). A wavelet-based method for multifractal image analysis. I. Methodology and test applications on isotropic and anisotropic random rough surfaces. *The European Physical Journal B-Condensed Matter and Complex Systems*, 15(3), 567-600.

- Augspurger, C. K., & Bartlett, E. A. (2003). Differences in leaf phenology between juvenile and adult trees in a temperate deciduous forest. *Tree Physiology*, 23(8), 517-525.
- Avnir, David. (1998) The fractal approach to heterogeneous Chemistry. Ed: John Willy & Sons.
- Barnsley, M. F., Ervin, V., Hardin, D., & Lancaster, J. (1986). Solution of an inverse problem for fractals and other sets. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *83*(7), 1975.
- Barthélémy, D. (1991). Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. *Acta Biotheoretica*, *39*(3), 309-323.
- Barthelemy, D., & Caraglio, Y. (2007). Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. Annals of botany, 99(3), 375-407.
- Batista, N. D. A., Bianchini, E., Carvalho, E. D. S., & Pimenta, J. A. (2014). Architecture of tree species of different strata developing in environments with the same light intensity in a semideciduous forest in southern Brazil. *Acta Botanica Brasílica*, *28*(1), 34-45.
- Bell, A. D. (1991). Plant form. *An illustrated guide to flowering plant morphology. New York: Oxford University Pres.*
- Bello, G. M. A. (1994). Fenología y biología del desarrollo de cinco especies de Quercus, en Paracho y Uruapán, Michoacán. *Ciencia Forestal*, *75*, 3-40.
- Bohlman, S., & O'Brien, S. (2006). Allometry, adult stature and regeneration requirement of 65 tree species on Barro Colorado Island, Panama. Journal of Tropical Ecology, 22(2), 123-136.
- Borchert, R. (1980). Phenology and ecophysiology of tropical trees: Erythrina poeppigiana OF Cook. *Ecology*, *61*(5), 1065-1074.
- Borianne, P., Subsol, G., & Caraglio, Y. (2017). Automated efficient computation of crown transparency from tree silhouette images. *Computers and Electronics in Agriculture*, *133*, 108-118.
- Bowers, D. G., McKee, D., Jago, C. F., & Nimmo-Smith, W. A. M. (2017). The areato-mass ratio and fractal dimension of marine flocs. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 189, 224-234.
- Brown, J. H., Gupta, V. K., Li, B. L., Milne, B. T., Restrepo, C., & West, G. B. (2002). The fractal nature of nature: power laws, ecological complexity and
biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 357(1421), 619-626.

- Bruno, O. M., de Oliveira Plotze, R., Falvo, M., & de Castro, M. (2008). Fractal dimension applied to plant identification. *Information Sciences*, *178*(12), 2722-2733.
- Buczkowski, S., Kyriacos, S., Nekka, F., & Cartilier, L. (1998). The modified boxcounting method: analysis of some characteristic parameters. *Pattern Recognition*, 31(4), 411-418.
- Bullock, S. H., & Solis-Magallanes, J. A. (1990). Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22-35.
- Burrough, P. A. (1981). Fractal dimensions of landscapes and other environmental data. *Nature*, *294*(5838), 240-242.
- Cao, H., Zhu, G. X., Zhu, Y., Zhang, Z., Chen, R., Li, X., & Zhao, H. (2002, January).
 3D visual surface reconstruction based on wavelet decomposition and fractal interpolation. In *Electronic Imaging 2002* (pp. 1205-1209). International Society for Optics and Photonics.
- Carlón Allende, T., & Mendoza, M. E. (2007). Análisis hidrometeorológico de las estaciones de la cuenca del lago de Cuitzeo. *Investigaciones geográficas*, (63), 56-76.4.
- Chan, G., & Wood, A. T. (2000). Increment-based estimators of fractal dimension for two-dimensional surface data. Statistica Sinica, 343-376.
- Chen, L., & Sumida, A. (2017). Patterns of Branch Growth and Death in Crowns of Sakhalin Spruce, Picea glehnii (F. Schmidt) Mast. *Forests*, *8*(1), 26.
- Constantine, W., & Percival, D. (2014). Fractal: fractal time series modeling and analysis. R package version, 2-0.
- Cornejo-Tenorio, G., & Ibarra-Manríquez, G. (2007). Plant reproductive phenology in a temperate forest of the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Mexico. *Interciencia*, 32(7).
- Daubenmire, R. (1972). Phenology and other characteristics of tropical semideciduous forest in north-western Costa Rica. The Journal of Ecology, 147-170.
- Davies, S., & Hall, P. (1999). Fractal analysis of surface roughness by using spatial data. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)*, 61(1), 3-37.

- de Cara García, J. A. (2006). La observación fenológica en agrometeorología. *ambienta*, 64.
- De la Paz Pérez-Olvera, P., Jiménez, S. V., & Romero, J. C. (2000). Anatomía de la madera de ocho especies de Quercus (Fagaceae) de Oaxaca, México. *Madera y Bosques*, *12*(1), 63-94.
- Di, L., Yu, G., Zhang, B., Deng, M., & Yang, Z. (2011, December). A National Crop Progress Monitoring System Based on NASA Earth Science Results. In *AGU Fall Meeting Abstracts* (Vol. 1, p. 01).
- Dirección de Medio Ambiente y Sustentabilidad de la Secretaría de Desarrollo Metropolitano (2018). Informe Meteorológico Mensual. [Disponible en web] < <u>http://www.morelia.gob.mx/pdfs/MICROSITIOS/MedioAmbiente/Calidad_Air</u> e > Consultado el 30 de septiembre de 2018.
- Edelin, C. (1977). *Images de l'architecture des conifères* (p. 255). Université des Sciences et Techniques du Languedoc., 225pp.
- Family, F., Meakin, P., Sapoval, B., & Wool, R. (1995). Fractal aspects of materials. In *Material Research Society Symposium Proceedings* (Vol. 367).
- Fan, X., & Yang, H. (2010). Exponential attractor and its fractal dimension for a second order lattice dynamical system. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 367(2), 350-359.
- Feng, Y., & Liu, Y. (2015). Fractal dimension as an indicator for quantifying the effects of changing spatial scales on landscape metrics. *Ecological Indicators*, *53*, 18-27.
- Feng, G., Ming, D., Wang, M., & Yang, J. (2017). Connotations of Pixel-based Scale Effect in Remote Sensing and the Modified Fractal-based Analysis Method. Computers & Geosciences.
- Fernández-Martínez, M., & Sánchez-Granero, M. A. (2012). Fractal dimension for fractal structures: A Hausdorff approach. *Topology and its Applications*, *159*(7), 1825-1837.
- Feuerverger, A., Hall, P., & Wood, A. T. (1994). Estimation of fractal index and fractal dimension of a Gaussian process by counting the number of level crossings. *Journal of Time Series Analysis*, 15(6), 587-606.
- Fitter, A. H., & Stickland, T. R. (1992). Fractal characterization of root system architecture. *Functional Ecology*, 632-635.

- Foroutan-pour, K., Dutilleul, P., & Smith, D. L. (2000). Effects of plant population density and intercropping with soybean on the fractal dimension of corn plant skeletal images. Journal of agronomy and crop science, 184(2), 89-100.
- Frankie, G. W., Baker, H. G., & Opler, P. A. (1974). Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology*, 881-919.
- Gerrish, G. (1989). Comparing crown growth and phenology of juvenile, early mature, and late mature Metrosideros polymorpha trees.
- Guillet, F. (2012). Panelutils.R. Avaible in: <<u>https://github.com/JoeyBernhardt/NumericalEcology/blob/master/panelutils</u> <u>.R</u>>
- Goodchild, M. F., & Mark, D. M. (1987). The fractal nature of geographic phenomena. Annals of the Association of American Geographers, 77(2), 265-278.
- Gneiting, T., Ševčíková, H., & Percival, D. B. (2012). Estimators of fractal dimension: Assessing the roughness of time series and spatial data. *Statistical Science*, 247-277.
- Gunnarsson, B. (1992). Fractal dimension of plants and body size distribution in spiders. *Functional Ecology*, 636-641.
- Hallé F, Oldemann RAA, Tomlinson PB (1978) *Tropical trees and forests*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Halley, J. M., Hartley, S., Kallimanis, A. S., Kunin, W. E., Lennon, J. J., & Sgardelis,S. P. (2004). Uses and abuses of fractal methodology in ecology. *Ecology Letters*, 7(3), 254-271.
- Harada, Y., & Takada, T. (1988). Optimal timing of leaf expansion and shedding in a seasonally varying environment 1. *Plant species biology*, *3*(2), 89-97.
- Herrera-Marin M. (2013). Fenología de Quercus insignis M. Martens et Galeotti y Quercus xalapensis Bonpl. (FAGACEAE) en el jardín botánico de fundación Xochitla A. C. *Tesis de licenciatura*. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México.

- Hoffmann, M. R., Martin, S. T., Choi, W., & Bahnemann, D. W. (1995). Environmental applications of semiconductor photocatalysis. Chemical reviews, 95(1), 69-96.
- Honorato, J. A., & Fuentes, M. E. (2001). Propiedades físico-mecánicas de la madera de cinco especies de encino del estado de Guanajuato. *Revista Ciencia Forestal en México*, *26*(90), 5-28.
- Huxley, J. (1932). Problems of relative growth. The Dial Press, New York, 276 p.
- Ibáñez, J. J., de ALBA, S. Y., & García Álvarez, A. (1995). Aportaciones del caos a las ciencias de la tierra (estructura, evolución y dinámica del modelado terrestre. In:(pp. 43-80), Ibáñez, J.. J. & Machado, C.(Editores), Análisis de la Variabilidad Espacio-Temporal y Procesos Caóticos en Ciencias Medioambientales, Geoforma-CSIC, 308 p. Logroño, España.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI) 2009 Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Acuitzio, Michoacán de Ocampo. [Disponible en web] < <u>http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/datos-</u> <u>geograficos/16/16001.pdf</u> > Consultado el 5 de marzo de 2017.
- Innes, J.L., 1990. *Assessment of Tree Condition*, Forestry Commission Field Book 12. HMSO, London.
- Iwasa, Y., & Cohen, D. (1989). Optimal growth schedule of a perennial plant. *The American Naturalist*, *133*(4), 480-505.
- Inoue, S., Shirota, T., Mitsuda, Y., Ishii, H., & Gyokusen, K. (2008). Effects of individual size, local competition and canopy closure on the stem volume growth in a monoclonal Japanese cedar (Cryptomeria japonica D. Don) plantation. *Ecological research*, 23(6), 953-964.
- Jonckheere, I., Nackaerts, K., Muys, B., van Aardt, J., & Coppin, P. (2006). A fractal dimension-based modelling approach for studying the effect of leaf distribution on LAI retrieval in forest canopies. *ecological modelling*, *197*(1), 179-195.
- Kaye, B. H. (1994). *A random walk through fractal dimensions*. (second ed.) John Wiley & Sons. West Sussex, England. 427 p.
- Kędra, K., Barbeito, I., & Gazda, A. (2016, November). New angular competition index and tree crown projection model. In *Functional-Structural Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (FSPMA), International Conference on* (pp. 106-109). IEEE.

- King, D. A. (1990). Allometry of saplings and understorey trees of a Panamanian forest. *Functional ecology*, 27-32.
- Kikuzawa, K. (1989). Ecology and evolution of phenological pattern, leaf longevity and leaf habit. *Evol Trends Plants*, *3*, 105-110.
- Kikuzawa, K. (1991). A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *The American Naturalist*, *138*(5), 1250-1263.
- Kikuzawa, K. (1995). Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. *Canadian Journal of Botany*, *73*(2), 158-163.
- Kikuzawa, K., Koyama, H., Umeki, K., & Lechowicz, M. J. (1996). Some evidence for an adaptive linkage between leaf phenology and shoot architecture in sapling trees. *Functional Ecology*, 252-257.
- Kirchner, J. W., Feng, X., & Neal, C. (2000). Fractal stream chemistry and its implications for contaminant transport in catchments. *Nature*, *403*(6769), 524-527.
- Komsta, L. (2013). mblm: median-based linear models. R package version 0.12.
- Küppers, M. (1989). Ecological significance of above-ground architectural patterns in woody plants: a question of cost-benefit relationships. *Trends in Ecology & Evolution*, *4*(12), 375-379.
- Lira Chávez, J. (2002). Introducción al tratamiento digital de imágenes (No. 04; TA1632, L5.).
- Lieberman, D. (1982). Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. The Journal of ecology, 791-806.
- Madrigal-Jiménez, T. A. Fenología y ecofisiología del Quercus oocarpa (Fagaceae) en Cartago, Costa Rica. Phenology and ecophysiology of Quercus oocarpa (Fagaceae) in Cartago, Costa Rica. Revista de Biología Tropical.
- Maillette, L. (1982). Structural dynamics of silver birch. II. A matrix model of the bud population. *Journal of Applied Ecology*, 219-238.
- Maldonado-Romo, A. F. (2014) Fenología foliar y reproductiva de la comunidad arbórea del bosque tropical caducifolio de Nizanda, Oaxaca. *Tesis de licenciatura*. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Mandelbrot, B. B. (1982). The fractal geometry of the nature. *Freeman*.
- Mandelbrot, B. B. (1983). The fractal geometry of nature/Revised and enlarged edition. New York, WH Freeman and Co., 1983, 495 p.

Mandelbrot, B. (1987). Los objetos fractales. Ed: Tusquest.

- Martínez Pérez, G., Orozco Segovia, A., & Martorell, C. (2006). Efectividad de algunos tratamientos pre-germinativos para ocho especies leñosas de la Mixteca Alta Oaxaqueña con características relevantes para la restauración. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (79).
- Marroquín Flores, R. A. (1997). Algunos aspectos sobre la fenología, producción de bellota y propagación de seis especies de encino Quercus L. del estado de Nuevo León, México(Doctoral dissertation, Universidad Autónoma de Nuevo León).
- Meier, I. C., & Leuschner, C. (2008). Leaf size and leaf area index in Fagus sylvatica forests: competing effects of precipitation, temperature, and nitrogen availability. *Ecosystems*, *11*(5), 655-669.
- Milewski, A. V., Young, T. P., & Madden, D. (1991). Thorns as induced defenses: experimental evidence. *Oecologia*, *86*(1), 70-75.
- Montserrat-Marti, G., Camarero, J. J., Palacio, S., Pérez-Rontomé, C., Milla, R., Albuixech, J., & Maestro, M. (2009). Summer-drought constrains the phenology and growth of two coexisting Mediterranean oaks with contrasting leaf habit: implications for their persistence and reproduction. *Trees*, *23*(4), 787-799.
- Motulsky, H. J., & Christopoulos, A. (2003). Fitting models to biological data using linear and nonlinear regression: a practical guide to curve fitting. GraphPad Software. Inc., San Diego, CA. p 34-35.
- Muhar, A. (2001). Three-dimensional modelling and visualisation of vegetation for landscape simulation. *Landscape and urban planning*, *54*(1), 5-17.
- Oyama, K. W. Ramírez-Toro, J.M. Peñaloza-Ramírez, A.E. Pérez, C.A. Torres-Miranda, E. Ruíz-Sñanchez, and A. González-Rodríguez. 2018. High Genetic Diversity and Connectivity among populations of Quercus candicans, Q. crassifolia, and Q. castanea in a heterogeneous Landscape in Mexico. Tropical Conservation Science 11: 1-14
- Palo T., R., Gowda, J., & Högberg, P. (1993). Species height and root symbiosis, two factors influencing antiherbivore defense of woody plants in East African savanna. *Oecologia*, *93*(3), 322-326.
- Parish, R., Nigh, G. D., & Antos, J. A. (2008). Allometry and size structure of trees in two ancient snow forests in coastal British Columbia. *Canadian journal of forest research*, 38(2), 278-288.
- Pineda-Herrera, E., Valdez-Hernández, J. I., Pérez-Olvera, C. D. L. P., & Dávalos-Sotelo, R. (2015). Fenología, crecimiento en diámetro y periodicidad de Hura

polyandra en Costa Grande, Guerrero, México. Botanical Sciences, 93(4), 741-753.

- Pinto, C. A., Henriques, M. O., Figueiredo, J. P., David, J. S., Abreu, F. G., Pereira, J. S., & David, T. S. (2011). Phenology and growth dynamics in Mediterranean evergreen oaks: effects of environmental conditions and water relations. *Forest ecology and management*, 262(3), 500-508.
- Plan de desarrollo municipal 2015-2018. Periódico Oficial del Gobierno Constitucional del Estado de Michoacán de Ocampo. Tomo CLXIII Núm. 90. [Disponible en web] <<u>http://transparencia.congresomich.gob.mx/media/documentos/periodicos/cua-9016.pdf</u>> Consultado el 5 de marzo de 2017.
- R Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <u>http://www.R-project.org/.</u>
- Reich, P. B., & Borchert, R. (1984). Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. The Journal of Ecology, 61-74.
- Rice, S. K., Collins, D., & Anderson, A. M. (2001). Functional significance of variation in bryophyte canopy structure. American Journal of Botany, 88(9), 1568-1576.
- Raulier, F., Ung, C. H., & Ouellet, D. (1996). Influence of social status on crown geometry and volume increment in regular and irregular black spruce stands. *Canadian journal of forest research*, *26*(10), 1742-1753.
- Rand, D. A. (1994). Measuring and characterizing spatial patterns, dynamics and chaos in spatially extended dynamical systems and ecologies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 348(1688), 497-514.
- Reiss, M. A., Sabathiel, N., & Ahammer, H. (2015). Noise dependency of algorithms for calculating fractal dimensions in digital images. *Chaos, Solitons & Fractals*, 78, 39-46.
- Rodríguez, C., & Muñoz, B. (2009). Fenología de Quercus ilex L. y Quercus suber
 L. en una dehesa del centro peninsular. Madrid: Universidad Politécnica de
 Madrid-Escuela Universitaria de Ingeniería Técnica Forestal.
- Romero R. S-, Carlos, E., Zenteno, R., de Lourdes, M., & Enríquez, A. (2002). El género Quercus (Fagaceae) en el estado de México. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 551-593.
- Rouvinen, S., & Kuuluvainen, T. (1997). Structure and asymmetry of tree crowns in relation to local competition in a natural mature Scots pine forest. *Canadian Journal of Forest Research*, *27*(6), 890-902.

- Sakai, S. (1992). Asynchronous leaf expansion and shedding in a seasonal environment: result of a competitive game. *Journal of Theoretical Biology*, *154*(1), 77-90.
- Sánchez-Segura, L. (2007). Descripción de la dinámica no lineal del crecimiento de Beta vulgaris L. cultivadas in vitro, mediante análisis digital de imágenes y de la dimensión fractal. *Tesis de licenciatura*. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Sanz-Pérez, V., & Castro-Díez, P. (2010). Summer water stress and shade alter bud size and budburst date in three Mediterranean Quercus species. *Trees*, *24*(1), 89-97.
- Secretaría de Desarrollo Social SEDESOL 2013. Unidad de Microrregiones. Cédulas de Información Municipal (SCIM) Municipios Plan de Desarrollo de Zonas Prioritarias. Datos Generales Acuitzio, Michoacán de Ocampo. Disponible <u>http://www.microrregiones.gob.mx/zap/datGenerales.aspx?entra=pdzp&ent</u> <u>=16&mun=001</u> Consultado el 5 de marzo de 2017.
- Shen, Y., Liu, X., & Yuan, X. (2017). Fractal Dimension of Irregular Region of Interest Application to Corn Phenology. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, *10*(4), 1402-1412.
- Schomaker, M. E., Zarnoch, S. J., Bechtold, W. A., Latelle, D. J., Burkman, W. G., & Cox, S. M. (2007). Crown-condition classification: a guide to data collection and analysis.
- Schroeder, M. R. (2012). *Fractals, chaos, power laws: Minutes from an infinite paradise*. Courier Corporation.
- Smith, D. D., Sperry, J. S., Enquist, B. J., Savage, V. M., McCulloh, K. A., & Bentley,
 L. P. (2014). Deviation from symmetrically self-similar branching in trees predicts altered hydraulics, mechanics, light interception and metabolic scaling. *New Phytologist*, 201(1), 217-229.
- Smits, F. M., Porcaro, C., Cottone, C., Cancelli, A., Rossini, P. M., & Tecchio, F. (2016). Electroencephalographic fractal dimension in healthy ageing and Alzheimer's disease. PloS one, 11(2), e0149587.
- Snover, M. L., & Commito, J. A. (1998). The fractal geometry of Mytilus edulis L. spatial distribution in a soft-bottom system. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 223(1), 53-64.
- Soille, P., & Rivest, J. F. (1996). On the validity of fractal dimension measurements in image analysis. *Journal of visual communication and image representation*, 7(3), 217-229.

- Stone, L., & Ezrati, S. (1996). Chaos, cycles and spatiotemporal dynamics in plant ecology. *Journal of Ecology*, *84*(2), 279-291.
- Sumida, A., & Komiyama, A. (1997). Crown spread patterns for five deciduous broad-leaved woody species: ecological significance of the retention patterns of larger branches. *Annals of Botany*, *80*(6), 759-766.
- Sumida, A., Miyaura, T., & Torii, H. (2013). Relationships of tree height and diameter at breast height revisited: analyses of stem growth using 20-year data of an even-aged Chamaecyparis obtusa stand. *Tree physiology*, *33*(1), 106-118.
- Sumida, A., Terazawa, I., Togashi, A., & Komiyama, A. (2002). Spatial arrangement of branches in relation to slope and neighbourhood competition. *Annals of Botany*, *89*(3), 301-310.
- Taud, H., & Parrot, J. F. (2005). Measurement of DEM roughness using the local fractal dimension. *Géomorphologie: relief, processus, environnement, 11*(4), 327-338.
- Tatsumi, J., Yamauchi, A., & Kono, Y. (1989). Fractal analysis of plant root systems. *Annals of Botany*, *64*(5), 499-503.
- Tomlinson P.B (1983) Tree architecture. *American Scientist* 71:141-149.
- Tricot, C. (1995). *Curves and fractal dimension*. Springer Science & Business Media. New York.
- Urbanek, S. (2013). Read and write PNG images. R package versión, 0.1-7
- Urbanek, S. (2015). Read and write JPEG images. R package versión, 0.1-8.
- Utrera-Salgado, B. (2017). Evaluación de la fenología de Quercus rugosa Née, en la cuenca del Río Magdalena, Ciudad de México, México. *Tesis de licenciatura*. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Valencia, A. (2004). Diversidad del género Quercus (Fagaceae) en México. *Boletín de la sociedad Botánica de México*, (75).
- Valladares, F., Saldana, A., & Gianoli, E. (2012). Costs versus risks: architectural changes with changing light quantity and quality in saplings of temperate rainforest trees of different shade tolerance. *Austral Ecology*, *37*(1), 35-43.
- Vazquez, J. A., Cuevas, R., Cochrane, T. S., Iltis, H. H., Santana, F. J., & Guzman, L. (1995). *Flora de Manantlán*. BRIT Press. 315 pp.
- Venables, W. N. & Ripley, B. D. (2002) Modern Applied Statistics with S. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0.

- Villasana, R. A., & Suarez de Gimenez, A. (1997). Estudio fenologico de dieciseis especies forestales presentes en la Reserva Forestal Imataca Estado Bolivar-Venezuela. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Merida (Venezuela)..
- Vincent, G., & Harja, D. (2008). Exploring ecological significance of tree crown plasticity through three-dimensional modelling. *Annals of Botany*, *101*(8), 1221-1231.
- Vivas Miranda, J. G. SOILH: un programa para el cálculo de la dimensión fractal del relieve.En: Castro, M. T. T., & González, A. P. (Eds.). (1999). *Avances sobre el estudio de la erosión hídrica*. Universidade da Coruña. Pp 167-195.
- Valencia-Cuevas, L., Piñero, D., Mussali-Galante, P., Valencia-Ávalos, S., & Tovar-Sánchez, E. (2014). Effect of a red oak species gradient on genetic structure and diversity of Quercus castanea (Fagaceae) in Mexico. *Tree genetics & genomes*, *10*(3), 641-652.
- von Oheimb, G., Lang, A. C., Bruelheide, H., Forrester, D. I., Wäsche, I., Yu, M., & Härdtle, W. (2011). Individual-tree radial growth in a subtropical broad-leaved forest: the role of local neighbourhood competition. *Forest Ecology and Management*, 261(3), 499-507.
- Voss, R. F. (1988). Fractals in nature: from characterization to simulation. In *The science of fractal images* (pp. 21-70). Springer New York.
- Weiner, J. (2004). Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *6*(4), 207-215.
- Wenzell, K. & Kenny, L. 2015. Quercus castanea. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T194073A2296266. <u>http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-</u> <u>4.RLTS.T194073A2296266.en</u>. Downloaded on 03 October 2017.
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., & Wright, I. J. (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual review of ecology and systematics*, *33*(1), 125-159.
- Williams-Linera, G., & Meave, J. (2002). Patrones fenológicos. *Ecología y conservación de bosques neotropicales, RM Guariguata y GH Kattan (eds.). Libro Universitario Regional, San José*, 591-624.
- Williamson, M. H., & Lawton, J. H. (1991). Fractal geometry of ecological habitats. In *Habitat structure* (pp. 69-86). Springer Netherlands.
- White, J. (1979). The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *10*(1), 109-145.

- Young J.A. y Young C.G. (1992). Seeds of Woody Plants in North America. Dioscorides Press, Portland.
- Zeide, B., & Pfeifer, P. (1991). A method for estimation of fractal dimension of tree crowns. *Forest science*, *37*(5), 1253-1265.
- Zeide, B. (1998). Fractal analysis of foliage distribution in loblolly pine crowns. Canadian journal of forest research, 28(1), 106-114.
- Zhang, D., Samal, A., & Brandle, J. R. (2007). A method for estimating fractal dimension of tree crowns from digital images. *International Journal of Pattern Recognition and Artificial Intelligence*, *21*(03), 561-572.
- Zhu, Z., & Stein, M. L. (2002). Parameter estimation for fractional Brownian surfaces. Statistica Sinica, 863-883.

CAPITULO II.

DEMOGRAFIA DE *Quercus castanea* Née y *Quercus obtusata* Bonpl. EN EL ÁREA VOLUNTARIA A LA CONSERVACIÓN TSINTANI RENACER, ACUITZIO DEL CANJE, MICHOACÁN

RESUMEN

La demografía es una herramienta numérica que permite analizar las tasas vitales de una población. Dos de modelos demográficos más comunes en plantas son: los modelos matriciales de Lefkovitch (LMM) y los modelos integrales de proyección (IPM). Los encinos son el género de árboles más representativo de los bosques templado de nuestro país; sin embargo, hay pocos estudios demográficos de éstos. En este trabajo se analizaron las poblaciones de *Quercus castanea* y *Q. obtusata*, que coexisten en el Área Voluntaria a la Conservación Tsíntani Renacer. Utilizando LMM e IPM se calcularon las tasas de crecimiento, estructura estable, valor reproductivo y se generaron los análisis prospectivos de sensibilidad y elasticidad.

Las poblaciones tienen bajas densidades de individuos (0.024 ind/m² y 0.016 ind/m² para *Q. castanea* y *Q. obtusata*, respectivamente), similares a los registros de poblaciones con un grado de perturbación. Se utilizó el área basal con transformación logaritmo para estructurar a las poblaciones. Se obtuvieron tasas de crecimiento por debajo de la unidad utilizando los LMM (*Q. castanea* $\lambda_{LMM} = 0.9837$, *Q. obtusata* $\lambda_{LMM} = 0.774$) y cercanas a la unidad utilizando los IPM (*Q. castanea* $\lambda_{LMM} = 1.0543$, *Q. obtusata* $\lambda_{IPM} = 0.9789$). Sin embargo, siguen el mismo patrón, donde *Q. obtusata* tiene una $\lambda < Q.$ *castanea*. La diferencia en los valores de λ entre modelos se debió a diferencias en los supuestos y a una variación alta por ser poblaciones pequeñas. Ninguna de las poblaciones ha alcanzado la estructura estable de tamaños en los dos modelos. El valor reproductivo primero aumentó y después disminuyó, lo que podría indicar senescencia. Para ambas poblaciones las sensibilidades son altas en las transiciones hacia clases reproductivas. Las elasticidades son altas en las permanencias, principalmente en la de las categorías de mayor tamaño.

II. 1 INTRODUCCIÓN

Los encinos son un género de árboles ampliamente distribuidos en el hemisferio norte (Nixon, 1998, Rogers & Johnson, 1998). Debido a su plasticidad fenotípica no se tiene un número exacto de las especies que conforman este género; sin embargo, se han descrito alrededor de 500 especies, de las cuales 161 se distribuyen en México y 109 son endémicas (Valencia, 2004). En nuestro país se distribuyen principalmente en las zonas montañosas y son elementos importantes en los bosques templados (Rzedowski, 1981, Challenger, 1998, Masera et al., 1997). Estos bosques generan una gran cantidad de servicios ecosistémicos (Challenger, 1998, Nixon, 1998). El principal uso que se le da a lo encinos es la generación de carbón vegetal (Challenger, 1998). La tala de los encinos y la transformación de su hábitat ha afectado su área de distribución y su regeneración (Rzedowski, 1981, Hernández-Reyna & Ramírez-García, 1995; Reyes & Gama-Castro, 1995; Bonfil, 1998), además de que estas perturbaciones han propiciado el incremento de enfermedades forestales (Reyes y Gama-Castro, 1995, Peña-Ramírez & Bonfil, 2003). A pesar de la riqueza taxonómica de este género, en nuestro país se han realizado pocos estudios ecológicos en general y poblacionales en particular de los encinos mexicanos, que corresponden a las especies Quercus eduardii, Q. potosina (Alfonso-Corrado et al., 2007), Q. rugosa (Bonfil, 1998) y Q. glaucoides (Tlalpa-Almonte, 2005).

Un estudio poblacional trata de modelar la dinámica de una población. Al estudiar la demografía también se analizan factores bióticos y abióticos (Picó et al., 2002, Hegland et al., 2010) que puedan explicar la variación de las tasas vitales. Si el tamaño de una población en un tiempo t_1 aumenta con respecto al t_0 estamos observando, mayormente, el efecto de los nacimientos e inmigración, si por el contrario disminuye, estamos observando los procesos de muertes y emigraciones (Picó et al., 2002).

Los análisis demográficos son una herramienta importante en los estudios de ecología poblacional. El objetivo principal de la demografía es analizar el desempeño, a corto plazo, de las poblaciones, así como de los factores que tienen efectos en las tendencias o patrones de una población. (Picó et al., 2002). Los resultados obtenidos nos muestran la situación actual de las poblaciones (Bonfil, 1998, Alfonso-Corrado et al., 2007) y esta información se puede utilizar con propósitos de conservación (Zavala-Chávez, 1998, Caswell 2001, Zhang et al., 2008) o de manejo (Lefkovitch, 1976, Usher 1976, Bonfil, 1998, Golubov et al. 1999, Zhang et al., 2008). Para llevar a cabo estos objetivos, es necesario un amplio conocimiento de la historia de vida de la especie en cuestión, de sus características demográficas (Sunderland & Dransfield, 2002), de las respuestas de las tasas vitales (Zhang et al., 2008, Caswell 2001), de la variación ambiental y de las estrategias de la historia de vida (Caswell 2001).

Los modelos demográficos son herramientas analíticas sencillas que nos sirven de referencia para determinar la degradación de las poblaciones y de su hábitat. Los modelos simples son referencias para los modelos más complicados, ejemplo, estocasticidad ambiental y demográfica, que incorporen, por densodependencia y genética poblacional. Estos modelos nos ayudan a determinar los efectos en la tasa de crecimiento poblacional ante el cambio en la cantidad de individuos de diferentes tallas (Alvarez-Buylla et al., 1996). Los modelos matriciales parten del supuesto de estabilidad en las condiciones demográficas y ambientales (Caswell, 2001). Sin embargo, estas condiciones no son invariables y sus fluctuaciones afectan las tasas vitales (Picó et al., 2002, Kwit et al., 2004, Valverde et al., 2004). Por ejemplo, la reproducción puede verse afectada, en algunas especies, por una disminución de talla para redistribuir los recursos a otras estructuras (Hegland et al., 2010). En general, estos modelos reconocen categorías con las que se estructura a las poblaciones para poder determinar cómo cambia el número y distribución de los individuos dependiendo de la categoría a la que pertenezcan (Gurney & Nisbet 1998, Tuljapurkar & Caswell, 2012). Con estos modelos podemos obtener diferentes parámetros, siendo las tasas vitales los más importantes. Las tasas vitales, producto de que los organismos nacen, crecen, se reproducen y mueren, son dinámicas. Dichas tasas están vinculadas a los cambios que suceden en la población (Easterling et al., 2000). Por ejemplo, se ha demostrado que la probabilidad de extinción de una población aumenta cuando

disminuye su tamaño poblacional (Soule, 1986, Goodman, 1987, Lande, 1993). En la ecología de poblaciones, los modelos demográficos que son empleados con mayor regularidad son los matriciales (Caswell, 2001), pues resuelven muchas de las limitantes de las tablas de vida y, más recientemente, los modelos integrales de proyección (Merow et al., 2014).

II.1.1 LMM: Modelos matriciales de Lefkovitch

Los modelos matriciales son los más utilizados en la ecología de poblaciones (Ellner & Rees, 2007), esto se debe a que poseen una estructura sencilla y generan información útil, ya que permiten estimar la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) y la relación que hay entre ésta y las transiciones de una categoría a otra. A partir de λ se determina si la población está creciendo (λ >1), decreciendo (λ <1) o se mantiene estable (λ =1) (Caswell, 2001, Schmidt, 2011).

En los modelos matriciales se construye una matriz de transiciones **A**, la cual describe las contribuciones promedio de cada clase de tamaño entre un t_0 y un t_1 . Con esta matriz se puede construir el ciclo de vida, que es la representación gráfica de las probabilidades de transición de cada categoría de tamaño (Hubbel & Werner, 1979). El análisis matricial permite la comparación entre poblaciones y se pueden obtener los vectores que corresponden a los valores reproductivos (**v**) y a la estructura estable de tamaño (**w**).

Los modelos de proyección matricial más comunes son las matrices de Leslie y las matrices de Lefkovich. En las primeras se representan a las poblaciones con ciclos de vida generalmente sencillos, donde los organismos se categorizan por edad o estadio de desarrollo. Por su parte, en las matrices de *Lefkovitch matrix model,* LMM, por sus siglas en inglés), se representan poblaciones con ciclos de vida complejos, que se categorizan por criterios distintos a la edad, como el tamaño, y los individuos pueden permanecer en su misma categoría o disminuir su talla (Caswell, 2001; Lemos et al., 2005). En general, en los organismos modulares, como las plantas, es ideal utilizar el tamaño para categorizar a las poblaciones, ya que es común que el tamaño esté relacionado con la capacidad reproductiva del organismo (Begon et al., 1996).

A partir de los LMM podemos realizar los análisis de perturbación. Estos son útiles para identificar cuáles son las etapas del ciclo de vida y parámetros demográficos que más afectan el valor de la tasa finita de crecimiento (λ) (Horvitz et al., 1997; Lemos et al., 2005). Estos análisis se dividen en análisis prospectivos y retrospectivos. Los análisis prospectivos calculan los cambios potenciales de las tasas vitales sobre λ (Horvitz et al., 1997) y se dividen en análisis de sensibilidad y elasticidad. La sensibilidad mide el impacto absoluto del cambio de las tasas vitales sobre la tasa de crecimiento, que permiten evaluar las fuerzas hipotéticas de la selección natural (de Kroon et al., 1986). Por otro lado, las elasticidades cuantifican el cambio absoluto de lambda (por lo que la suma total de la matriz de elasticidades es igual a 1 (Silvertown et al., 1996). Con esta matriz es posible comparar la importancia proporcional de cada tasa vital (van Groenendael et al., 1988), lo que ayuda a entender las estrategias de historia de vida (de Kroon et al., 1986; Silvertown et al., 1996). Los análisis de elasticidades se han propuesto para hacer análisis de gestión y de la evolución de la historia de vida (Silvertown et al., 1993).

II.1.2 IPM: Modelos integrales de proyección

Los modelos de proyección integral (*Integral projection model,* IPM, por sus siglas en inglés) se utilizan para estudiar el cambio de las poblaciones estructuradas por variables continuas (Easterling et al., 2000) o por una combinación de variables continuas y discretas (Ellner & Rees, 2007), a lo largo de un tiempo discreto. Esto permite que el modelo mantenga una simplicidad estructural y matemática. A partir de este modelo, también es posible calcular los análisis de sensibilidad y elasticidad con variables continuas (Easterling et al., 2000, Ellner & Rees 2006), por lo que son considerados una herramienta poderosa para cuantificar los efectos en tasas vitales de una población (Merow et al., 2014).

En un modelo de proyección integral se genera un kernel, que es una superficie que representa todas las transiciones posibles entre rangos de tamaño, que es análoga a la matriz de transiciones **A** (Easterling et al., 2000). Es posible calcular la tasa de crecimiento asintótica (λ), así como la estructura estable (**w**) y los valores reproductivos (**v**), estos son funciones de variables continuas. También es posible calcular las sensibilidades y elasticidades (Easterling, 1998).

Para poder calcular las tasas vitales a partir de los IPM es necesario contar con datos de la población en *t*o y *t*₁, los cuales se parametrizan con regresiones simples. Las regresiones dependen del tipo de datos que se tengan en cada una de las tasas vitales, y en el caso de la supervivencia y de la probabilidad de transición se expresan con datos binomiales por lo que se utilizan regresiones logísticas (GLM binomial). El crecimiento se modela con una regresión lineal. El número de descendientes se modela con regresiones de tipo Poisson, y la probabilidad de germinación y reclutamiento se modelan como datos constantes. Para generar el kernel o núcleo, se combinan las funciones de regresión y se hace uso de integrales para calcular el tamaño de la población (Merow et al., 2014). El cálculo de los análisis de sensibilidad y elasticidad, al igual que el LMM, determinan la contribución de las diferentes partes que constituyen el kernel a la población (De Kroon et al., 2000, Caswell 2001).

II. 1. 3. Estudios demográficos en especies perennes

Se han realizado múltiples trabajos sobre la ecología poblacional de especies perennes, que presentan características demográficas similares a las poblaciones en estudio. Por ejemplo, Swaine y colaboradores (1987) analizaron las características demográficas de los bosques tropicales y encontraron que la extracción de individuos genera cambios en las condiciones micro ambientales, provocando modificaciones (positivas o negativas) en las tasas de crecimiento de los árboles vecino. El crecimiento fue muy variable y éste dependió de las especies, calidad del sitio, condiciones ambientales. La densidad es similar en los diferentes tamaños, pero la muerte de un individuo adulto permite un mayor reclutamiento

dado que en los bosques tropicales la competencia por luz es muy fuerte. La mortalidad es mayor en plántulas que en adultos, y el reclutamiento está afectado por la fecundidad, el crecimiento y la permanencia de los juveniles.

En otro sentido, Álvarez-Buylla y colaboradores (1996) realizaron una revisión de la dinámica de algunas especies tropicales y encontraron diferencias en los procesos demográficos según la estrategia de vida, ya que las plantas arbóreas perennes tuvieron valores altos de elasticidades en las permanencias mientras que en las pioneras de vida corta los procesos demográficos más importantes son el crecimiento y la fecundidad. En este mismo sentido, Silvertown y colaboradores (1993), compararon los valores de las elasticidades de diferentes especies y representaron gráficamente estos valores en un triángulo, en general observaron un patrón de separación según los grupos ecológicos. Las herbáceas tiene valores de elasticidades que se aproximan al eje de crecimiento y en las leñosas al de permanencia-crecimiento.

Se ha analizado la demografía de otras especies utilizando los LMM, como se hizo con *Aquilaria crassna* en el parque nacional Khao Yai en Tailandia. La tasa de crecimiento fue de 1.002 (\pm 0.985-1.016) y 1.005 (\pm 0.985-1.023) en dos diferentes parcelas en el ciclo 2001-02. La estructura de tamaño observada es similar a la calculada por el modelo. Las sensibilidades y elasticidades son muy sensibles al aumento de la mortalidad de individuos adultos. El aumento de la mortalidad y de la disminución de tamaño de árboles juveniles se debió a las tormentas monzónicas, mientras que la mortalidad de árboles adultos se debió a la cosecha. La cosecha cambia la tasa de crecimiento, al aumentar la mortalidad y cambiar la estructura de tamaños de la población. La permanencia de los adultos fue proceso demográfico más importante según las matrices de elasticidad (Zhang et al., 2008).

Para un árbol ribereño de Japón, *Aeculus turbinata*, se obtuvo una tasa de crecimiento entre 0.9988 y 1.0524. La permanencia fue el proceso demográfico más importante y las probabilidades de estasis de los arboles adultos tiene mayor

contribución al valor de λ (Kaneko & Takada, 2014). En el modelo realizado por Piñero y colaboradores (1984) con la especie *Astrocaryum mexicanum* se obtuvieron tasas de crecimiento cercanas a la unidad y variaron entre 0.9932 y 1.0399 para el período comprendido entre 1975 y 1983, en Los Tuxtlas, Veracuz. La mortalidad fue mayor en los juveniles no reproductivos. Según el modelo, la población tiene poca sensibilidad a la fecundidad y es mayor en la permanencia.

Los estudios demográficos que utilizan LMM también se ha utilizado para comparar poblaciones. Por ejemplo, Escalante y colaboradores (2004) analizaron poblaciones de *Desmoncus orthacanthos*, una palma trepadora del Sur de Quintana Roo, en tres condiciones: bosque maduro, joven y de borde. Según las condiciones de bosque se obtuvieron tasas de crecimiento de 1.441 (borde), 1.193 (joven) y 1.075 (maduro). Las elasticidades fueron mayores en la permanencia (43- 63%) y el crecimiento (15-22%), mientras que la fecundidad tuvo los valores más bajos (8- 13%).

Asimismo, los LMM se ha usado para analizar poblaciones invasoras como Sorbus aucuparia, un árbol invasor de la Patagonia noroccidental. La densidad de individuos en el sitio fue de 0.15 ind/m² y predominaron los individuos jóvenes no reproductivos. La tasa de crecimiento fue de 1.0367. La sensibilidad más alta se encontraba en la transición de individuos no reproductivo a reproductivos y en la permanencia de individuos reproductivos. La permanencia fue el proceso demográfico que más impactó en el valor de λ , en especial la de los individuos más grandes (Leduik et al., 2016). En otro caso, se analizó el efecto del tizón (Cryphonectria parasitica) sobre la castaña estadounidense (Castanea dentata) en Canadá. En este estudio se observó que disminuyó el número de individuos fecundos en el ciclo 2014-15 con respecto al censo de 2001-02, pero la fecundiad aumento conforme al tamaño de los árboles. La mortalidad fue similar entre todas las clases de tamaño. Los arboles registrados, en 2001-02, con tizón tuvieron mayor probabilidad de mortalidad (41%) para el ciclo 2014-15 que los que no tenían tizón (13%). Los arboles infectados se achicaron y los sanos aumentaron su tamaño. No hubo diferencias entre la fecundidad de árboles sanos e infectados. Se utilizó el

modelo LMM, durante 13 años, la tasa de crecimiento fue de 0.817, es decir que la población está decreciendo. Las elasticidades fueron más altas en las permanencias seguidas del crecimiento (van Drunen et al., 2017).

En el caso de la población de *Vochysiu ferruginea*, un árbol de la selva tropical de Nicaragua, se registró una disminución poblacional que lo llevo a estaral borde de la extinción local. Esto se debió al huracán Joan, ocurrido el 22 de octubre de 1988. Antes del huracán había una densidad de 85 ind/ha, pero después de este evento hubo una mortalidad del 100% de los individuos. Sin embargo, hubo un rápido crecimiento de plántulas. Cuando se llevó a cabo el trabajo, la mayoría de los individuos censados tenían edades menores a los 10 años, se tuvo registro de que la primera reproducción se da alrededor de los 7 años. Se obtuvo una tasa de crecimiento de 1.156, es decir, un rápido crecimiento. En el análisis de elasticidades el proceso los procesos demográficos más importantes fueron la permanencia (64.3%) y el crecimiento (28.2%, Boucher & Mallona, 1997).

Olmsted & Alvarez-Buylla (1995) calcularon los modelos demográficos para dos especies de palmas del bosque tropical seco en la Reserva de la Biosfera Sian Ka'an en Quintana Roo, con el objetivo de diseñar un modelo de recolección sustentable. Analizó cuatro poblaciones de *Thrinax radiata* (densidad= 2977 ind/ha) y una de *Coccothrinax readii* (densidad=760 ind/ha). La tasa de crecimiento para *C. readii* fue de 1.05 y para *T. radiata* varío de 1.09 a 1.15, todas son cercanas a la tasa estable, pero con ligero crecimiento. Las λ son muy sensibles a los cambios en la supervivencia y crecimiento de individuos adultos. Las estructuras estables son diferentes a las propuestas por los modelos. Las sensibilidades fueron altas en las probabilidades de transición o crecimientos. Las elasticidades fueron altas en las permanencias para *T. radiata* y para *C. readii* fue el crecimiento. A partir de esos resultados propone utilizar semillas para generar plántulas y reforestar las

Han sido poco los trabajos demográficos de especies perennes que utilizan los modelos integrales de proyección (IPM), debido a que es una herramienta relativamente nueva. Uno de los trabajos que se han realizado con este enfoque es el de Ferrer-Cervantes y colaboradores (2012) con la población de *Mammillaria gaumeri* en Yucatán, México. Analizaron nueve años, desde 1999 hasta 2008. La densidad de la población fue de 0.29 ind/m². Las poblaciones estaban compuestas principalmente por individuos adultos y hubo un bajo reclutamiento natural. La tasa de crecimiento varío de 0.8302 a 1.4983, fue menor a la unidad en casi todos períodos, excepto en 2000-2001 y 2007-20008. El decremento de la población se debió a la alta mortalidad, causada por eventos climáticos. La distribución estable de tamaños (w) se inclinó hacia los tamaños pequeños y no se asemejaba a la observada, por lo tanto, la población no ha alcanzo la estructura de tamaños propuesta por el modelo. La curva del valor reproductivo (v) muestra que este aumenta conforme lo hace el volumen de la planta. Las sensibilidades aumentaron con el tamaño y las elasticidades fueron altos en las permanencias.

Con este mismo enfoque de los IPM se analizó la dinámica de la interacción entre la dinámica poblacional de *Vaccinium myrtillus* y el pastoreo, en Noruega. Se midieron 900 arbustos en un gradiente de intensidad de pastoreo. Los gradientes se utilizaron como variables continuas y se encontró que el aumento de la intensidad de pastoreo repercute negativamente en el valor de λ , la tasa de crecimiento varió entre 0.65 y 1.1 (Hegland et al., 2010). Cuando $\lambda \approx 1$ la permanencia y crecimiento contribuyen en casi el 92% al valor de lambda.

Se utilizaron IPM para analizar la dinámica poblaciones de *Amarantus palmeri* y *A. tuberculatis*, herbáceas anules, así como a *Achyranthes japonica*, una especie exótica invasora, e *Iresine rhizomatosa*, una especie en peligro de extinción, en Illinois, Estados Unidos. Se analizaron durante el período comprendido entre 2012 y 2014. Las tasas de crecimiento obtenidas variaron ampliamente entre las especies, A. *japoinca* tuvo una $\lambda = 1.37$ y 1.79, *A. palmeri* $\lambda = 1.15$ y 1.22, *A. tuberculatus* $\lambda = 0.97$ y 1.18, e *I. rhizomatosa* $\lambda = 0.53$ y 0.68. Las elasticidades fueron altas en la supervivencia y crecimiento para las especies perennes, para las otras especies las elasticidades más altas están en la fecundidad (Schwartz et al.,2016).

En el caso de los encinos, hay varios estudios que describen rasgos poblaciones, como el de Saenz y Guariguata (2001) donde se evaluó el impacto de la tala de *Quercus costaricensis*, *Q. copeyensis*, y los árboles *Drymis granadensis*, *Ocotea austinii* y *Weinmania pinnata* en bosques de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica, y observaron que, en todas las poblaciones, las plántulas tuvieron mayor mortalidad con la intensidad ligera de cosecha. En los juveniles no hubo diferencias entre las intensidades de cosechas. A partir de sus resultados se sugiere un manejo silvícola de bajo impacto que genere un mayor reclutamiento de árboles juveniles y disminuir la mortalidad.

El trabajo de Alvarado-Dávalos (2014) demostró que la cosecha de individuos de *Quercus castanea*en poblaciones de la cuenca de Cuitzeo, Michoacán, provocó una disminución en la densidad de reclutas, plántulas y juveniles, además de una baja estructura genética. Díaz-Fleischer y colaboradores (2010) quienes estudiaron la depredación de semillas de *Quercus candicans* en Coatepec, Veracruz. En su investigación encontraron niveles de infestación por insectos en las bellotas entre 7 y 22%, y las semillas infectadas tuvieron una reducción de más del 75% en la germinación.

Sin embargo, hay pocos estudios demográficos para los encinos y todos utilizan LMM para analizar a las poblaciones. Bonfil (1998) estudió la demografía de *Quercus rugosa* (Sección Quercus) en el Parque Ecológico de la Ciudad de México. Utilizó el área basal para categorizar a la población. La producción de semillas fue baja durante el período que duró su estudio. La población tuvo una λ = 1.035, es decir, está en equilibrio con una tendencia al crecimiento. Los valores de las elasticidades fueron altos en la permanencia.

Alfonso-Conrado y colaboradores (2007) analizaron dos poblaciones de encinos, *Quercus eduardii* (Sección Lobatae) y *Q. potosina* (Sección Quercus), en Sierra Fría, Aguascalientes, de 1997 a 2001. Se dividió el sitio en perturbado (disturbio) y no perturbado (sin disturbio) y se generaron dos tratamientos, con exclusión y sin exclusión. En general, para las dos especies hubo una mayor presencia de individuos juveniles. Sólo durante un año de medición observaron la

producción de semillas. Se obtuvieron tasas de crecimiento estables con ligera tendencia al crecimiento y se concluye que ambas especies tienen estrategias eficientes para enfrentarse a las condiciones ambientales adversas, ya que no hubo diferencias en las tasas de crecimiento entre sitios con y sin disturbio (pastoreo, tala y condiciones climáticas), aunque esto también podría haber sido influenciado porque el disturbio fue constante y bajo. El establecimiento natural de plántulas fue mínimo, debido a la baja reproducción de semillas, ya que los encinos se reproducen en años semilleros. La permanencia o estasis fue el proceso demográfico que más impacto tuvo en la tasa de crecimiento, en especial la de individuos adultos, es decir, que si se cosecharan árboles de estas categorías de tamaño repercutiría negativamente en la tasa de crecimiento, ya que afectaría el crecimiento clonal y la fecundidad.

Tlalpa-Almote (2005) estudió la demografía de *Quercus glaucoides* (Sección Quercus) en Puebla, durante 1999 y 2001, en dos sitios (baja perturbación y mayor perturbación). En el sitio con baja perturbación se obtuvieron $\lambda = 1.122$ y 1.136, mientras que en el sitio con mayor perturbación los valores de la tasa de crecimiento fueron de 1.029 y 1.088. Estos valores indicaron que el sitio tiene un efecto en el valor de la tasa de crecimiento. Las elasticidades indicaron que el proceso demográfico más importante para el valor de λ es la permanencia y el menor, es la fecundidad.

II. 2 OBJETIVOS E HIPÓTESIS

• Objetivo general:

Construir modelos demográficos estructurados de las poblaciones de *Quercus castanea* Née y *Quercus obtusata* Bonpl. en el Área Voluntaria a la Conservación Tsíntani Renacer ubicada en el municipio de Acuitzio del Canje en Michoacán.

- Objetivos particulares:
 - a) Determinar la tasa de crecimiento poblacional a partir del uso modelos matricial de Lefkovich (LMM) y modelos Integrales de Proyección (IPM) entre un tiempo to y tiempo t1.
 - b) Obtener la estructura estable y los valores reproductivos a partir de los modelos LMM e IPM para las dos especies de encinos.
 - c) Generar análisis de prospectivos de sensibilidad y elasticidad con dos métodos demográficos para las dos especies.
 - d) Comparar los resultados obtenidos por los dos métodos
- Hipótesis

Las poblaciones de Quercus *castanea* y *Q. obtusata* tendrán tasas de crecimiento distintas, debido a que son distintas especies y por tanto tienen respuestas diferentes al medio. Sin embargo, al ser especies de lento crecimiento sus tasas de crecimiento tendrán valores cercanos a la unidad (estable). Esta característica se podrá observar en los modelos de crecimiento poblacional utilizados (LMM e IPM). Además, se espera que, en los análisis de sensibilidad y elasticidad generados con los diferentes modelos demográficos, coincidan en que las categorías más sensibles sean los individuos adultos reproductivos y que el proceso demográfico más importante sea la permanencia, una característica general de las especies perennes.

II. 3 MATERIALES Y MÉTODOS

II. 3. 1 Sitio de estudio

El área voluntaria de conservación Tsíntani Renacer se encuentra en Acuitzio del Canje, al sur de la ciudad de Morelia, en el estado de Michoacán de Ocampo, México. Está entre las coordenadas 19°28'42.75" N, 101°21'47.14" O, 19°28'44.24" N, 101°21'47.77" O, 19°28'46.29" N, 101°21'38.87" O, y 19°28'45.15" N, 101°21'38.51" O. El clima es templado con lluvias en verano (Cb(w2)(w)(i')g) (Carlón & Mendoza, 2007). La vegetación que predomina son los bosques de pino-encino (Plan de desarrollo municipal 2015-2018).

II. 3. 2 Especies de estudio

Quercus castanea Née (Familia Fagaceae, sección **Lobatae** Loudon) tiene una distribución espacial registrada desde el centro-sur de México hasta El Salvador (Wenzell & Kenny, 2015). Son árboles monoicos, se polinizan por viento (Herrera-Arroyo et al., 2013) y son de tamaño mediano (Arizaga et al., 2009). Florecen durante la primavera y su fructificación es en el otoño (Wenzell & Kenny, 2015).

Quercus obtusata Bonpl. (Sección **Quercus**), al igual que Q. castanea, es un árbol de tamaño mediano, monoico y anemófilo (Arizaga et al., 2009). Florece en la primavera y fructifica en el otoño (Romero et al., 2002). Es una especie endémica de México, su distribución abarca desde Nuevo León hasta Oaxaca (Arizaga et al., 2009), lo que la hace una de las especies con mayor área de distribución en el país (Valencia 2004).

II. 3. 2 Método de muestreo

El muestreo se realizó de forma dirigida dentro del área, tratando de obtener el mayor número posible de árboles de las especies de interés. Se muestrearon 31 individuos de la especie *Quercus castanea* y 24 de *Q. obtusata*. El primer muestreo, que corresponde al tiempo t_0 , se llevó a cabo del 3 al 5 y del 10 al 11 de mayo de

2017. Posteriormente se realizaron visitas bimestrales hasta completar un año de datos para un tiempo t_1 el 24 mayo de 2018.

Los árboles elegidos se marcaron con etiquetas de aluminio, con el número de individuo. Los encinos muestreados fueron mapeados con coordenadas polares que se convirtieron en coordenadas cartesianas para generar un mapa de distribución de los individuos y facilitar su posterior localización.

A cada árbol se le tomó el diámetro en cruz de las copas, la altura y se midió el perímetro a la altura del pecho (PAP = 1.3 m de altura) con un dendrómetro. Cada medida fue tomada tres veces. Para colocar el dendrómetro a la altura del pecho de cada árbol se limó la circunferencia con ayuda de una escofina para quitar las irregularidades de la corteza. Posteriormente se colocaron los anillos dendrométricos construidos con fleje de acero a los cuales se les dejó un espacio aproximado de 15 cm para el crecimiento. El PAP obtenido del dendrómetro fue la medida utilizada para calcular el área basal (AB) que fue utilizada para los modelos demográficos.

La fecundidad se tomó al contar el número de flores/frutos o remanentes de fruto, en una décima parte de la copa del árbol. Las mediciones de fecundidad y crecimiento (PAP, altura y área de la copa).

III. 3. 3 Análisis de datos.

Las coordenadas polares se convirtieron a coordenadas cartesianas utilizando las siguientes fórmulas (Sarabia, 1992):

 $X = r \times \cos(\text{ángulo})$ $Y = r \times \sin(\text{ángulo})$

donde *r* es igual a la distancia, cos es el coseno del ángulo entre árboles y sin es el seno del mismo ángulo. El individuo 1 fue colocado como la coordenada de origen (0,0). Para evitar tener número negativos en el mapa de distribución se sumó a cada coordenada X y a la Y el número positivo del valor más negativo.

Las tres medidas del PAP de cada individuo en cada muestreo se promediaron, con el promedio se obtuvo el diámetro a la altura del pecho (DAP) a partir de la siguiente fórmula (Alder, 1980):

Diámetro a la altura del pecho (DAP) =
$$\frac{Perímetro a la altura del pecho (PAP)}{\pi}$$

Los valores obtenidos del diámetro (DAP) se usaron para calcular el área basal de la siguiente manera (Alder, 1980):

II. 3. 4 Análisis demográfico

Se obtuvo el área basal (AB) para categorizar a las poblaciones. Sin embargo, en las poblaciones predominan los individuos adultos, aumentando la heterogeneidad entre las categorías (modelo LMM), los valores de variación son muy altos, e incrementan en el tiempo t_1 debido a la inclusión de las plántulas reclutadas para cada población. Este resultado generó que la varianza, representada como desviación estándar, de los datos fuera muy sensible a los datos extremos (Villarroel, 2015), en este caso los valores extremos son las plántulas en una población de adultos. Para disminuir la variación se decidió utilizar la transformación logaritmo $Ln (x_i + 1)$ que permite minimizar las diferencias entre categorías. Utilizando el logaritmo del área basal se establecieron las categorías de tamaño para el modelo de Lefkovitch y se obtuvo la tasa de crecimiento con el modelo LMM e IPM.

Para realizar los modelos se utilizaron las medidas del tiempo t_0 = mayo de 2017 y t_1 = mayo 2018. Dado que no se pudo calcular la mortalidad de individuos adultos, porque ningún individuo adulto ha fallecido, fue necesario simular la muerte de un individuo para ello se eligió el árbol más grande en cada población.

La fecundidad fue obtenida al contar el número de remanentes frutales en una sección de la copa (una décima parte) y el valor fue extrapolado (multiplicado por 10). Estos valores extrapolados de fecundidad fueron disminuidos al 0.01%. Para *Q. castanea* y *Q. obtusata* se observaron remanentes frutales durante el mes de mayo de 2017.

El reclutamiento se obtuvo de la búsqueda minuciosa de individuos reclutados en el sitio de estudio. Para contabilizar a las plántulas éstas debieron tener un tamaño mínimo que nos permitiera identificarlas como encinos. Se le asignó como planta parental el árbol adulto más cercano. Para la población de *Q. castanea* se contabilizaron ocho reclutas desde el mes de enero del 2018 y el número de reclutas se mantuvo hasta marzo de 2018; sin embargo, murieron dos reclutas en el tiempo *t*₁ (mayo 2018). En el caso de la población de *Q. obtusata* se contabilizaron cuatro reclutas en el mes de enero de 2018 pero, contrario a la población de *Q. castanea*, murieron todas plántulas para el mes de mayo del 2018. Para poder realizar las simulaciones con los IPM fue necesario modelar el reclutamiento con dos plántulas. Para los LMM se simuló un reclutamiento del 0.01% para las dos poblaciones.

Estos valores y supuestos descritos, fueron utilizados para generar los LMM e IPM de las poblaciones. Con estos modelos se obtuvo la tasa de crecimiento (λ), la estructura estable (**w**), el valor reproductivo (**v**), la matriz y kernel de elasticidad (**E**) y la matriz y kernel de sensibilidad (**S**).

II. 3. 4. 1 LMM: Lefkovich matrix models (modelos matriciales de Lefkovich)

La matriz de transiciones (**A**) es una matriz cuadrada, es decir, debe contener el mismo número de filas y columnas. Cada valor en la matriz representa un valor de la probabilidad (a_{ij}) de transición de la categoría de tamaño *j* del tiempo t_0 a t_{+1} . Los vectores poblacionales \mathbf{n}_t y \mathbf{n}_{t1} contienen el número de individuos por categoría en t_0 y t_1 . (Figura 1). El producto de $\mathbf{A} \times \mathbf{n}_0$ corresponde al tamaño de la población después de un intervalo de tiempo *n* (Lefkovitch, 1965, Caswell, 2001).

Para generar las clases de tamaño se utilizó el logaritmo del área basal para las dos poblaciones de encinos (Tabla 1). Con éstas se construyeron los ciclos de vida y las matrices de transiciones **A**. En la matriz de transiciones los valores se acomodan de la siguiente manera (Figura 1): en la primera fila se colocan los valores de fecundidad. La probabilidad de permanencia en la misma categoría de tamaño se coloca en la diagonal principal. Las probabilidades de crecimiento, es decir, de sobrevivir y aumentar de tamaño, se colocan en la subdiagonal inferior y las probabilidades de retrocesos o achicamiento de talla se colocan en la subdiagonal superior de la matriz (Enright et al., 1995, Gotelli, 2001). Para la generación de las matrices de transición **A** es necesario que haya retroalimentación entre casillas; sin embargo, en algunas celdas no había cambios por lo que se tuvo que simular un crecimiento a la siguiente categoría del 0.1%. Con los valores obtenidos en la matriz de transiciones **A** se construyeron los ciclos de vida de ambas especies (Hubbel & Werner, 1979).

 t_0

$$\mathbf{A} = t_{+1} \qquad \begin{vmatrix} F_{11} & F_{21} & F_{31} & F_{41} \\ G_{12} & G_{22} & R_{32} & R_{42} \\ G_{13} & G_{23} & G_{33} & R_{43} \\ G_{14} & G_{24} & G_{34} & S_{44} \end{vmatrix} \qquad \mathbf{n} = \begin{vmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \end{vmatrix}$$

Figura 1. Matriz de transiciones \mathbf{A} y el vector poblacional \mathbf{n} . En la matriz \mathbf{A} , las letras *F* corresponden a los valores de la fecundidad, *S* a la probabilidad permanencia, *G* al crecimiento y *R* a la probabilidad retrogresión.

Para obtener la tasa finita de crecimiento o eigen-valor dominante (λ) se utilizó el método de iteración, que radica en multiplicar la matriz **A** por el vector poblacional (**A** × **n**). El producto de esta multiplicación genera un nuevo vector poblacional **n**_{t1}. La multiplicación se repite hasta que la proporción de cada categoría del vector se mantenga sin cambios. En ese momento, la población tendrá un valor de λ constante (Caswell, 2001, Lemos et al., 2005).

La estructura estable de tamaños, o eigen-vector derecho (w), es la estructura que tendría la población bajo condiciones demográficas y ambientales

constantes a lo largo del tiempo. El valor reproductivo, eigen-vector izquierdo (v), indica el número de descendientes que puede tener un individuo en una categoría, está en función de la probabilidad de sobrevivir y fecundidad de esa clase (Lemos et al., 2005, Caswell, 2001).

La tasa finita de crecimiento (λ) así como los eigenvectores derecho (w, estructura estable de tamaños) e izquierdo (v, valor reproductivo) se calcularon con el paquete PopBio (Stubben & Milligan, 2007) en el software R v.3.4.1. Para identificar diferencias significativas entre las tasas de crecimiento se obtuvieron los intervalos de confianza utilizando el método de re-muestreo o *bootstrap* con un intervalo de confianza de 95%, calculado con el *delta method* (Caswell, 2001):

$$V(\lambda) \approx \sum_{ij} \sum_{kl} \text{Cov} (a_{ij_l}, a_{kl}) \frac{\partial \lambda}{\partial a_{jl}} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{kl}}$$

donde el error estándar de λ es *SE* (λ) = $\sqrt{V(\lambda)}$. Los intervalos de confianza al 95% son aproximadamente dos desviaciones estándar cuando α =0.05, $z^{\left[\frac{\alpha}{2}\right]} = -z^{\left[1-\frac{\alpha}{2}\right]} = 1.96$ (Caswell, 2001).

El análisis de sensibilidad (S_{ij}) permite medir el impacto absoluto al valor de λ generado una matriz de sensibilidades (de Kroon et al., 1986). Dicha matriz se obtiene a partir de la siguiente fórmula:

$$S_{ij} = \frac{\delta\lambda}{\delta a_{ij}} = \frac{\boldsymbol{v}_i \boldsymbol{w}_j}{\langle \boldsymbol{w}, \boldsymbol{v} \rangle}$$

donde v_i y w_j corresponden a los valores $i - \acute{esimo}$ y $j - \acute{esimo}$ de los eigenvectores izquierdo y derecho, mientras que $\langle w, v \rangle$ corresponde al producto escalar de estos eigenvectores (van Groenendael et al., 1988).

Una de las desventajas del análisis de sensibilidades es que no es comparable con otras poblaciones, dado que los valores de la matriz **A** están en diferentes escalas. Además de que se calculan contribuciones en transiciones no observadas en la población (Lemos et al., 2005). El análisis de elasticidad (e_{ij}), cuantifica las sensibilidades de forma proporcional (de Kroon et al., 1986), lo que

permite hacer comparaciones entre poblaciones y especies. Al ser valores proporcionales la $\sum e_{ij} = 1$. Las elasticidades conforman una matriz que se calcula a partir de:

$$e_{ij} = \left(\frac{a_{ij}}{\lambda}\right) \left(\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}\right) = \frac{\partial (ln\lambda)}{\partial (lna_{ij})}$$

Los valores de las matrices de elasticidad (e_{ij}) pueden sumarse por proceso demográfico para cuantificar su contibución al valor de λ e incluso obtener la posición de las especies dentro del triángulo demográfico (Silvertown et al., 1993).

Tabla 1. Categorías, valores de los intervalos y número de individuos de cada categoría para las poblaciones de *Quercus castanea* y *Q. obtusata*. El valor de los intervalos corresponde al logaritmo del área basal.

Quercus castanea				Quercus obtusata		
Categoría	Intervalo	Número de individuos por categoría		Intervalo	Número de individuos por categoría	
		<i>t</i> ₀ =may17	<i>t</i> ₁ =may18		<i>t</i> ₀ =may17	<i>t</i> ₁ =may18
C1	0 – 3.5	0	6	0 – 4.5	0	0.001*
C2	3.501 – 4.25	5	4	4.501 – 5	8	4
C3	4.251 – 5	3	3	5.001 – 5.5	7	6
C4	5.001 – 5.75	10	9	5.001 – 6	5	8
C5	5.751 – 6.5	13	15	6.001 – 6.5	4	6
Total		31	37		24	24

* valor simulado.

II. 3. 4. 2. IPM: Integral projection models (modelos integrales de proyección)

Un modelo integral de proyección utiliza una variable continua para estructurar y analizar las demografías de las poblaciones (Rees et al., 2014). Se analiza de manera independiente cada tasa vital (sobrevivencia, crecimiento y fecundidad) y se unen en una función llamada núcleo:

$$n(y,t+1) = \int_{\Omega} [p(x,y) + f(x,y)]n(n,t)dx$$
$$= \int_{\Omega} k(y,x)n(x,t)dx$$

donde k(y, x) representa el kernel, es decir, todas las probabilidades de transición de los individuos de un tamaño dado en tiempo t_0 al tiempo t_1 . El kernel está conformado por dos funciones: la función p(x, y) que incorpora las probabilidades de supervivencia (s(x)) y crecimiento (g(x, y)), y la función f(x, y)que contiene la probabilidad y el valor de la reproducción (f1(x) y, f2(x, y) respectivamente) (Easterling et al., 2000):

$$p(x, y) = s(x)g(x, y)$$
$$f(x, y) = f1(x)f2(x, y)$$

Al igual que en el modelo LMM, el eigenvalor dominante del IPM corresponde a la tasa de crecimiento asintótico (λ). La distribución estable de tallas (**w**) corresponde al eigenvector derecho, mientras que el eigenvector izquierdo corresponde al valor reproductivo (**v**) (Caswell, 2001).

La sensibilidad y elasticidad son los dos análisis de perturbación que cuantifican el efecto sobre λ cuando se alteran las entradas de la matriz (Bento & Grant, 1999). Los análisis de *sensibilidad*, calculan el impacto sobre λ con cambios absolutos de la misma magnitud en cada entrada de la matriz (Caswell, 2001). La forma de calcularla en un IPM es la siguiente:

$$S_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\delta \lambda(z_1, z_2)} = \frac{v_{z_1} w_{z_2}}{\langle \mathbf{w}, \mathbf{v} \rangle}$$

donde $s(z_1, z_2)$ es la sensibilidad de λ a un cambio en k(y, x) valores (z_1, z_2) y $[w, v] = \int w(x)v(x)dx$ (Easterling, 1998).

La *elasticidad* corresponde a cambios proporcionales en los procesos vitales de la población sobre λ (de Kroon, 1986). El modelo de elasticidad nos permite catalogar a las especies según la sensibilidad relativa de su λ a los procesos demográficos de fecundidad (*F*), sobrevivencia (*S*), crecimiento (*C*) y retrogresiones (*R*). A partir de éstos se pueden diferenciar las historias de vida ya que se supone que estas variables presentan *trade-offs* (disyuntivas) entre ellas, por lo que tenemos disyuntivas entre *C* y *F*, *S* y *F*, y entre *C* y *S* (Rosas-Barrera y Mandujano, 2002). Se estima de la siguiente manera:

$$e_{(z1, z2)} = \frac{k_{(z1, z1)}}{\lambda} \times \frac{v(z1)w(z2)}{[w, v]}$$

La función de la elasticidad se integra $\iint e(z_1, z_2) dz_1 dz_2 = 1$, esto corresponde a la suma de las elasticidades de un modelo matricial tradicional (Easterling, 1998).

Para poder estimar el k(y, x) es indispensable calcular por separado la matriz P(x,y), que incluye supervivencia y crecimiento, y la matriz F(x,y) de la fecundidad. Los valores para cada simulación se utilizaron con los mismos criterios para de los LMM. Para la generación de la matriz P los modelos se utilizaron funciones lineales para el crecimiento (sizeNext~size) y sobrevivencia (surv~size), ya tuvieron los valores de AIC más bajo y fue la función que mejor describió estos procesos en todos los modelos (ver Apéndice).

Los datos para la obtención de las matrices de fecundidad tomaron en cuenta las probabilidades binomiales de reproducción, así como la cantidad de semillas por individuos reproductivos (distribución Gausiana). La función de fecundidad (fec0~size, fec1~size) es relativamente sencilla, dado que la especie no forma bancos permanentes de semillas.

Para poder crear el IPM y el kernel es necesario definir los valores mínimos, máximo y las divisiones de la matriz. Dado que las dos especies tienen valores muy similares de tamaño se utilizaron los mismos valores. Se utilizó como el valor de talla mínima = 0 y el máximo = 6.4 AB_{log} . El valor de la división de la matriz fue determinado como 100 para todos los casos. Para la matrices *P* y *F* se utilizó la corrección constante, que al sumarlas nos dio el kernel.

Una vez que se obtuvo el IPM del periodo se calcularon, con las funciones predeterminas en el IPMpack (Metcalf et al., 2013), la tasa de crecimiento asintótica (λ), la estructura estable de tallas (w), el valor reproductivo (v), las sensibilidades (S) y elasticidades (E). Los intervalos de confianza de λ se calcularon al 95% con el método *bootstrap* (Crowley, 1992) determinado por mil remplazos. Esto se realizó para las dos especies de encinos.

II. 4 RESULTADOS

II. 4.1 Exploración general de los datos

Se obtuvo el mapa de distribución de los individuos muestreados (Figura 2). Lo que puede observarse es que la especie *Quercus obtusata* tiene una mayor dispersión en el sitio con respecto a *Q. castanea*. Sin embargo, es clara la coexistencia y el empalme de ambas poblaciones en el lugar. Se muestrearon de manera selectiva en el tiempo *t*₀ 31 individuos de *Quercus castanea* y 24 de *Q. obtusata*, que representan sólo a individuos juveniles y adultos. El muestreo se llevó a cabo en un área de 1500 m². La densidad de las poblaciones muestreadas fue de 0.021 ind/m² para *Quercus castanea* y de 0.016 ind/m² para *Q. obtusata*.



🏶 Quercus obtusata 🛛 🤏 Quercus castanea



En *Quercus castanea* el área basal (AB) varió desde 0.002 cm² (transformación logarítmica = 0.002) hasta 641.54 cm² (transformación logarítmica = 6.465). El individuo más pequeño donde se observaron caperuzas de bellotas tuvo un AB = 40.286 (transformación logarítmica = 3.72). En ambas especies se tuvo

reclutamiento durante el período de medición, sin embargo, algunos de los individuos reclutados murieron al llegar al t_1 . En los registros encontramos que en *Q. castanea* más de 50% de los individuos presentaron algún tipo de estructura reproductiva. En su conjunto generaron 555 semillas, de las cuales 12 individuos fueron reclutados en la temporada de lluvia, pero solo el 50% de estos reclutas sobrevivieron hasta el tiempo t_1 .

En el caso de *Quercus obtusata* el AB varió desde 67.665 cm² (transformación logarítmica = 4.229) hasta 592.119 cm² (transformación logarítmica = 6.385). El individuo reproductivo más pequeño tuvo un AB = 147.139 (transformación logarítmica = 4.998). En el caso de *Q. obtusata*, la reproducción fue menor con respecto a *Q. castanea*. Sólo el 12.5% de los individuos presentaron alguna estructura reproductiva con una producción mucho menor de semillas. Se contabilizaron sólo 45 semillas sumando todos los individuos reproductivos. En la temporada de lluvias se registró el reclutamiento de 4 individuos, pero ninguno sobrevivió hasta el tiempo *t*₁.

II. 4.2 Ciclo de vida, matriz de transiciones **A** y kernels de crecimiento

Se generaron los ciclos de vida para ambas poblaciones (Figura 3), con base en las matrices de transiciones **A** generadas con el LMM (Tabla 2 y 3). Posteriormente se generaron los kernels de crecimiento para las poblaciones de encinos (Figura 4).

En *Quercus castanea* podemos observar que en al modelo LMM los valores más altos están en las permanencias de las categorías C5, C4 y C2. Los valores de la fecundidad aumentan conforme lo hace el tamaño. En el caso de *Quercus obtusata* los valores más altos están en las permanencias en de las categorías C5 y C4, así como del crecimiento de C3 a C4. En los kernels formados por los IPM los valores más altos se concentran en la diagonal principal que corresponde a la permanencia y un intervalo alrededor de ésta, que corresponde al crecimiento y retrogresiones alrededor de los valores de la permanencia.
a) Quercus castanea



b) Quercus obtusata



Figura 3. Ciclos de vida para las poblaciones de a) *Quercus castanea* y b) *Quercus obtusata* para el período anual 2017-18 en el Área Voluntaria de Conservación Tsíntani en Acuitzio del Canje, Michoacán. Cada flecha representa las transiciones, permanencias, mortalidad y fecundidad de cada una de las categorías de tamaño.

Tabla 2. Matriz de transiciones A de la población de Quercus castanea para el período anual 2017-18 en el Área Voluntaria de Conservación Tsíntani en Acuitzio del Canje, Michoacán. Se resaltan los valores de probabilidad más altos. Se muestran los valores de la estructura estable (*w*) y valores reproductivos (*v*).

				W	V			
		C1	C2	C3	C4	C5		
	C1	0.001	1.5	1.5	7.5	45	0.9656	1
	C2	0.001	0.8	0	0	0	0.0053	982.7447
t ₀	C3	0	0.2	0.667	0	0	0.0033	895.3708
	C4	0	0	0.333	0.8	0	0.006	847.1591
	C5	0	0	0	0.2	0.923	0.0198	740.805
	Ν	6	5	3	10	13		

Tabla 3. Matriz de transiciones A de la población de Quercus obtusata para el período anual 2017-18 en el Área Voluntaria de Conservación Tsíntani en Acuitzio del Canje, Michoacán. Se resaltan los valores de probabilidad más altos. Se muestran los valores de la estructura estable (*w*) y valores reproductivos (*v*).

							W	V
		C1	C2	C3	C4	C5		
	C1	0.001	1.5	0	0	3	0.7821	1
	C2	0.001	0.5	0	0	0	0.0029	772.9926
t o	C3	0	0.5	0.286	0	0	0.0029	420.5886
	C4	0	0	0.714	0.6	0	0.012	287.4568
	C5	0	0	0	0.4	0.75	0.2001	125.0384
	n	2	4	6	8	6		

Quercus castanea kernel ø ĥ 4 Talla (t+1) ო 2 0 2 3 5 0 1 6 Talla (t) b) Quercus obtusata kernel Talla (t+1) e N 0 2 3 4 1 5 0 6 Talla (t)

a)

Figura 4. Kernels para las poblaciones de a) Quercus castanea y b) Quercus obtusata para el período anual 2017-18 en el Área Voluntaria a la Conservación Tsíntani en Acuitzio del Canje, Michoacán. Los valores más altos se representan en color blanco y los más bajo en azul.

II. 4.3 Tasas de crecimiento poblacional

Las tasas de crecimiento calculadas con el modelo LMM tienden al decrecimiento de ambas poblaciones (Tabla 4). Se calcularon los intervalos de confianza (\pm IC) λ_{LMM} , que son muy altos por ser poblaciones pequeñas. En la población de *Quercus castanea* se calcula un decrecimiento del 1.63%, mientras que con los IPM el decrecimiento es del 5%. Por el contrario, las tasas de crecimiento calculadas con los IPM tienden al crecimiento (Tabla 4), para *Q. castanea* se calcula un incremento del 5% y para *Q. obtusata* un decremento del 2%.

Tabla 4. Valores de las tasas de crecimiento poblacional con los modelos matriciales de Lefkovitch (λ_{LMM}) y los modelos integrales de proyección (λ_{IPM}) para las poblaciones de *Quercus castanea* y *Quercus obtusata* en el período anual 2017-18. Los valores de los intervalos de confianza para los modelos LMM se encuentra entre paréntesis (±IC).

	Q	uercus casta	anea	Quercus obtusata			
	λ	Interva	los de	λ	Interva	alos de	
		confian	iza (±)		confia	nza (±)	
LMM	0.9837	0.5477	1.4197	0.774	0.343	1.205	
IPM	1.0543	0.9101	1.1216	0.9789	0.5281	1.0004	

II. 4.4 Distribuciones estables de tamaño

Las distribuciones de tamaño se calcularon para las dos especies y con LMM e IPM (Figura 5). Para *Quercus castanea*, la estructura observada tiene una mayor cantidad de individuos en la última categoría de tamaño (C5) seguido de C4, parece que hay un tipo de cuello de botella entre la categoría C3 y C4. En la **w**_{IPM} también se observa un cuello de botella, pero éste se encuentra en las tallas más pequeñas. Esta población no ha alcanzado la estructura estable de tamaños calculada por los

modelos LMM e IPM, ya que en ambos se espera que haya una mayor cantidad de individuos pequeños (Figura 5a).

En el caso de la población de *Quercus obtusata* la estructura de tamaños observada tiene una distribución parecida a una campana, la mayor cantidad de individuos se concentra en la categoría C4. Las estructuras estables calculadas predicen que debería haber una mayor cantidad de individuos de tamaños pequeños (C1) y de adultos (C5), es decir, que esta población tampoco ha alcanzado la estructura estable de tamaños. Este resultado es similar al que se muestra en la **w**_{IPM} para esta especie (Figura 5b).

II. 4.5 Valores reproductivos

El valor reproductivo v_{LMM} para *Quercus castanea* aumenta en la C2 (3.501 a 4,25 de AB_{log}) y en las siguientes categorías este valor decae, pero no llega a cero. En el modelo IPM este valor v_{IPM} éste sigue el mismo patrón que el v_{LMM} , sólo que la caída del valor reproductivo se produce cerca de la talla 5.5 de AB_{log} (Figura 6a).

Por su parte, en *Quercus obtusata* el v_{LMM} también aumenta en C2 (4.501-5 de AB_{log}) pero este valor cae más rápido con respecto a la caída en *Q. castanea*. El v_{IPM} sigue la misma tendencia, pero decae cerca de la talla 5.5 de AB_{log} (Figura 6b).



Figura 5. Estructuras estables (*w*) para las poblaciones de a) *Quercus castanea* y
b) *Quercus obtusata* para el período anual 2017-18. Del lado izquierdo se encuentran las gráficas de la *w* calculada con el modelo LMM, en color rojo se encuentra la estructura de tallas observada y en azul la calculada. Los signos sobre las barras rojas implican si hay menos (-) o más (+) individuos estadísticamente de los que se esperaban. Del lado derecho está graficada la *w* calculada con los IPMs.



Figura 6. Valores reproductivos (v) para las poblaciones de a) Quercus castanea y
b) Quercus obtusata para el período anual 2017-18. Del lado izquierdo se encuentran las gráficas del v calculada con el modelo LMM y del lado derecho está la graficada de v calculada con los IPM. Los v calculados con IPM están estandarizados.

II. 4.6 Sensibilidades

Las sensibilidades calculadas con LMM para *Quercus castanea* indican que el proceso que más afecta a la tasa de crecimiento es el crecimiento de C1 a C2, es decir, el paso a una clase reproductiva. Seguido de la permanencia de C5 y C2 (Tabla 5); mientras que, para *Quercus obtusata*, los valores que influencian más al valor de λ es el crecimiento de C1 a C2 y las permanencias de C5 y C4 (Tabla 6). Las sensibilidades calculadas con los IPM para las dos poblaciones tienen valores más altos en el salto de individuos de tallas muy pequeñas a tallas donde los individuos son altamente reproductivos (Figura 7b).

II. 4.7 Elasticidades

En cuanto a las elasticidades, la E_{LMM} de *Quercus castanea* y *Q. obtusata*, los valores más altos están en las permanencias de las categorías C5, C4 y C2 (Tablas 7 y 8). Este mismo patrón se puede observar en las E_{IPM} , donde se calculan los valores más altos en la diagonal principal que corresponde a las permanencias (Figura 8). En la suma de las elasticidades por procesos demográficos se tiene en las E_{LMM} de *Quercus castanea* y *Q. obtusata* que la permanencia es el proceso demográfico más importante seguido del crecimiento (Figura 9).

Tabla 5. Matriz de sensibilidades de la población de *Quercus castanea* para el período anual 2017-18. Sólo se muestran los valores de las transiciones observadas. Se resaltan los valores de probabilidad más altos.

Sensibilidades	C1	C2	C3	C4	C5
C1	0.0335	0.0002	0.0001	0.0002	0.0007
C2	32.8773	0.1789			
C3		0.1630	0.1029		
C4			0.0974	0.1765	
C5				0.1543	0.5082

Tabla 6. Matriz de sensibilidades de la población de *Quercus obtusata* para el período anual 2017-18. Sólo se muestran los valores de las transiciones observadas. Se resaltan los valores de probabilidad más altos.

Sensibilidades	C1	C2	C3	C4	C5
C1	0.0239	0.0001	0.0001	0.0004	0.0061
C2	18.4949	0.0675			
C3		0.0367	0.0376		
C4			0.0257	0.1055	
C5				0.0459	0.7654

Quercus castanea Sensibilidades



Figura 7. Sensibilidades (**S**) para las poblaciones de a) *Quercus castanea* y b) *Quercus obtusata* para el período anual 2017-18 calculadas con IPM. Los valores blancos representan los valores más altos y en rojo los más bajos. Tabla 7. Matriz de elasticidades de la población de *Quercus castanea* para el período anual 2017-18. Sólo se muestran los valores de las transiciones observadas. Se resaltan los valores de probabilidad más altos.

Elasticidades	C1	C2	C3	C4	C5
C1	0.0000	0.0003	0.0002	0.0016	0.0314
C2	0.0334	0.1455			
C3		0.0331	0.0698		
C4			0.0330	0.1435	
C5				0.0314	0.4768

Tabla 8. Matriz de elasticidades de la población de Quercus obtusata para el período anual 2017-18. Sólo se muestran los valores de las transiciones observadas.
Se resaltan los valores de probabilidad más altos.

Elasticidades	C1	C2	C3	C4	C5
C1	0.00003	0.0002	0.0000	0.0000	0.0237
C2	0.0239	0.0436			
C3		0.0237	0.0139		
C4			0.0237	0.0818	
C5				0.0237	0.7417



Figura 8. Elasticidades (*E*) para las poblaciones de a) *Quercus castanea* y b) *Quercus obtusata* para el período anual 2017-18 calculadas con IPM. Los valores blancos representan los valores más altos y en rojo los más bajos.



Figura 9. Suma de las elasticidades (*E*) por procesos demográficos para las poblaciones de a) *Quercus castanea* y b) *Quercus obtusata* para el período anual 2017-18 calculadas con LMMs.

II.5. DISCUSIÓN

II. 5.1 Densidad, reclutamiento y supervivencia de plántulas

El muestreo selectivo de los individuos para posteriormente medir sus características arquitectónicas de la copa (ver capítulo 2), es el principal factor de sesgo que ha determinado el tamaño pequeño de las muestras (*Quercus castanea*= 37 ind y *Q. obtusata*= 24 ind) y, por tanto, la baja densidad (*Quercus castanea*= 0.021 ind/m² y *Q. obtusata*= 0.016 ind/m²). La densidad de *Q. obtusata* fue muy baja comparadas con las de *Quercus rugosa* (0.025 ind/m²), en el Ajusco (Bonfil, 1998) y *Q. glaucoides* (poco disturbio= 0.094 ind/m², mayor disturbio = 0.024 ind/m²) en Puebla (Tlalpa, 2005). Sin embargo, para *Q. castanea*, la densidad registrada fue similar a la calculada para la población con mayor disturbio de *Q. glaucoides* (Tlalpa, 2005) y a la población de *Q. rugosa* (Bonfil, 1998).

Alvarado-Dávalos (2014) propuso una clasificación de las poblaciones de *Quercus castanea*, a partir de un gradiente de regeneración. Comparando sus resultados con los resultados de las densidades de adultos encontradas en este trabajo, *Q. castanea* y *Q. obtusata* tienen densidades similares a la registradas para los sitios con mayor tiempo de tala (0.012 ind/m² a 0.029 ind/m²).

Aunado al tipo de muestreo, el sitio muestreado presenta una vegetación de pino-encino (Plan de desarrollo municipal 2015-2018), por lo que el valor de la abundancia poblacional puede también ser resultado de la competencia interespecífica (Connell,1983, Flores-Flores & Yeaton, 2000), debido a la coincidencia espacial con otras especies de encinos y pinos (Chairés-Alarcón com. Pers.).

Las dos poblaciones estudiadas están compuestas únicamente por individuos adultos en el tiempo t_0 . Esta estructura de tamaños se asemeja a la categoría R (tala reciente > 30 años) que reporta Alvarado-Dávalos (2014) en un gradiente de regeneración de *Q. castanea*. La estructura poblacional observada para *Q. castanea* y *Q. obtusata* se puede deber a la historia de manejo de estos

árboles en el sitio de estudio. Dado que, en el sitio, tiene una historia de manejo forestal. Aunque consideramos que la remoción selectiva de esta especie sea la principal razón por la cual no hay una buena representación de los estadios juveniles, es importante considerar que en las especies con ciclos de vida longevos es común que se presenten cuellos de botellas en el reclutamiento de nuevos individuos promoviendo que estos estadios sean menos abundantes (por ejemplo: Bonfil, 1998, Tlalpa, 2005, Alfonso-Corrado et al., 2007). En las poblaciones de *Q. rugosa, Q. eduardii* y *Q. potosina* hubo mayor abundancia de individuos juveniles (Bonfil, 1998, Alfonso-Corrado et al., 2007), diferente a lo observado en este estudio para *Q. castanea* y *Q. obtusata*; sin embargo, en *Q. glaucoides* (Tlalpa, 2005) se reporta una estructura donde predominan los individuos adultos.

En ambas especies se tuvo reclutamiento durante el período de medición; sin embargo, algunos de los individuos reclutados murieron al llegar al *t*₁. En los registros encontramos que en *Quercus castanea* más del 50% de los individuos presentaron algún tipo de estructura reproductiva, de los que se estimaron 555 semillas. En el caso de *Quercus obtusata*, la reproducción fue menor ya que se estimaron 45 semillas. Se ha documentado que las especies del género *Quercus* se reproducen en años semilleros, es decir, en ciclos donde confluyen características ambientales y fisiológicas que permiten la producción de una gran cantidad de semillas (Pulido, 2002), seguidos de años con nula o baja producción de bellotas. En el caso de estas poblaciones analizadas, la cantidad de semillas por árbol fue muy por debajo de la registrada para *Q. cardicans* que fue de 3245 frutos en cuatro árboles dominantes (Díaz-Fleischer *et al.*, 2010), durante un año reproductivo (2007). Alfonso-Corrado et al. (2007) en un año semillero en las poblaciones *Q. eduardii y Q. potosina* pudieron colectar 5000 bellotas de cada especie.

Esto quiere decir, que las poblaciones de *Q. castanea* y *Q. obtusata* no tuvieron un 'año bueno' en términos reproductivos. Esto sucede en otras especies de encinos por ejemplo en el estudio realizado por Alfonso-Conrado y colaboradores (2007) las poblaciones de *Quercus eduardii* y *Q. potosina* sólo se reprodujeron una vez en cuatro años, el tiempo de duración de su estudio. Una vez que se producen

las semillas y se da el desprendimiento de las bellotas, éstas pierden su viabilidad después de dos a tres meses (Bonfil, 1998). Es decir, que forma bancos de semillas transitorios (Thompson & Grime, 1979, Baskin & Baskin, 1998, Tlalpa, 2005) porque las semillas germinan en seguida de la maduración.

En general, la incorporación de nuevos individuos en las poblaciones del género *Quercus* se ve restringido por diversas variables, empezando por la producción cíclica de flores en 'años buenos', que parecen estar relacionados con las condiciones ambientales, principalmente las condiciones climáticas (Healy et al., 1999, Kelly & Sork, 2002) que incluyen la temperatura, la humedad e incluso los factores asociado al viento durante el proceso de polinización (Sork et al., 1993, Koeing et al., 1994).

El número de bellotas producidas tiene una relación directa con el número de flores femeninas producidas (Pulido 2002). Una vez que se producen las semillas, la presencia de insectos defoliadores pueden matar al embrión. Si sortean este paso las bellotas deben dispersarse por gravedad o por zoocoria. Un aspecto a tener en cuenta es que las semillas son recalcitrantes (poco resistentes a la sequía) y esto disminuye la probabilidad de encontrar sitios idóneos. Puede haber depredación de las semillas antes y después de la dispersión. Finalmente, si hay germinación, la herbivoría de plántulas y juveniles (Hulme, 1998, Schupp, 1995, Sork, 1984) son otros factores que afectan el reclutamiento. Este proceso es uno de los más delicados en el ciclo de vida de las especies con ciclos de vida perennes.

II. 5.2 Matrices de transiciones *A* y kernels de crecimiento

En las matrices *A* calculadas para *Quercus castanea* y *Q. obtusata*, en general, los valores más altos se encontraron en la diagonal principal que corresponde a la estasis de los individuos. En *Q. castanea* esta probabilidad de permanencia varío de 66.7 al 92.3% y en *Q. obtusata* del 28.6 al 75%. Estos valores son altos, pero sólo *Q. castanea* tiene valores de estasis similares a los reportados en *Q. rugosa* (78.9-98.5%, Bonfil, 1998) y los de *Q. glaucoides* en diferentes años y tratamientos

(77.9 -98.7%, Tlalpa, 2005). En los kernels de crecimiento generados para *Q. castanea* y *Q. obtusata* los valores más altos están en las permanencias (ver Figura 4), que coinciden con el patrón calculado con los LMM. En el caso del crecimiento estimado para *Q. castanea* las probabilidades de crecimiento están entre el 20 y 33.3%, mientras que *Q. obtusata* varían entre 49 y 71%. Esto es resultado de la transformación logaritmo, porque aumenta la variación. En comparación con otros estudios, estas probabilidades de crecimiento son muy altas porque en *Q. rugosa* el crecimiento varía entre el 3.1 y 5.2% (Bonfil, 1998) y en *Q. glaucoides* varía 0.9-7.9% (Tlalpa, 2005).

La fecundidad registrada es muy baja, se puede observar en las matrices *A* e incluso es casi inexistente en los kernels de crecimiento (ver tablas 2 y 3 y figura 4). En *Q. castanea*, la especie con mayor fecundidad registrada, se observa un patrón de que ésta aumenta conforme lo hace el tamaño del árbol. Contrario a *Q. obtusata*, donde la fecundidad es tan baja que no se puede tener confianza en el patrón. En general, en otras poblaciones de encinos, la fecundidad sigue el patrón de aumentar directamente con el tamaño de los individuos (Bonfil, 1998, Tlalpa, 2005, Alfonso-Corrado et al., 2007).

La mortalidad de los individuos adultos tiene un impacto relevante en las poblaciones, dado que la fecundidad es directamente proporcional al tamaño (Alfonso-Corrado et al., 2007). En el caso de *Q. castanea* y *Q. obtusata* no se observó ningún individuo muerto, pero se modela en los LMM e IPM un individuo muerto (el de mayor tamaño). Dado que las poblaciones son pequeñas, las probabilidades de mortalidad son de 7.7% (*Q. castanea*) y del 25% (*Q. obtusata*). Al contrastar esto con las otras especies de encinos la mortalidad se concentra en las categorías de plántulas y juveniles, y en las categorías de adultos es prácticamente nula (Bonfil, 1998, Tlalpa, 2005).Sin embargo, hay que tener en cuenta que este estudios tuvieron un tiempo de duración mayor que el del presente trabajo, posiblemente si hubiéramos tenido un período de medición mayor se pudo haber observado el mismo patrón.

II. 5.3 Tasa de crecimiento, distribución estable de tamaño y valor reproductivo

El valor de la tasa de crecimiento calculada con los modelos matriciales de Lefkovitch (LMM) fueron menores a la unidad para las dos especies (*Q. castanea* $\lambda_{LMM} = 0.9837$ y *Q. obtusata* $\lambda_{LMM} = 0.774$), es decir, las poblaciones tienen tasas de crecimiento que tienden al decrecimiento. Por su parte, el cálculo con los IPM se obtuvieron tasas de crecimiento para *Q. castanea* $\lambda_{IPM} = 1.0543$ y *Q. obtusata* $\lambda_{IPM} = 0.9789$, muy cercanas a la unidad. Estos valores son similares a los calculados para otras poblaciones de especies del mismo género, como *Quercus rugosa* (λ =1.035, Bonfil, 1996), *Q. eduardii* (λ = 1.017 y 1.0227, Alfonso-Corrado et al., 2007), *Q. potosina* (λ = 1.006 y 1.0447, Alfonso-Corrado et al., 2007) y *Q. glaucoides* (λ = 1.129 y 1.0585, Tlapa, 2005). Sin embargo, las λ calculadas con los modelos integrales de proyección (IPM) tienen valores mayores a uno (*Q. castanea* λ_{IPM} = 1.1336 y *Q. obtusata* λ_{IPM} = 1.0177). La variación de las tasas de crecimiento se debe a que son poblaciones muy pequeñas, sin embargo, tienen el mismo patrón en el que la λ de *Q. castanea* es mayor que la de *Q. obtusata*, y son cercanos a la unidad.

Estos valores de λ cercana a la unidad son debido a que son árboles perennes de vida larga. Nuestros resultados son producto de la modelación de mortalidad de individuos adultos. En general, las especies con ciclos de vida largos, suelen tener tasas de crecimiento estables (Silvertown et al., 1993). En otras especies perennes que están sometidas a manejo o tiene una categoría de amenaza, como *Mammillaria guameri*, se registraron tasas de crecimiento menores a la unidad que se relacionaron con perturbaciones ambientales (Ferrer-Cervantes et al., 2012) y en *Iresine rhizomatosa* las λ variaron entre 0.53 y 0.68 (Schwartz et al., 2016). En *Vaccinium myrtillus* se calcularon tasas por debajo de la unidad cuando se modelaron altas intensidades de pastoreo (Hegland et al., 2010).

La estructura de tallas observada fue distinta entre las medidas tomadas y las especies (Figura 5). En general, en ambas poblaciones predominan los árboles adultos con capacidad reproductiva y hay un vacío de las categorías de juveniles. Esto está relacionado con la historia de manejo y disturbio que han tenido las poblaciones en el sitio. Por ejemplo, Bonfil (2004) con *Q. rugosa* no encontró diferencias estadísticas entre la estructura de tamaños observada y la estructura estable teórica (*w*), y lo relacionó con la localización del bosque. Por el contrario, Talpa (2005) con *Q. glaucoides*, sí encontró diferencias, ya que el modelo teórico predice, en las dos poblaciones y en los años de estudio, una mayor cantidad de individuos en las primeras categorías de tamaño. Alfonso-Corrado y colaboradores (2007) también obtuvieron diferencias entre las estructura observada y calculada para *Q. eduardii* y *Q. potosina*, en ambas el modelo teórico (*w*) infiere que debe haber mayor cantidad de individuos en las primeras categorías de tamaño. La diferencia entre la estructura de tallas observada y la teórica se debe a que el ambiente no permanece constante y hay condiciones de estrés ambiental, como las sequías (Lloret & Siscart, 1995, García-Caparrós et al., 2017), o disturbio, como fuego (Peña-Ramírez & Bonfil, 2003), que afectan procesos demográficos, como el reclutamiento, muerte o achicamientos, así como los años semilleros.

En cuanto a los valores reproductivos (*v*) de *Q. castanea* y *Q. obtusata*, calculada con los LMM, tiene una tendencia a aumentar y después cae en las primeras categorías de tamaño. Los *v* calculados con los IPM siguen el mismo patrón, pero el decremento se da en las últimas tallas. Esto se pude deber a dos factores principales: 1) Este resultado podría inferir un proceso de senescencia o envejecimiento que ya no permite el éxito en la fecundidad de estos encinos. Similar a lo que demostró Goodrum y colaboradores (1971) con varias especies de encinos. O bien 2) esto se debe a que la fecundidad observada en el año de muestreo fue muy baja y estamos sobreestimando este valor, ya que los encinos se reproducen por años semilleros (Aus der Beek & Sáenz, 1992). Esta última podría ser más factible, ya que en otras especies se han registrado una mayor producción de bellotas (Alfonso-Corrado et al., 2007, Díaz-Fleischer et al., 2010).

II. 5.3 Sensibilidades y elasticidades

Con los LMM, las sensibilidades más altas en *Q. castanea* corresponden al crecimiento a una clase reproductiva y en *Q. obtusata* es el crecimiento de la primera

categoría. En el caso de las sensibilidades calculadas con los LMM sólo se muestran los valores de las transiciones observadas, pero en las sensibilidades calculadas con los IPM se observan que los valores más alto están en el paso de individuos de tallas muy pequeñas a las tallas altamente reproductivas. Similar a lo que se reporta para *Mammillaria gaumeri*, donde las sensibilidades son altas conforme aumenta el tamaño (Ferrer-Cervantes et al.,2012).

Por su parte, en los análisis de elasticidades es muy relevante la permanencia, especialmente de las clases de tamaño más grandes, un patrón que también se registró en *Q. rugosa* (Bonfil, 1998). En términos absolutos el proceso demográfico más importante es la permanencia. Con LMM la contribución es mayor al 80%. Al comparar con las otras especies de encinos como *Quercus rugosa* (91%, Bonfil, 1996), *Q. eduardii, Q. potosina* (86 y 93%, respectivamente, Alfonso-Corrado et al., 2007) y *Q. glaucoides* (75.7-78.5%, Talpa, 2005), el proceso demográfico más relevante es la permanencia. Esto quiere decir, que la extracción de individuos adultos tiene un efecto negativo en la tasa de crecimiento (Alvarado-Corrado et al., 2007). El segundo proceso demográfico, calculado con LMM, más importante es el crecimiento, seguido de la fecundidad y es nulo el efecto de la retrogresión o achicamientos porque no se registraron.

En el caso de los IPM el kernel de las elasticidades está dominado por la estasis, al igual que otra planta perenne como *M. gaumeri* (Ferrer-Cervantes et al., 2012), esto quiere decir que la dinámica de estas poblaciones obedece, principalmente, a la permanencia de las plantas en el mismo tamaño.

Utilizando el resultado de las elasticidades calculadas con LMM, Q. *castanea* y Q. *obtusata* siguen el patrón que siguen las especies de vida perenne, donde el proceso demográfico más importante es la permanencia (Enright & Ogden, 1979, Silvertown et al., 1993, Zudeima, 2000, Mandujano et al., 2001, Godínez-Álvarez et al., 2003, Tlalpa, 2005).

II.6 CONCLUSIONES

Las poblaciones de *Quercus castanea* y *Quercus obtusa* tiene una baja densidad poblacional por efecto del muestreo, pero, posiblemente también por la historia de manejo y la competencia intraespecífica. En ambas poblaciones predominan los árboles adultos. La producción de semillas registrada fue muy baja, por lo que se considera que no fue un año semillero. El reclutamiento de plántulas es bajo, producto de la baja producción de semillas.

Al generar la matriz de transiciones de cada población, las probabilidades más altas están en la diagonal principal (permanencia), como sucede en otras poblaciones de encinos como *Q. rugosa*, *Q. eduardii*, *Q. potosina* y *Q. glaucoides*.

Las tasas de crecimiento (λ) con los modelos matriciales de Lefkovitch fueron 0.98 y 0.77, mientras que con los modelos integrales de proyección fueron 1.05 y 0.98, para *Q. castanea* y *Q. obtusata*, respectivamente. Son diferentes entre modelos por la diferencia en los supuestos de reclutamiento y porque aumenta la variación al ser poblaciones pequeñas. Sin embargo, la λ de *Q. castanea* es mayor que la de *Q. obtusata* con ambos métodos.

No se ha alcanzado la estructura estable de tamaños propuesta por los modelos, ya que se esperaba una mayor cantidad de individuos juveniles. El valor reproductivo aumenta y después disminuye, probablemente porque no se tiene bien representada la fecundidad o porque son especies que tienen senescencia.

Las sensibilidades son altas cuando se transita a categorías reproductivas. Las elasticidades son altas en las permanencias (en matriz y kernel de elasticidades), en especial la de los árboles de mayor tamaño, seguido del crecimiento y la fecundidad, el patrón común de las especies de vida larga.

LITERATURA CITADA

- Alder, D. (1980). Estimación del volumen forestal y predicción del rendimiento, con referencia especial a los trópicos. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. p.6.
- Alfonso-Corrado, C., Clark-Tapia, R., & Mendoza, A. (2007). Demography and management of two clonal oaks: Quercus eduardii and Q. potosina (Fagaceae) in central México. *Forest Ecology and Management*, 251(3), 129-141.
- Arizaga, S. (2009). Manual de la biodiversidad de encinos michoacanos. Instituto Nacional de Ecología. 2009, p. 145.
- Aus der Beek, R., & Sáenz, G. (1992). Manejo forestal basado en la regeneración natural del bosque: estudio de caso en los robledales de altura de la Cordillera de Talamanca. CATIE, Turrialba, Costa Rica, Col Silvic Manejo Bosq Nat, 6.
- Alvarado-Dávalos, L.G. (2014) Evaluación a escala fina de los efectos de un sistema de tala sobre la viabilidad poblacional de Quercus castanea en la Cuenca del lago Cuitzeo (Michoacán, México). M. Sc Dissertation. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Alvarez-Buylla, E. R., Garcia-Barrios, R., Lara-Moreno, C., & Martínez-Ramos, M. (1996). Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27(1), 387-421.
- Barrera, M., & Sánchez, M. (2002). La diversidad de historias de vida de cactáceas, aproximación por el triángulo demográfico. Cactáceas y Suculentas Mexicanas, 47, 33-41.
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (1998). Seeds: ecology, biogeography, and, evolution of dormancy and germination. Elsevier.
- Begon, M., Mortimer, M., & Thompson, D. J. (1996). Population ecology: a unified study of plants and animals.

- Benton, T. G. & A. Grant. (1999). Elasticity analisis as an important tool in evolutionary and population ecology. Trends in Evolution, 14, 467-471.
- Bonfil, C. (1998). *Dinámica poblacional y regeneración de Quercus rugosa: implicaciones para la restauración de bosques de encinos* (Doctoral dissertation, Tesis de Doctorado en Ecología. Instituto de Ecología,, Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF).
- Boucher, D. H., & Mallona, M. A. (1997). Recovery of the rain forest tree Vochysia ferruginea over 5 years following Hurricane Joan in Nicaragua: a preliminary population projection matrix. *Forest Ecology and Management*, *91*(2-3), 195-204.
- Carlón Allende, T., & Mendoza, M. E. (2007). Análisis hidrometeorológico de las estaciones de la cuenca del lago de Cuitzeo. Investigaciones geográficas, (63), 56-76.
- Caswell, H. (2001). Matrix population models. John Wiley & Sons, Ltd. Sinauer Associates, Inc, Suderland Massachusetts, USA. 722 pp.
- Challenger, A. (1998). Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado presente y futuro. CONABIO-UNAM SIERRA MADRE, México.
- Connell, J. H. (1983). On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. The American Naturalist, 122(5), 661-696.
- Crowley, P. H. (1992). Resampling methods for computation-intensive data analysis in ecology and evolution. Annual Review of Ecology and Systematics, 23(1), 405-447.
- de Kroon, H., Plaisier, A., van Groenendael, J., & Caswell, H. (1986). Elasticity: the relative contribution of demographic parameters to population growth rate. Ecology, 67(5), 1427-1431.
- de Kroon, H., van Groenendael, J. & Ehrl_en, J. (2000) Elasticities: a review of methods andmodel limitations. Ecology, 81, 607–618.
- Diaz-Fleischer, F., Hernandez-Arellano, V., Sanchez-Velásquez, L., Cano-Medina, T., Cervantes-Alday, R., & López-Ortega, M. (2010). Investigación preliminar de la

depredación de semillas en la germinación de las bellotas de Quercus candicans Née. *Agrociencia*, *44*(1), 83-92.

- Easterling, M. R. (1998). Integral projection model: theory, analysis, and application. *Ph. D. dissertation. Biomathematics Graduate Program, North Carolina State University.*
- Easterling, M. R., Ellner, S. P., & Dixon, P. M. (2000). Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. Ecology, 81(3), 694-708.
- Ellner, S. P., & Rees, M. (2006). Integral projection models for species with complex demography. The American Naturalist, 167(3), 410-428.
- Enright, N. J., Franco, M., & Silvertown, J. (1995). Comparing plant life histories using elasticity analysis: the importance of life span and the number of life-cycle stages. Oecologia, 104(1), 79-84.
- Enright, N., & Ogden, J. (1979). Applications of transition matrix models in forest dynamics: Araucaria in Papua New Guinea and Nothofagus in New Zealand. Australian Journal of Ecology, 4(1), 3-23.
- Escalante, S., Montaña, C., & Orellana, R. (2004). Demography and potential extractive use of the liana palm, Desmoncus orthacanthos Martius (Arecaceae), in southern Quintana Roo, Mexico. *Forest Ecology and Management*, *187*(1), 3-18.
- Ferrer-Cervantes, M. E., Méndez-González, M. E., Quintana-Ascencio, P. F., Dorantes, A., Dzib, G., & Durán, R. (2012). Population dynamics of the cactus Mammillaria gaumeri: an integral projection model approach. *Population ecology*, 54(2), 321-334.
- Flores Flores, J. L., & Yeaton, R. I. (2000). La importancia de la competencia en la organización de las comunidades vegetales en el Altiplano Mexicano. Interciencia, 25(8).
- García-Caparrós, P., Llanderal, A., Pestana, M., Correia, P. J., & Lao, M. T. (2017). Lavandula multifida response to salinity: growth, nutrient uptake, and physiological changes. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 180(1), 96-104.

- Godínez-Álvarez, H., Valverde, T., & Ortega-Baes, P. (2003). Demographic trends in the Cactaceae. The Botanical Review, 69(2), 173-201.
- Golubov, J., Mandujano, M. D. C., Franco, M., Montaña, C., Eguiarte, L. E., & Lopez-Portillo, J. (1999). Demography of the invasive woody perennial Prosopis glandulosa (honey mesquite). *Journal of Ecology*, *87*(6), 955-962.
- González-Rivera, R. (1993). La diversidad de encinos mexicanos. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana, 44,* 125-142.
- Goodman, D. (1987). Consideration of stochastic demography in the design and management of biological reserves. *Natural Resource Modeling*, 1(2), 205-234.
- Goodrum, P. D., Reid, V. H., & Boyd, C. E. (1971). Acorn yields, characteristics, and management criteria of oaks for wildlife. The Journal of Wildlife Management, 520-532.
- Gotelli, N. J. (2001). A Primer of Ecology (Sunderland, MA: Sinauer). 226pp.
- Gurney, W., & Nisbet, R. M. (1998). *Ecological dynamics*. Oxford University Press.
- Healy, W. M., Lewis, A. M., & Boose, E. F. (1999). Variation of red oak acorn production. Forest Ecology and Management, 116(1-3), 1-11.
- Hegland, S. J., Jongejans, E., & Rydgren, K. (2010). Investigating the interaction between ungulate grazing and resource effects on Vaccinium myrtillus populations with integral projection models. *Oecologia*, *163*(3), 695-706.
- Hernández-Reyna, A., & Ramırez-Garcıa, A. (1995). Efecto de tratamientos de manejo del sotobosque en la regeneracion del encino, del AEF Piedra Alta, San Luis Potosı. Universidad Autonoma de Nuevo Leon. Facultad de Ciencias Forestales (ed.) III Seminario Nacional sobre Utilizacion de Encinos, 1, 239-252.
- Herrera-Arroyo, M. L., Sork, V. L., González-Rodríguez, A., Rocha-Ramírez, V., Vega, E.,
 & Oyama, K. (2013). Seed-mediated connectivity among fragmented populations of Quercus castanea (Fagaceae) in a Mexican landscape. American journal of botany, 100(8), 1663-1671.

- Horvitz, C., Schemske, D. W., & Caswell, H. (1997). The relative "importance" of life-history stages to population growth: prospective and retrospective analyses. In *Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems* (pp. 247-271). Springer US.
- Hubbell, S. P., & Werner, P. A. (1979). On measuring the intrinsic rate of increase of populations with heterogeneous life histories. *The American Naturalist*, *113*(2), 277-293.
- Hulme, P. E. (1998). Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 1(1), 32-46.
- Kaneko, Y., & Takada, T. (2014). Pair-wise analyses of the effects of demographic processes, vital rates, and life stages on the spatiotemporal variation in the population dynamics of the riparian tree Aesculus turbinata Blume. *Population ecology*, *56*(1), 161-173.
- Kelly, D., & Sork, V. L. (2002). Mast seeding in perennial plants: why, how, where?. Annual review of ecology and systematics, 33(1), 427-447.
- Koenig, W. D., Mumme, R. L., Carmen, W. J., & Stanback, M. T. (1994). Acorn production by oaks in central coastal California: variation within and among years. Ecology, 75(1), 99-109.
- Kwit, C., Horvitz, C. C., & 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(2), 432-443.
- Lande, R. (1993). Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist*, *142*(6), 911-927.
- Lediuk, K. D., Damascos, M. A., Puntieri, J. G., & de Torres Curth, M. I. (2016). Population dynamics of an invasive tree, Sorbusaucuparia, in the understory of a Patagonian forest. *Plant ecology*, *217*(7), 899-911.
- Lefkovitch, L. P. (1965). The study of population growth in organisms grouped by stages. Biometrics, 1-18.

- Lefkovitch, L. P. (1976). Hierarchical clustering from principal coordinates: an efficient method for small to very large numbers of objects. *Mathematical biosciences*, *31*(1-2), 157-174.
- Lemos Espinal, J. A., González, R., & Vega, R. I. Z. (2005). *Técnicas para el estudio de poblaciones de fauna silvestre* (No. 591.5248 L4). CONABIO. México D.F., 157 pp.
- LLoret, F., & Siscart, D. (1995). Los efectos demográficos de la sequía en poblaciones de encina. Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales, 2, 77-81.
- Mandujano, M. C., Montaña, C., Franco, M., Golubov, J., & Flores-Martínez, A. (2001). Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. Ecology, 82(2), 344-359.
- Masera, O. R., Ordóñez, M. J., & Dirzo, R. (1997). Carbon emissions from Mexican forests: current situation and long-term scenarios. *Climatic change*, *35*(3), 265-295.
- Merow, C., Dahlgren, J. P., Metcalf, C. J. E., Childs, D. Z., Evans, M. E., Jongejans, E Record, Mark Rees, Roberto Salguero-Gómez and Sean M. McMahon. (2014).
 Advancing population ecology with integral projection models: a practical guide. *Methods in Ecology and Evolution*, *5*(2), 99-110.
- Metcalf, C. J. E., McMahon, S. M., Salguero-Gómez, R., & Jongejans, E. (2013). IPM pack: an R package for integral projection models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 195-200.
- Neubert, M. G., & Caswell, H. (1997). Alternatives to resilience for measuring the responses of ecological systems to perturbations. *Ecology*, *78*(3), 653-665.
- Nixon, K. C. (1998). El género Quercus en México. Diversidad biológica de México: orígenes y distribución. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF, 435-447.
- Olmsted, I., & Alvarez-Buylla, E. R. (1995). Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications*, *5*(2), 484-500.

- Peña Ramírez, V. M., & Bonfíl, C. (2003). Efecto del fuego en la estructura poblacional y la regeneración de dos especies de encinos (Quercus liebmanii Oerst. y Quercus magnoliifolia Née) en la región de la Montaña (Guerrero), México. Boletín de la Sociedad Botánica de México, (72).
- Picó, F. X., de Kroon, H., & Retana, J. (2002). An extended flowering and fruiting season has few demographic effects in a Mediterranean perennial herb. *Ecology*, *83*(7), 1991-2004.
- Piñero, D., Martinez-Ramos, M., & Sarukhan, J. (1984). A population model of Astrocaryum mexicanum and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *The Journal of Ecology*, 977-991.
- Plan de desarrollo municipal 2015-2018. Periódico Oficial del Gobierno Constitucional del Estado de Michoacán de Ocampo. Tomo CLXIII Núm. 90. [Disponible en web] <http://transparencia.congresomich.gob.mx/media/documentos/periodicos/cua-9016.pdf> Consultado el 5 de marzo de 2017.
- Pulido, F. J. (2002). Biología reproductiva y conservación: el caso de la regeneración de bosques templados y subtropicales de robles (Quercus spp.). Revista chilena de historia natural, 75(1), 5-15.
- Rees, M., Childs, D. Z., & Ellner, S. P. (2014). Building integral projection models: a user's guide. Journal of Animal Ecology, 83(3), 528-545.
- Reyes, I. y Gama-Castro, J.E. (1995). Revaloración de la importancia de los encinos. En: Memorias: III Seminario Nacional sobre Utilización de Encinos: Linares, NL, del 4 al 6 de noviembre de 1992 (Vol. 1). Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León. pp. 44–55.
- Rogers, R., & Johnson, P. S. (1998). Approaches to modeling natural regeneration in oakdominated forests. *Forest Ecology and Management*, *106*(1), 45-54.
- Romero R. S-, Carlos, E., Zenteno, R., de Lourdes, M., & Enríquez, A. (2002). El género Quercus (Fagaceae) en el estado de México. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 551-593.

Rzedowski, J. (1981). The vegetation of Mexico. Editorial Limusa. México.

Saenz, G. P., & Guariguata, M. R. (2001). Demographic response of tree juveniles to reduced-impact logging in a Costa Rican montane forest. *Forest ecology and management*, *140*(1), 75-84.

Sarabia Swett, H., & Véliz Capuñay, C. (1992). Introducción al análisis. p. 198-202.

- Schmidt, I. B., Mandle, L., Ticktin, T., & Gaoue, O. G. (2011). What do matrix population models reveal about the sustainability of non-timber forest product harvest?. *Journal of Applied Ecology*, *48*(4), 815-826.
- Schupp, E. W. (1995). Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. American Journal of Botany, 82(3), 399-409.
- Schwartz, L. M., Gibson, D. J., & Young, B. G. (2016). Using integral projection models to compare population dynamics of four closely related species. *Population ecology*, *58*(2), 285-292.
- Silvertown, J., Franco, M., & Menges, E. (1996). Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. Conservation Biology, 10(2), 591-597.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., & Mendoza, A. (1993). Comparative plant demography--relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. Journal of Ecology, 465-476.
- Soule, M. E. (1986). Conservation biology: the science of scarcity and diversity. *Sinauer, Sunderland, MA*. 584 pp.
- Sork, V. L. (1984). Examination of seed dispersal and survival in red oak, Quercus rubra (Fagaceae), using metal-tagged acorns. Ecology, 65(3), 1020-1022.
- Sork, V. L., Bramble, J., & Sexton, O. (1993). Ecology of mast-fruiting in three species of North American deciduous oaks. Ecology, 74(2), 528-541.
- Sunderland, T.C.H., Dransfield, J. (2002). Species profiles rattans (Palmae: Calamoideae). In: FAO-INBAR-SIDA (Eds.), Rattan: Current Research Issues and Prospects for

Conservation and Sustainable Development, Non-Wood Forest Product Bulletin No. 14, 17 pp.

- Stubben, C., & Milligan, B. G. (2007). Estimating and analyzing demographic models using the popbio package in R. *Journal of Statistical Software*, 22(11), 1-23.
- Swaine, M. D., Lieberman, D., & Putz, F. E. (1987). The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of tropical Ecology*, *3*(4), 359-366.
- Thompson, K., & Grime, J. P. (1979). Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. The Journal of Ecology, 893-921.
- Tlapa-Almonte, M. (2005). Dinámica poblacional de Quercus glaucoides en una localidad del valle de Vasequillo, Puebla(Doctoral dissertation, Tesis de Maestría no publicada. Universidad Nacional Autónoma de México, DF México).
- Tuljapurkar, S., & Caswell, H. (Eds.). (2012). Structured-population models in marine, terrestrial, and freshwater systems (Vol. 18). Springer Science & Business Media. Chapman and Hall, London, USA.
- Usher, M. B. (1976). Extensions to models, used in renewable resource management, which incorporate an arbitrary structure. *J. Environ. Manage.*, *4*, 123-140.
- Valencia, A. (2004). Diversidad del género Quercus (Fagaceae) en México. Boletín de la sociedad Botánica de México, (75).
- Valverde, T., Quijas, S., López-Villavicencio, M., & Castillo, S. (2004). Population dynamics of Mammillaria magnimamma Haworth.(Cactaceae) in a lava-field in central Mexico. *Plant Ecology*, *170*(2), 167-184.
- van Drunen, S. G., Schutten, K., Bowen, C., Boland, G. J., & Husband, B. C. (2017). Population dynamics and the influence of blight on American chestnut at its northern range limit: Lessons for conservation. *Forest Ecology and Management*, 400, 375-383.
- van Groenendael, J., de Kroon, H., & Caswell, H. (1988). Projection matrices in population biology. *Trends in ecology & evolution*, *3*(10), 264-269.

- Villarroel del Pino, L. (2015). *Métodos bioestadísticos*. Ediciones UC. Santiago, Chile. 344 pp.
- Wenzell, K. & Kenny, L. 2015. Quercus castanea. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T194073A2296266. http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T194073A2296266.en. Downloaded on 03 October 2017.
- Zavala Chávez, Fernando (1998). Observaciones sobre la distribución de encinos en México. Polibotánica, (8), 47-64.
- Zhang, L., Brockelman, W. Y., & Allen, M. A. (2008). Matrix analysis to evaluate sustainability: The tropical tree Aquilaria crassna, a heavily poached source of agarwood. *Biological conservation*, *141*(6), 1676-1686.
- Zuidema, P. A., & Werger, M. J. A. (2000). Impact of artificial defoliation on ramet and genet demography in a neotropical understorey palm. Demography of exploited tree species in the Bolivian Amazon. Programa Manejo de Bosques de la Amazonia Boliviana and Universiteit Utrecht, Bolivia and the Netherlands, 109-131.

DISCUSION GENERAL

Son pocos los trabajos que analizan la dimensión fractal de organismos. La mayoría de estos analizan un solo momento (Rice et al., 2001, Zeide, 1998) o lo hacen a través de períodos cortos de tiempo y bajo condiciones controladas (Sánchez-Segura, 2007). El presente trabajo se calculó la dimensión fractal de dos especies de encinos en condiciones naturales. Logramos generar un protocolo de análisis de imágenes digitales (Lira, 2002) económico y repetible para este fin. Sin embargo, debemos recalcar varias consideraciones. Durante la fase de captura de imágenes in situ, la instalación de las señalizaciones y la primera toma de fotografías tuvo un esfuerzo de muestreo de casi un individuo por hora, ya que no sólo se eligió la rama, sino que se montó un hilo con plomada para determinar el mejor lugar para la toma de la fotografía. En el sitio elegido se colocó una señalización que perduró sin movimiento durante todo el período de muestreo. Una vez establecido el sitio, la toma de la altura y el ángulo de la cámara fueron determinantes para poder tomar las fotografías siguientes sin tener gran variación. La toma de fotografías para los siguientes muestreos fue mucho más rápida. El procesamiento de las fotografías tuvo una parte automatizada y otra no. La parte automatizada fue la conversión de la imagen RGB a B/N. La parte no automatizada consistió en la limpieza de las imágenes, debido a que se manejan una gran cantidad de imágenes al mismo tiempo recomendamos que se utilice un equipo con un sistema operativo y memoria RAM potente. En esta fase se limpiaron sin automatizar alrededor de seis mil fotografías pero sólo se eligieron 4400, esta fase se llevó a cabo en alrededor de 5 meses. El análisis de las imágenes compuestas se automatizó, sin embargo, el cálculo de la D para una matriz de 1920 × 1080 también requiere un potente sistema operativo. Dicho cálculo, es una computadora con sistema operativo Intel Icore i3 y memoria RAM de 4gb, demoraba alrededor de 8 minutos por imagen.

El manejo de toda esta información difícilmente habría sido posible sin ayuda de secciones automatizadas. A diferencia de Sánchez-Segura (2007) que analizó cada imagen el programa J y realizó los cálculos de la D sólo con Microsoft Excel.

Es importante destacar que las poblaciones de encinos estudiadas están conformadas, principalmente, por individuos adultos, por lo que tenemos una representación nula de las arquitecturas de los encinos juveniles. A pesar de esto, tuvimos resultados interesantes que nos indican una fuerte relación de la D^{-1} con la cobertura y temperatura. La relación con la temperatura llama la atención porque es una relación muy fuerte a pesar de que son datos obtenidos de la estación meteorológica más cercana que se encuentra a 38 km de distancia del sitio de estudio.

En futuros trabajos se podrían considerar más variables que pudieran ayudarnos a describir mejor la arquitectura, por ejemplo, podría incluirse el índice de área foliar (Foroutan-pour et al., 2000, Jonckheere et al., 2006), la penetración de luz (Foroutan-pour et al., 2000), la orientación de la rama y número de hojas. Dada la relación fuerte de la D^{-1} con la fenofase vegetativa también podrían incluirse variables como la humedad del suelo (Bullock & Solis-Magallanes, 1990) y la actividad fotosintética o el intercambio de gases (Rice et. al., 2001). Es probable que a largo plazo la *D*, genere oscilaciones entre mayor y menor complejidad que se asemejen a los cambios en la cobertura.

La pendiente, producto de la interacción D^{-1} -cobertura, tiene una fuerte relación con el tamaño de los individuos. Este valor de pendiente podría ser utilizado como un cofactor del crecimiento en un modelo poblacional con IPM, ya que está relación podría estar representado las ganancias de carbono. Pero sería necesario establecer una relación clara de la pendiente con la ganancia de carbono, así como tener bien representadas todas las etapas del ciclo de vida y aumentar el tamaño de la población, ya que nuestras poblaciones tienen tamaños muy pequeños.

En este sentido, no pudimos establecer una relación directa y confiable entre el tamaño de los individuos y la D^{-1} y, por ende, usar a la complejidad como un factor que afecte el crecimiento poblacional. Aunque potencialmente puede afectarlo, porque un cambio en la arquitectura y la complejidad de la copa, por efecto de un factor externo -por ejemplo, una plaga forestal- afectaría la asimilación de nutrientes y el crecimiento de los individuos afectando la tasa poblacional. Los resultados demográficos obtenidos indican que la λ de *Quercus castanea* es mayor que la de *Q. obtusata* durante este periodo de estudio. Cuando se utiliza el modelo de Lefkovitch las tasas de crecimiento de ambas especies tienden al decremento, mientras que, con los modelos integrales de proyección la tasa está cercana a la unidad. Esta fluctuación en los valores de la tasa de crecimiento se obtuvo porque son poblaciones muy pequeñas y la simulación en los procesos de mortalidad y fecundidad fueron mucho más contundentes. Sin embargo, por sí solo, el tamaño poblacional bajo indica que las poblaciones son más propensas a la extinción local, ya que la perdida real de un solo individuo podría tener fuertes consecuencias demográficas (sobre todo en la fecundidad y reclutamiento) y potencialmente genéticas (Alfonso-Corrado et al., 2007), para la población.

La producción de semillas y el reclutamiento es bajísimo, y según se ha reportado para los encinos, es esporádico (Pulido, 2002). Los encinos presentan la estrategia Repeated Seedling Recruitment (RSR, Larsen & Johnson 1998, Alfonso-Corrado et al., 2007), que consiste en reclutamiento esporádicos que pueden tardar decenas de años, y este proceso se ve afectado por factores como la polinización, semillas recalcitrantes, herbivoría, competencia, entre otros (Hulme, 1998, Schupp, 1995, Sork, 1984).

Una parte positiva es que las poblaciones se localizan en un Área Voluntaria a la Conservación, en las cuales impulsan la conservación de los ecosistemas (CONANP, 2017). Dados los bajos tamaños poblaciones recomendamos, como estrategia de conservación, el aumento de individuos de encinos, colectado las semillas y siguiendo protocolos para una germinación y establecimiento de plántulas en viveros para posteriormente, cuando las plántulas tengan un tamaño suficiente, reforestar. No recomendamos hacer manejo silvícola, hasta que se aumente el tamaño poblacional.

CONCLUSIONES GENERALES

Se generó una metodología para el cálculo de la dimensión fractal (*D*) utilizando fotografías digitales para *Quercus castanea* y *Q. obtusata*.

Los cambios en la cobertura y la dimensión fractal recíproca (D^{-1}) fueron distintas entre temporadas, pero no fueron significativamente distintas entre las especies de estudio. La cobertura y la temperatura tuvieron una fuerte relación con la dimensión fractal⁻¹.

La D^{-1} y la cobertura describen la complejidad de las copas en la fenofase vegetativa. La D^{-1} fue menor en la temporada de secas y mayor en temporadas más húmedas. La menor cobertura se presentó en la temporada con la temperatura promedio más alta (verano) y el renuevo de hojas se registró en el final del verano e inicio del otoño.

No se pudo establecer claramente una relación entre la dimensión fractal⁻¹ y el crecimiento individual y poblacional.

Las poblaciones tienen tamaños muy bajos. La fecundidad fue casi nula, al igual que el reclutamiento. No hubo mortalidad, pero se modeló un individuo muerto para cada población. Ambas poblaciones están conformadas principalmente por árboles adultos.

Las poblaciones de encinos tuvieron tasas de crecimiento menor a la unidad usando los modelos matriciales de Lefkovitch (LMM) y cercano a la unidad utilizando los modelos integrales de proyección (IPM). Sin embargo, con ambas técnicas la λ de *Quercus castanea* es mayor que la de *Quercus obtusata*. Ninguna población alcanzó la estructura estable de tamaños. El valor reproductivo indica un proceso de senescencia. El proceso demográfico que más impacta al valor de λ es la permanencia.

LITERATURA CITADA

- Alfonso-Corrado, C., Clark-Tapia, R., & Mendoza, A. (2007). Demography and management of two clonal oaks: Quercus eduardii and Q. potosina (Fagaceae) in central México. Forest Ecology and Management, 251(3), 129-141.
- Bullock, S. H., & Solis-Magallanes, J. A. (1990). Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. Biotropica, 22-35.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas CONANP (2017). Áreas Destinadas Voluntariamente a la Conservación. Disponible en: < https://www.gob.mx/conanp/acciones-y-programas/areas-destinadasvoluntariamente-a-la-conservacion> Consultado el 20 de noviembre de 2018.
- Foroutan-pour, K., Dutilleul, P., & Smith, D. L. (2000). Effects of plant population density and intercropping with soybean on the fractal dimension of corn plant skeletal images. Journal of agronomy and crop science, 184(2), 89-100.
- Hulme, P. E. (1998). Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 1(1), 32-46.
- Jonckheere, I., Nackaerts, K., Muys, B., van Aardt, J., & Coppin, P. (2006). A fractal dimension-based modelling approach for studying the effect of leaf distribution on LAI retrieval in forest canopies. ecological modelling, 197(1), 179-195.
- Larsen, D. R., & Johnson, P. S. (1998). Linking the ecology of natural oak regeneration to silviculture. Forest Ecology and Management, 106(1), 1-7.
- Lira Chávez, J. (2002). Introducción al tratamiento digital de imágenes (No. 04; TA1632, L5.).
- Rice, S. K., Collins, D., & Anderson, A. M. (2001). Functional significance of variation in bryophyte canopy structure. American Journal of Botany, 88(9), 1568-1576.
- Sánchez-Segura, L. (2007). Descripción de la dinámica no lineal del crecimiento de Beta vulgaris L. cultivadas in vitro, mediante análisis digital de imágenes y de la dimensión fractal. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Schupp, E. W. (1995). Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. American Journal of Botany, 82(3), 399-409.
- Sork, V. L. (1984). Examination of seed dispersal and survival in red oak, Quercus rubra (Fagaceae), using metal-tagged acorns. Ecology, 65(3), 1020-1022.
- Pulido, F. J. (2002). Biología reproductiva y conservación: el caso de la regeneración de bosques templados y subtropicales de robles (Quercus spp.). Revista chilena de historia natural, 75(1), 5-15.
- Zeide, B. (1998). Fractal analysis of foliage distribution in loblolly pine crowns. Canadian journal of forest research, 28(1), 106-114.

APÉNDICE

Gráficos del modelo integral de proyección (IPM) para las dos especies de encinos.

Quercus castanea

Gráficos de exploración de los datos:



Gráfica del modelos de supervivencia elegido. El modelo elegido fue el lineal (surv~surv) con un AIC=4.



Gráfica del modelos de crecimiento elegido. El modelo elegido fue el lineal (surv~surv) con un AIC= -14.2.





Gráficos de los diágnosticos del modelo integral de proyección

Quercus obtusata

Gráficos de exploración de los datos:



Gráfica del modelos de supervivencia elegido. El modelo elegido fue el lineal (surv~surv) con un AIC=4.



Gráfica del modelos de crecimiento elegido. El modelo elegido fue el lineal (surv~surv) con un AIC= -7.6.



148



Gráficos de los diágnosticos del modelo integral de proyección