

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

DINAMICA POBLACIONAL DE *QUERCUS*
GLAUCOIDES EN UNA LOCALIDAD DEL VALLE DE
Valsequillo, Puebla.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

PRESENTA:

MARGARITA TLAPA ALMONTE

DIRECTOR DE TESIS: DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA

MÉXICO, D.F.

MAYO, 2005

m343968



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.



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 15 de noviembre del 2004, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) **Tlapa Almonte Margarita** con número de cuenta **99810078** y número de expediente **3991153**, con la tesis titulada: "**Dinámica Poblacional de Quercus glaucooides en una Localidad del Valle de Valsequillo, Puebla**", bajo la dirección del(a) **Dra. Ana María Mendoza Ochoa**.

Presidente:	Dra. Alma Delfina Lucia Orozco Segovia
Vocal:	Dr. Arturo Flores Martínez
Secretario:	Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa
Suplente:	Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez
Suplente:	Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 31 de marzo del 2005

Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS.....	<i>ii</i>
RESUMEN.....	<i>iii</i>
CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. Importancia de los encinos y su estudio demográfico.....	1
1.2. Importancia de la demografía y de los modelos matriciales.....	4
1.3. Objetivos.....	7
CAPÍTULO II. MATERIALES Y METODO.....	8
2.1. Descripción del área de estudio.....	8
2.2. Descripción de la especie.....	9
2.3. Trabajo de campo.....	11
2.4. Análisis de datos.....	19
CAPÍTULO III. RESULTADOS	
3.1. Estructura cuantitativa.....	31
3.2. Germinación de semillas y establecimiento de plántulas.....	33
3.3. Análisis matricial.....	37
3.4. Análisis de elasticidad.....	43
3.5. Disturbio crónico.....	47
CAPÍTULO IV. DISCUSIÓN.....	51
REFERENCIAS.....	60

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México por darme la oportunidad de seguir superándome profesionalmente.

A mi papá el Sr. Roberto Tlapa de una manera muy especial por la gran ayuda brindada para realizar el trabajo de campo.

A mi mamá Micaela Almonte y a mis hermanos Carmen, Remedios y Roberto Gabriel por nuestra unidad y cariño.

A la Dra. Ana Elena Mendoza, gracias por su apoyo incondicional y amistad para poder llevar a cabo este trabajo.

A los Drs. Arturo Flores Martínez, Consuelo Bonfil, Alma Orozco, Ma. del Carmen Mandujano, gracias por su apoyo y sus valiosos comentarios y sugerencias que enriquecieron enormemente este trabajo y a mi persona, agradezco su paciencia y compromiso.

A Cecilia Alfonso gracias por el apoyo brindado.

A los habitantes del Valle de Valsequillo, Puebla gracias por su valiosa información.

SUMMARY

The oaks are of the more important forest species in the north hemisphere, so much for their abundance, like for their utility like forest species. In spite of Mexico it is a center of diversity of the genus *Quercus* many species they are used in an inadequate way and most is intensely utilized. In order to estimating the form in that the disturbance affects the populations of *Q. glaucooides* was estimated the population rate of growth of two populations settled down in places with different disturbance grade in Valsequillo, Puebla. In each place permanent parcels settled down and they were carried out demographic censuses in the periods 1999-2000 and 2000-2001. By means of a model of matrix projection of Lefkovitch they were considered the finite rates of population growth; were they also carried out analysis of elasticity: The population rates of growth (λ) were they of 1.122 and 1.136 in the place 1 (relatively less unsound) in 1999-2000 and in 2000-2001 respectively; while in the place 2 (relatively more unsound) were these values respectively of 1.029 and 1.088. The values do they differ significantly of one among places and among years, what indicates that lower the present conditions the population is growing. The permanency or stasis was the demographic parameter that more contribute to the population rate of growth, while the fecundity had the smallest contribution. The results indicate that of continuing with the handling practices and use that are carried out at the moment in the analyzed populations they put in danger the permanency of the same ones, due to the chronic disturbance that goes degrading and breaking into fragments the populations gradually.

RESUMEN

Los encinos son uno de los géneros de especies forestales más importantes en el hemisferio norte, tanto por su abundancia, como por su utilidad como especies forestales. A pesar de México es un centro de diversidad del género *Quercus* muchas especies se utilizan de manera inadecuada y la mayoría son intensamente aprovechadas. Con el objeto de estimar la forma en que el disturbio afecta a las poblaciones de *Q. glaucooides* se estimó la tasa de crecimiento poblacional de dos poblaciones establecidas en sitios con diferente grado de disturbio en Valsequillo, Puebla. En cada sitio se establecieron parcelas permanentes y se realizaron censos demográficos en los periodos 1999-2000 y 2000-2001. Por medio de un modelo de proyección matricial de Lefkovitch se estimaron las tasas finitas de crecimiento poblacional; se realizaron además análisis de elasticidad: Las tasas de crecimiento poblacional (λ) fueron de 1.122 y 1.136 en el sitio 1 (relativamente menos perturbado) en 1999-2000 y en 2000-2001 respectivamente; mientras que en el sitio 2 (relativamente más perturbado) estos valores fueron de 1.029 y 1.088 respectivamente. Los valores de λ difieren significativamente de uno entre sitios y entre años, lo que indica que bajo las condiciones presentes la población se encuentra creciendo. La permanencia o estasis fue el parámetro que más contribuyó a la tasa de crecimiento poblacional, mientras que la fecundidad tuvo la menor contribución. Los resultados indican que de continuar con las prácticas de

manejo y aprovechamiento que se realizan actualmente en las poblaciones analizadas ponen en peligro la permanencia de las mismas, debido al disturbio crónico que va degradando y fragmentando paulatinamente a las poblaciones.

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN

1.1 Importancia de los encinos y su estudio demográfico

El género ***Quercus*** es uno de los géneros más importantes de árboles en el hemisferio norte. Está ampliamente distribuido en América, desde el sur de Canadá hasta las montañas de Colombia. El centro de mayor diversidad de este género en el Continente Americano, es México, en el cual se han reportado 161 especies de encinos distribuidas en todo el país (Valencia, 2004). Se conocen encinares en todos los estados de la República, excepto en Yucatán y Quintana Roo y se encuentran desde el nivel del mar hasta los 3100 m. s.n.m., aunque la mayoría se encuentra en altitudes entre 1200 y 2800 m. El centro y sur de México son las regiones que presentan la mayor concentración de estas especies y el elemento dominante de la vegetación templada de la Sierra Madre Oriental, aunque también son muy comunes en la Occidental, en el Eje Volcánico Transversal, en la Sierra Madre del Sur, en las sierras del norte de Oaxaca, así como en los macisos montañosos de Chiapas y del altiplano mexicano (Rzedowski, 1987; Nixon, 1993).

Los encinos se encuentran ya sea formando comunidades puras o asociadas con coníferas y otras latifoliadas de los bosques templados. Sin embargo, también penetran en regiones de clima cálido, húmedo e incluso semiárido, presentándose en varios tipos de vegetación como bosque

mesófilo de montaña, matorral xerófilo, bosque tropical perennifolio, bosque tropical caducifolio, bosque tropical subcaducifolio, matorral subtropical, vegetación sabanoide, pastizal y palmar (Miranda, 1963; Rzedowski, 1978; González, 1993). En dichas comunidades los encinos exhiben una enorme variedad de formas de desarrollo, desde los arbustos rizomatosos que se encuentran en las vertientes áridas y las altas montañas, hasta los árboles con raíces contrafuertes en tierras bajas de bosques húmedos; e incluso, no es raro que una misma especie pueda presentar dos formas de crecimiento (Nixon, 1993).

Los encinos son especies vegetales de gran importancia, tanto por su abundancia como por su utilidad como especies forestales (Martínez, 1951). En algunos países son un género de alto valor económico, pues su uso incluye madera de alta calidad; proveen alimento para el hombre y animales; y numerosos productos como tintes, taninos y corcho; se utilizan como árboles ornamentales de sombra y proveen hábitats para muchos animales (Nixon, 1993; Smith, 1993). En México, los encinos se consideran como el grupo forestal más importante después de las coníferas y, sin embargo, tradicionalmente son utilizados en forma reducida e inadecuada; en general, son intensamente aprovechados a una escala local, para la obtención de leña y carbón, y por cambios en el uso del suelo, fundamentalmente para la agricultura, la introducción de ganado, actividades que han generado diferentes grados de perturbación que afectan considerablemente las áreas

de distribución y la dinámica poblacional de diversas especies de encinos (Rzedowski, 1978, Peña y Bonfil, 1993). Los efectos de estas actividades sobre los encinos son variados y, en sus casos más extremos, contribuyen a disminuir marcadamente las poblaciones del bosque, provocando incluso una severa erosión de sus terrenos (Quaterman, 1962; Collier, 1976; Pears, 1977, Rzedowski 1978; Veblen, 1978). De esta manera pareciera que evitar el deterioro de los bosques de encino es casi imposible (Rzedowski, 1978).

Por otra parte los encinos presentan una gran diversidad morfológica y como cualquier otra planta dependen de un conjunto de condiciones como el clima, la luz, el suelo, interacción con plantas y animales, patógenos y parásitos, etc. (Wilson, 1971; Silvertown, 1993). Estos factores ejercen un efecto individual, bien de manera independiente, o bien interactuando con los demás (Goldsmith y Harrison, 1976). La falta de estudios sobre biología, taxonomía, ecología, manejo y conservación de los encinos del país, son muy escasos, lo que puede deberse en parte, a la gran variedad de especies que hay y al reducido interés de que son objeto a nivel forestal (Rzedowski, 1978; Zavala, 1995).

Ante este panorama, resulta muy necesario realizar investigaciones que permitan obtener conocimientos básicos acerca de la ecología de poblaciones de encinos en el país, especialmente de las especies amenazadas o en peligro de extinción y aquellas con una distribución

geográfica restringida. Con ello se pretende proporcionar información útil que permita alcanzar una explotación sustentable mediante el diseño de estrategias apropiadas de manejo forestal, aprovechamiento y conservación del recurso para garantizar, a largo plazo, la persistencia del mismo. De lo contrario, y ante los problemas actuales, se incrementarán las consecuencias de la deforestación y la pérdida de la biodiversidad, en especial de poblaciones de encinares.

Afortunadamente, en los últimos años ha crecido el interés en realizar proyectos de investigación que aportan y enriquecen el conocimiento sobre los encinos. Entre éstos podemos mencionar los estudios taxonómicos que se llevan a cabo en la Facultad de Ciencias de la U.N.A.M.; los proyectos que se llevan a cabo en la B.U.A.P., en el estado de Puebla, entre los que destacan: "Reintroducción de especies" y "Diversidad, distribución, hábitat y conservación de los encinos mexicanos"; el proyecto "Establecimiento de encinos para la recuperación de suelos forestales", que se lleva a cabo en la Universidad de Tamaulipas; un proyecto de "Restauración Ecológica del Ajusco" que incluyó el "Análisis demográfico de una población de *Quercus rugosa* en el centro de México (Bonfil, 1998) y el proyecto de "Ecología, manejo y conservación de *Quercus potosina* y *Quercus eduardii* en Sierra Fría, Aguascalientes" (Alfonso, 2004), que son los primeros estudios realizados en México que abordan a la demografía de encinos.

1.2 Importancia de la demografía y los modelos matriciales

La demografía, es una herramienta esencial que provee información ecológica útil, cuyos propósitos principales son identificar y entender los factores que determinan la dinámica de la población, y cómo los factores ambientales actúan sobre la fecundidad, el crecimiento y la supervivencia de los individuos en las diferentes etapas del ciclo de vida y el efecto que tienen éstos sobre la tasa de crecimiento poblacional (Silvertown et al., 1993). Los modelos matriciales de proyección poblacional tienen una estructura relativamente simple y son fáciles de desarrollar, su análisis e interpretación permiten estimar: i) la tasa finita de crecimiento poblacional, que es el eigenvalor dominante de la matriz de transiciones; la cual representa las probabilidades de sobrevivir, crecer y la fecundidad de individuos en una población estructurada ii) dos eigenvectores, el derecho y el izquierdo que son la estructura estable de tamaños o por edades y el valor reproductivo, respectivamente, iii) la sensibilidad de la tasa de crecimiento a los cambios absolutos (análisis de sensibilidad) o relativos (análisis de elasticidad) en los parámetros de historia de vida (Caswell, 1989; Horvitz et al., 1997).

Los dos modelos matriciales más usados son: el modelo de Leslie para poblaciones estructuradas por edades (Leslie 1945, 1948) y el modelo de Lefkovitch (Lefkovitch 1965, 1967) para poblaciones estructuradas por tamaños sólo para aquellas especies en que la edad no es buen "predictor"

de los atributos demográficos o que sea muy difícil saber la edad, considerado el más apropiado y adaptado a organismos para el estudio de organismos que tienen ciclos de vida complejos, característicos de muchas poblaciones de plantas. Ambos modelos suponen que las tasas vitales no cambian, y que la población crece a una tasa constante, una vez que alcanza la distribución por edades u otras formas de clasificación. Este modelo determinístico, que es el más usado, no considera las variaciones ambientales temporales y espaciales; por lo tanto, pasan por alto el hecho de que las tasas vitales pueden cambiar, aunque hay modelos que sí lo incluyen (Caswell, 2001).

Los análisis matriciales y de elasticidad son ampliamente usados en los análisis demográficos porque proporcionan información muy poderosa y útil el estudio de la dinámica de poblaciones y porque permiten explorar, analizar y entender con detalle las consecuencias demográficas del ciclo de vida de una gran variedad de poblaciones naturales de animales o plantas (Piñero et al., 1984; Groenendael, 1988; Caswell 1989). Los modelos matriciales proporcionan un excelente marco conceptual sobre el cual se puede entender la dinámica poblacional de un organismo para desarrollar y diseñar planes adecuados de manejo y conservación de especies amenazadas o en peligro (Caswell, 1989; Boyce, 1992; Beissinger y Westphal, 1998; Fiedler y Kareiva, 1998). En el caso de los encinos,

resultan necesarios dado el conocimiento más bien limitado en lo que se refiere a la demografía de diferentes especies y/o poblaciones.

1.3 Objetivos

Quercus glaucoides es una especie dominante en el Valle de Valsequillo, Puebla tiene un rango de distribución amplio, pero su abundancia ha venido disminuyendo en forma paulatina, principalmente por el desplazamiento de las zonas boscosas que ejerce el desarrollo urbano, por el manejo inadecuado que de esta especie se hace a nivel local, específicamente por los efectos que ejercen el pisoteo y ramoneo del ganado, así como la extracción de tierra de hoja. Considerando lo anterior, el presente trabajo de investigación tiene como objetivo principal aportar información detallada en lo referente a la demografía de esta especie.

Los objetivos particulares son:

- Evaluar el comportamiento demográfico de dos poblaciones de *Q. glaucoides* de Valsequillo, Puebla mediante el empleo de modelos poblacionales matriciales.
- Evaluar el posible impacto de algunas prácticas de aprovechamiento local, sobre la tasa de crecimiento poblacional. Generar información que permita desarrollar planes de manejo y estrategias de

conservación a largo plazo para el aprovechamiento y persistencia de esta especie.

CAPÍTULO II. MATERIALES Y METODOS

2.1 Descripción del área del estudio

El área de estudio se encuentra ubicada en la localidad denominada Santo Tomás Chautla, en el Valle de Valsequillo, al sureste del municipio de Puebla (Fig. 1). Entre las coordenadas $98^{\circ}09'12''$ N y $18^{\circ}57'48''$ O y tiene una altitud de 2,150 m s.n.m. (INEGI, 1987a), se caracteriza por su topografía accidentada, con rocas de origen volcánico, principalmente de tipo

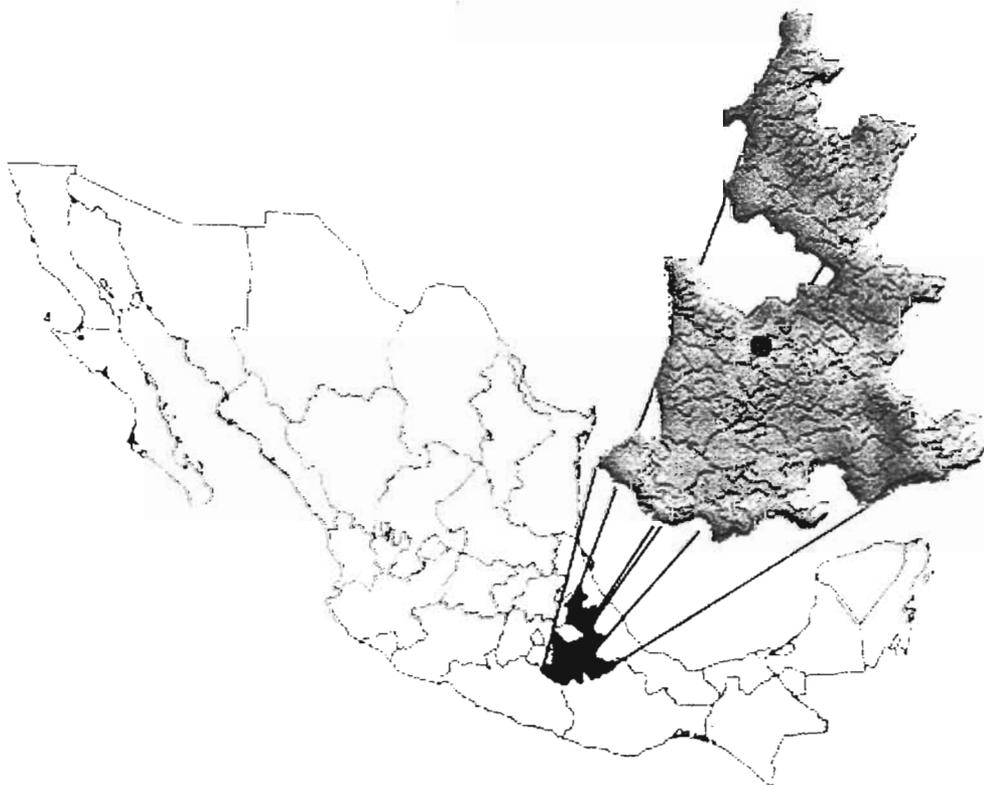


Fig. 1 localización de la zona de estudio

sedimentario. El clima es semicálido subhúmedo con lluvias en verano. Los suelos son de tipo rendzina y el tipo de vegetación predominante es bosque de encino; en la vegetación arbórea se encuentran especies como *Quercus magnolifolia*, *Quercus acutifolia*, *Q. mexicana* y *Eysenhardtia polystachya*; también se encuentra matorral xerófilo, en el que se distinguen como géneros dominantes *Opuntia* spp, *Acacia* spp y *Agave* sp., entre otros (INEGI, 1987b).

2.2 Descripción de la especie

Quercus glaucoides Mart. et Gal. es un encino blanco (*Leucobalanus*) que se distribuye en el área que comprende las montañas del centro y sur de México y se estima que ocurre en 17 de los 30 estados de la República Mexicana (Nixon, 1993; González-Rivera, 1993), con una distribución más amplia en los estados de Puebla, Oaxaca y Guerrero. Al parecer, *Quercus glaucoides* es una especie característica de las zonas de transición hacia el bosque tropical caducifolio, donde forma comunidades bajas (Vázquez, 1992; Valencia, 1992) y se encuentra asociado con otros encinos como *Q. acutifolia*, *Q. laeta*, *Q. conspersa*, *Q. magnolifolia* y *Q. resinosa*, o con *Bursera* sp., *Opuntia* sp., *Acacia* sp., *Rhus* sp., *Brahea dulcis*., *Ipomoea arborea*, y, otros elementos de las familias Bignoniaceae, Gramineae, Umbelliferae y Rubiaceae, principalmente. También se le encuentra en el sotobosque de bosques de coníferas y encinos y con frecuencia, formando

parte de bosques de pino y pastizales secundarios (Valencia, 1992). *Quercus glaucoides* habita en bosques de encino entre los 930 y 2500 m.s.n.m., en bosques de pino-encino se desarrolla a altitudes entre los 500 y 1900 m.s.n.m., en sitios generalmente cálidos y secos, ocasionalmente húmedos y expuestos; sobre suelos calizos, pedregosos con roca basáltica, arcillosos, la mayoría de las veces con poco humus (Vázquez, 1992; Valencia, 1992).

Los adultos son árboles deciduos de tamaño pequeño a medio, es decir de 3 a 4 m aunque llegan a medir hasta 15 m de altura, con un tronco de 15 a 60 cm. de perímetro a la altura del pecho; florece de marzo a mayo; presenta frutos anuales, solitarios o en grupos de 2-4, cúpulas hemisféricas; bellotas elipsoides a ovoides; los frutos maduran de julio a noviembre, altamente tolerante al calor, sequía, suelos alcalinos y pestes (Valencia, 1989, Vázquez, 1992). En el Valle de Valsequillo esta especie de encino se puede distinguir fácilmente porque su copa presenta un follaje azul-verdoso, por su tamaño pequeño y por la forma curva de sus tallos que lo diferencian del resto de las especies que habitan en el mismo Valle.

2.3 Trabajo de campo

2.3.1 Establecimiento de los sitios de trabajo

A principios de 1999 se seleccionaron dos poblaciones que presentaban diferente grado de perturbación. Si bien la zona de estudio presenta signos evidentes de perturbación constante, el grado de perturbación difiere de una población a otra. El criterio que se tomó para diferenciar el grado de perturbación se basó principalmente en las actividades antropocéntricas que se hace del recurso. La primera población seleccionada se denominó (sitio 1), es un sitio relativamente poco perturbado, expuesto a la tala de árboles para la apertura de caminos, a la explotación de tierra de hoja y a la introducción de ganado caprino, ovino y bovino. En la segunda población, denominada (sitio 2), las perturbaciones son más evidentes: se han talado los árboles para la apertura de áreas dedicadas a la construcción de viviendas y, también ha sido utilizado para la explotación de tierra de hoja e introducción de ganado pero de una manera más controlada por los propietarios del sitio.

Para facilitar el trabajo de campo y elaborar mapas que permitieran localizar con facilidad a cada individuo de *Q. glaucooides* en censos subsecuentes, se establecieron parcelas permanentes en ambos sitios. El tamaño de las parcelas se seleccionó con base en las recomendaciones de

Bower & Zar (1977), de forma rectangular, con una proporción de 2:1, con dimensiones de (36 m x 18 m.) Sin embargo, para tener una muestra representativa de la población, se fueron anexando subparcelas de 640 m² (36 x 18 m) cada una, hasta obtener una parcela permanente de observación de 6480 m² constituida por 10 subparcelas en el sitio 2 y una parcela permanente de 5184 m² con 8 subparcelas en el sitio 1.

2.3.2 Censos demográficos

El primer censo demográfico se realizó en febrero de 1999; todos los individuos de *Quercus glaucooides* que se encontraron dentro de cada una de las parcelas permanentes fueron etiquetados y numerados con un número progresivo, con el propósito de identificar a cada uno. Se utilizaron etiquetas plásticas, las cuales se ataron con un hilo de nylon alrededor de cada tallo. En las plántulas se colocó la etiqueta justo encima del nivel del suelo, en los individuos juveniles 10 cm. por debajo del meristemo apical, y en los individuos adultos a una altura de 1.3 m sobre del nivel del suelo. La posición exacta de la etiqueta sirvió para marcar el punto de referencia desde el cual se mediría a los individuos en censos posteriores. Adicionalmente, se puso una marca de pintura alrededor del tronco para facilitar la medición del diámetro del tronco exactamente en la misma posición en los censos subsecuentes. Para estimar el crecimiento en área basal, se midió el diámetro basal (Dap) de todos los individuos adultos que se encontraban en

cada parcela y en los individuos pequeños se midió la altura. Se llevaron a cabo dos censos posteriores, en febrero de 2000 y 2001. En cada censo se siguió el destino de cada individuo marcado al inicio del estudio, registrando e incorporando a los nuevos reclutas con su correspondiente número y registrando a los individuos muertos.

En febrero del 2003 se realizó un nuevo censo en ambos sitios registrando nuevamente el incremento en altura y área basal, pero se midió también el área basal de todos los individuos pequeños con un vernier y altura total de cada individuo adulto estimada con un clinómetro, con el cual se efectuaron dos lecturas, una dirigida a la punta del árbol y la otra a la base del mismo para, de esta manera, calcular la altura total. Cabe señalar que este censo se efectuó con el propósito de obtener estas variables, que no se habían obtenido al inicio del estudio y que fueron necesarias para clasificar a los individuos con base en la misma.

2.3.3 Estructura cuantitativa

Con los datos obtenidos a partir del último censo se calcularon las siguientes variables:

Área basal: se cálculo como el área que ocupa la sección transversal del tallo a la altura del pecho (1.30) y se uso la formula del área de un círculo para calcularla. A partir de esta variable se cálculo la dominancia relativa o área

basal relativa (ABR) que es el área basal ocupada por cada especie dividida entre el área basal total de todas las categorías en un área dada en este caso en 100m².

$$\text{Área basal} = \pi(D^2/4)$$

$$\text{ABR} = \frac{\text{Área basal de una categoría}}{\Sigma \text{ del área basal de todas las categorías}} \times 100$$

Densidad. Es el número de individuos de una especie presentes en un área; la densidad absoluta se extrapola a una hectárea. Se cálculo también la densidad relativa (DR), expresada como el porcentaje de una especie en relación con la densidad total de individuos muestreados.

$$\text{Densidad relativa} = \frac{\text{Número de individuos de una categoría}}{\text{Número total de individuos en todas las categorías}} \times 100$$

2.3.4 Producción de bellotas

Durante la estación de fructificación (septiembre a noviembre) y antes de que las bellotas cayeran al suelo, se estimó el número de bellotas producido por cada individuo reproductivo. El método utilizado fue el visual (Koenig, 1994), el cual consistió en dividir en cuatro partes la copa de cada árbol, trazando líneas perpendiculares imaginarias y mediante la observación directa en una de las partes de la copa se cuantificaron las bellotas

producidas. El número obtenido se multiplicó por cuatro para obtener el número total de bellotas en la copa. Estos datos se utilizaron para calcular los valores de fecundidad, como se detalla posteriormente.

2.3.5 Germinación de semillas y establecimiento de plántulas

Se realizaron experimentos de germinación y establecimiento de plántulas para obtener estimaciones de las probabilidades de germinación, supervivencia y transición. Éstas se obtuvieron experimentalmente porque tanto semillas como las plántulas se podían seguir directamente para obtener los datos necesarios para las cuatro matrices de proyección.

Se realizaron pruebas de germinación tanto en condiciones de laboratorio como de campo. Se colectaron las semillas que se utilizarían en los experimentos el 15 de septiembre del 2000, directamente de individuos reproductivos de *Q. glaucoides* en poblaciones diferentes, con el propósito de no afectar el número de semillas producidas por las poblaciones bajo estudio, así como el reclutamiento de plántulas durante el periodo de estudio. Las semillas se transportaron a laboratorio para su almacenamiento, se depositaron en bolsas de papel y se dejaron en un cuarto oscuro, a una temperatura de 22°C. Cabe señalar que la radícula emerge rápidamente, incluso en muchas bellotas emerge mientras aún están en el árbol (observaciones personales).

El experimento de laboratorio se inició en la segunda quincena de septiembre del 2000. Cada 15 días se tomó un lote de 50 bellotas mantenidas en almacenamiento y se sembraron en charolas de germinación a los 0, 15, 30, 45 y 60 días (tiempo de almacenamiento) con sustrato proveniente del sitio donde fueron colectadas, las charolas se colocaron en un cuarto fresco e iluminado, proporcionándoles riego dos veces por semana. El tiempo máximo de almacenamiento (60 días) estuvo determinado por el hecho de que para esta fecha las semillas se encontraban secas. El registro de germinación se efectuó cada 30 días y fue realizado durante un año, de octubre de 2000 a octubre del 2001.

Para el experimento de campo se elaboraron recipientes con tela magitel y tul (Orozco-Segovia, comunicación personal), se llenaron con sustrato del sitio y en cada uno se sembraron 50 semillas a los 0, 15, 30, 45 y 60 días de almacenamiento. Los recipientes se cubrieron con la misma tela, se protegieron con tela de alambre plafón para quedar excluidas de los herbívoros y se colocaron sobre el suelo en un lugar que no pudiera ser observado fácilmente por los cuidadores de ganado y para evitar que fueran eliminados. Cada 15 días se introducía un recipiente en el campo con bellotas a los 0, 15, 30, 45 y 60 días (tiempo de almacenamiento) y después de permanecer 15 días en campo se transportaba al laboratorio con el objeto de registrar el número de semillas germinadas (se consideró germinada una semilla que media 3 mm de ridícula). El primer recipiente se colocó en el

campo en septiembre de 2000 y el último en noviembre del mismo año, debido a que, como mencionamos anteriormente, las semillas después de 60 días de almacenamiento están totalmente secas. Los resultados del porcentaje de germinación obtenido en laboratorio se usaron para estimar la probabilidad de germinación y se incorporaron como valores de fecundidad. Estos valores están dados como número de plántulas, porque asumimos que *Q. glaucoides* sólo forma un "banco de semillas transitorio" (Grime, 1979) debido a que la germinación ocurre inmediatamente después de su maduración. Por lo tanto, la categoría sernilla no se encuentra incluida en las matrices de proyección.

El establecimiento experimental de plántulas se realizó con el propósito de evaluar los efectos que tienen la herbivoría y las condiciones lumínicas sobre la supervivencia y el establecimiento de las mismas; para ello, se utilizaron y transportaron al campo en enero del 2001 las plántulas que emergieron del experimento laboratorio obtenidas entre septiembre y noviembre del 2000. Plántulas que tenían un tamaño promedio de 7.02cm \pm 1.47 de altura y un tiempo de crecimiento de tres meses.

La reintroducción sólo se realizó en el sitio 1 con el propósito de evitar en lo posible la destrucción y pérdida de las plántulas por los pobladores establecidos en el sitio 2.

El primer tratamiento consistió en excluir a las plántulas del ganado, mientras que en el segundo tratamiento se dejaron a las plántulas totalmente expuestas. La exclusión consistió en colocar una malla de alambre plafón sobre las plántulas, de manera que quedaran excluidas del contacto con el ganado o de cualquier otro herbívoro. Cada tratamiento fue colocado en una unidad experimental en este caso el sitio 1 conteniendo un total de 60 plántulas, sin replicas debido a la muy baja producción de semillas del año anterior al inicio del experimento, por lo que no se contó con un buen número de semillas que permitiera obtener una cantidad suficiente de plántulas que permitieran aplicar replicas.

Para evaluar el efecto que las tienen condiciones lumínicas sobre el establecimiento y supervivencia de las plántulas, se llevaron a cabo dos tratamientos que consistieron en: a) sembrar un lote de 30 plántulas bajo el dosel cerrado (bajo la copa de los árboles) y b) un lote de 30 plántulas en el claro de dosel (entre copas). Una vez sembradas las plántulas, se monitorearon quincenalmente durante un periodo de 12 meses (enero 2000 a enero 2001) con el objeto de registrar el destino de las mismas. Los resultados obtenidos se utilizaron para calcular las probabilidades de supervivencia y transición de las plántulas.

2.4 Análisis de datos

2.4.1 Germinación y establecimiento de plántulas

El análisis de los datos del experimento de germinación se efectuó mediante observaciones directas en laboratorio y en campo, debido a la falta de replicas. Se construyeron curvas de supervivencia con los datos absolutos obtenidos para analizar los dos experimentos del establecimiento de plántulas, porque no se realizaron replicas por la falta de plántulas para poder efectuarlas, se analizaron los datos de cada tratamiento por separado, se ajustaron las curvas de supervivencia y se uso un ANOVA múltiple por comparaciones para analizar el efecto de cada tratamiento en la supervivencia de las plántulas.

2.4.2 Clasificación de individuos en categorías de tamaño

En plantas de vida larga, con frecuencia la relación tamaño-edad es muy débil o no existe, debido a que las plantas varían notablemente de tamaño dependiendo de las circunstancias ambientales (Harper, 1977). Por ello, los individuos de *Quercus glaucoides* se clasificaron con base en el área basal estimada a partir de los datos de diámetro basal (Dap) en 7 categorías de tamaño y una categoría de plántulas (Cuadro 1).

Cuadro 1. Categorías de tamaño en las que fueron clasificados los individuos de *Quercus glaucooides*.

Categoría	Área basal (cm ²)	Etapas del ciclo de vida
0		Plántulas
1	0-1 cm ²	Infantiles
2	1.01-5 cm ²	Juveniles
3	5.01-50 cm ²	Adultos1
4	50.01-100 cm ²	Adultos2
5	100.01-200 cm ²	Adultos3
6	>200 cm ²	Adultos4

2.4.3 Fecundidad

La fecundidad se estimó como el número de plántulas producido por individuo adulto de cada categoría de tamaño en el intervalo de t a $t+1$. Para ello se calculó el número de bellotas producido por individuo reproductor de cada categoría de tamaño y se multiplicó por la probabilidad de germinación. De esta se obtuvieron los valores de fecundidad, que corresponden al primer renglón de la matriz de transición.

Las probabilidades de supervivencia y de transición se calcularon como el número promedio de plántulas vivas en los tratamientos entre el número total de plántulas introducidas al inicio de los cuatro tratamientos. Esta es una sobreestimación, ya que no incluyó la mortalidad de semillas en

el campo. El resultado se incorporó a las matrices de proyección como probabilidad de transición de plántula a la siguiente categoría (infantiles).

2.4.4 Descripción del modelo.

El modelo matricial de proyección lineal utilizado para este estudio es el modelo desarrollado por Lefkovitch, el cual clasifica a los individuos de una población en categorías de tamaño o estadios de desarrollo y ha sido muy utilizado en estudios de poblaciones de plantas (Lefkovitch, 1965, Werner y Caswell, 1977, Silvertown et al., 1993). El modelo básico es el siguiente:

$$n_{t+1} = An_t$$

donde n es un vector columna que representa la estructura de la población en un tiempo t , cuyos elementos son el número de individuos en cada categoría y A es una matriz de proyección o matriz de transición cuadrada, no negativa, cuyas entradas son iguales o mayores que cero (Caswell, 1989) y cuyos elementos están determinados por las probabilidades de supervivencia y de crecimiento y por la fecundidad de los individuos en las diferentes categorías de tamaño. Estos valores representan las probabilidades de transición entre categorías, excepto las fecundidades, ya que valores superiores a uno no pueden ser probabilidades, en este caso si son estrictamente las contribuciones, es decir, la contribución que hace un

individuo de la categoría en el tiempo t a cada una de las diferentes categorías, en el intervalo de tiempo $t+1$ (Caswell, 1989).

Este modelo comprende: (i) el crecimiento o progresión (C) que representa la contribución que un individuo de la categoría i hace a la categoría j , en el intervalo de tiempo t a $t+1$. Por lo tanto, es la proporción de individuos que sobreviven y transitan a categorías de tamaño más grandes. Estos elementos se ubican por debajo de la diagonal principal de la matriz.; (ii) la permanencia o estasis (P) que representa la proporción de individuos de la categoría que permanece y sobrevive en la misma categoría respaldo en el intervalo de tiempo t a $t+1$ y cuyos elementos se ubican en la diagonal principal; (iii) la retrogresión o disminución en tamaño (R) que representa la proporción de individuos que sobreviven en la categoría i y regresan a categorías de tamaño más pequeñas en el intervalo de tiempo t a $t+1$. Estos elementos se ubican por encima de la diagonal principal; (iv) la fecundidad (F) que representa el número promedio de plántulas producidas por un individuo promedio de cada categoría de tamaño, cuyos elementos se ubican en el primer renglón de la matriz, (excepto el primer elemento,) que podría ser la suma de la probabilidad de permanencia y si se reprodujera su fecundidad el cual corresponde a la diagonal principal (Gotelli, 1991; Silvertown et al., 1993).

El análisis algebraico de este modelo incluye tres propiedades bien conocidas: la matriz tiene eigenvalores propios, el dominante de éstos es equivalente a la tasa finita de crecimiento poblacional (λ); un eigenvector propio dominante derecho y un eigenvector propio dominante izquierdo, ambos asociados con λ , el primero corresponde a la estructura estable de tamaños (\mathbf{w}), y el segundo, a la distribución de valores reproductivos (\mathbf{v}). Estos estadísticos determinan las propiedades demográficas de la población en condiciones ambientales concretas. El valor de la tasa de crecimiento poblacional (λ) indica si la población está creciendo ($\lambda > 1$), disminuyendo ($\lambda < 1$), o permanece estable ($\lambda = 1$).

La estructura estable de tamaños (\mathbf{w}) es un vector que representa la proporción de individuos en las diferentes categorías de tamaño; cuando esta proporción se mantiene constante, la población crece si $\lambda > 1$ o decrece si $\lambda < 1$ o, incluso se mantiene constante si $\lambda = 1$. Por otro lado, \mathbf{v} es el vector que muestra el valor reproductivo de cada una de las categorías y es una medida de la contribución de descendientes de un individuo promedio de cada categoría (Caswell, 1989).

Los análisis de perturbación son importantes herramientas para analizar cambios en la dinámica poblacional, es decir, identificar las tasas vitales que más afectan a λ (Horvitz et al., 1997; Caswell 2000; Picó, 2000;

Mandujano et al., 2001). Existen dos medidas prospectivas que evalúan el efecto de perturbaciones a las entradas de la matriz: la sensibilidad, que predice el impacto de alteraciones hipotéticas en los parámetros de la matriz sobre la tasa de crecimiento poblacional, y la elasticidad que permite cuantificar la contribución proporcional de cada entrada de la matriz a la tasa de crecimiento poblacional (de Kroon 1986; de Kroon et al., 2000).

La sensibilidad (s_{ij}) de λ a cambios en los elementos de la matriz a_{ij} puede estimarse directamente desde esos eigenvectores, como sigue:

$$s_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\lambda a_{ij}} = \frac{v_i w_j}{vw}$$

donde v_i es el i -ésimo elemento en el eigenvector del valor reproductivo \mathbf{v} y w_j es el j -ésimo elemento en el eigenvector de la estructura estable de tamaños \mathbf{w} ; \mathbf{vw} es el producto de estos dos vectores, un escalar (Caswell, 2000). La sensibilidad s_{ij} cuantifica los cambios absolutos en λ que resultan de un cambio absoluto infinitesimal en las entradas de la matriz de transición a_{ij} .

La elasticidad e_{ij} cuantifica el cambio en la tasa de crecimiento poblacional que resulta de un cambio infinitesimal proporcional en las

entradas de la matriz transición a_{ij} (Caswell et al., 1989, de Kroon et al., 2000). La ecuación es la siguiente:

$$e_{ij} = \frac{a_{ij} \partial \lambda}{\lambda \delta a_{ij}} = \begin{pmatrix} a_{ij} \\ \lambda \end{pmatrix} (s_{ij})$$

Una característica importante de la matriz de elasticidades es que todas las entradas suman 1 (Silvertown, et al., 1993. Esta propiedad permite comparar la importancia relativa de los diferentes parámetros demográficos (estasis, crecimiento o progresión y reproducción) o de los diferentes estadios del ciclo de vida. Asimismo, permite que las elasticidades puedan ser comparadas entre poblaciones y entre especies (Caswell, 1989, de Kroon et al., 1986, Silvertown et al., 1993).

2.4. 5 Construcción de la Matriz

Antes de construir la matriz de transición se elaboró una tabla de frecuencias, tomando en cuenta el estado de cada planta al tiempo t y en el tiempo $t+1$. Como ejemplo, se presentan a continuación los datos del sitio 1 para el intervalo 1999-2000.

	t					
t+1	1	2	3	4	5	6
1	151	1	0	0	0	0
2	10	110	0	0	0	0
3	0	3	74	0	0	0
4	0	0	1	94	0	0
5	0	0	0	6	113	0
6	0	0	0	0	1	21
q _i	16	6	0	2	3	1
N _t	177	120	75	102	117	22

Los valores en negritas corresponden a la permanencia, los valores por debajo de éstas al crecimiento o progresión, los valores por encima de las mismas el retroceso, q_i es la mortalidad y N_t el número total de individuos por categoría de tamaño.

Tomando como base la tabla de frecuencias se construyeron las matrices de probabilidades de transición para cada sitio y año. Para cada categoría se calculó la proporción de individuos que compartieron la misma suerte respecto al total (N_t) de esa categoría. Las probabilidades de permanencia, crecimiento o progresión y retrogresión se determinaron para cada año. La permanencia o estasis se estimó como la proporción de individuos que sobreviven y permanecen en la misma categoría de un tiempo t a t+1; el crecimiento o progresión como la proporción de individuos que sobreviven y se mueven a categorías más grandes en el intervalo de t a t+1;

la retrogresión como la proporción de individuos que sobreviven y se mueven a categorías más pequeñas en el intervalo de t a $t+1$ Mandujano, et al., 2001).

El siguiente cuadro muestra las estimaciones obtenidas a partir de los datos arriba presentados:

$t+1$	t					
	Infantiles	Juveniles	Adulto1	Adulto2	Adulto3	Adulto4
Infantiles	0.853	0.008	0.000	0.000	0.000	0.000
Juveniles	0.056	0.917	0.000	0.000	0.000	0.000
Adulto1	0.000	0.025	0.987	0.000	0.000	0.000
Adulto2	0.000	0.000	0.013	0.922	0.000	0.000
Adulto3	0.000	0.000	0.000	0.059	0.966	0.000
Adulto4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.009	0.955
qi	0.090	0.050	0.000	0.020	0.026	0.045
Total	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000

Podemos observar que el cuadro anterior sólo incluye probabilidades de transición y no contiene las estimaciones de fecundidad. A continuación se presentan las probabilidades de transición y fecundidad.

	<i>t</i>						
<i>t</i> +1	Plántulas	Infantiles	Juveniles	Adulto1	Adulto2	Adulto3	Adulto4
Plántulas	0.000	0.000	1.456	33.018	115.392	83.057	41.388
Infantiles	0.117	0.853	0.008	0.000	0.000	0.000	0.000
Juveniles	0.000	0.056	0.917	0.000	0.000	0.000	0.000
Adulto1	0.000	0.000	0.025	0.987	0.000	0.000	0.000
Adulto2	0.000	0.000	0.000	0.013	0.922	0.000	0.000
Adulto3	0.000	0.000	0.000	0.000	0.059	0.966	0.000
Adulto4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.009	0.955

2.4.6 Mortalidad

El porcentaje de mortalidad se cálculo como el del número de individuos presentes en una categoría de tamaño entre en número de individuos muertos en la misma categoría, por cien.

El programa usado para estimar la tasa de crecimiento poblacional, la sensibilidad y la elasticidad fue el Pop tools (CSIRO, 2005) Para estimar los intervalos de confianza de la tasa de crecimiento poblacional (λ), se utilizó el método analítico propuesto por Álvarez-Buylla & Slatkin, (1993, 1994), el cual permite probar si dos o más valores de λ difieren entre sí, o de la unidad.

2.4.7 *Disturbio crónico*

Por la importancia que tiene este tipo de disturbio y de su efecto acumulativo, se procedió a explorar que tipo de actividades antropocéntricas se llevan a cabo en la zona de estudio y el efecto de disturbio y fragmentación que generan en el bosque, dentro de estas se encontraron las siguientes: la extracción de tierra de hoja, la tala de árboles para dedicar estas áreas a la agricultura, así como la introducción de ganado al bosque. Por tal motivo, y con el objeto de obtener información más precisa se llevaron a cabo entrevistas de campo a 63 habitantes que viven en diferentes localidades del Valle de Valsequillo, el criterio para seleccionar a los informantes fue que vivieran en la zona de estudio, que vivieran en otras localidades y tienen conocimiento sobre el “chavarro”, que fueran compradores de tierra de hoja, que contaran propiedades en la zona en estudio y que transitaran por la zona de estudio para llegar a sus áreas agrícolas o con su ganado. Se efectuaron una serie de preguntas, en relación con la extracción de leña, carbón, tierra de hoja y tala de árboles. Las preguntas fueron las siguientes: ¿cuáles son los lugares de extracción, la forma de extracción (hojas, ramas, árboles completos), la cantidad extraída, la época en la que se efectúa la extracción para su venta?, el destino del producto? y la ganancia obtenida? El análisis de la información obtenida se

efectuó en base al conocimiento del “Chavarro”, a sus formas de aprovechamiento y a su aspecto socioeconómico.

Para estimar la densidad de árboles talados, se tendió un transecto de 180 m de longitud a lo largo de cada parcela permanente, y sobre él se trazaron unidades de 5 x 5 m. En el sitio 2 se muestrearon un total de 36 unidades, (900m²), mientras que en el sitio 1, fue de 29 (725 m²). Se contó el número de tocones presentes en cada unidad de muestreo para, de esta manera, obtener el número promedio de árboles talados por unidad de área. Para mostrar los resultados de los árboles talados, se sumo el número de tocones encontrado y dividió entre el área muestreada.

Por último se realizó una serie de preguntas referentes al número de rebaños de ganado en pastoreo, tipo de ganado, número aproximado de cabezas que componen cada rebaño que introducen al bosque y su efecto sobre éste, épocas o fechas de rotación?

CAPÍTULO III. RESULTADOS

3.1 Estructura cuantitativa

En el censo del 2003 se registro un total de 614 individuos en la población del sitio 1. De éstos, el 28.83% son individuos infantiles con una altura promedio de 0.41 m y tuvieron diámetros menores de 2.6 cm.; el 26.71% son individuos juveniles con un promedio de 1.73 m y un diámetro < 20 cm.; los individuos adultos aportaron el 44.46%, el área basal, la densidad y el área basal y la altura promedio de individuos con d.a.p > 20 cm., por categoría de individuos adultos se muestra en el cuadro 2 con sus valores extrapolados para una hectárea. La densidad de individuos vario entre 8 (adultos 1) y 52 individuos (adultos 3), con un promedio (\pm de 25 y 20.8 individuos (coeficiente de variación 83%). La altura promedio de los individuos con d.a.p >20 cm. fue de 3.74 ± 0.82 m con un coeficiente de variación de 22%. El valor mínimo de altura fue de 3.02 y el máximo de 4.81 m. El área basal promedio en una hectárea fue de 38.5 ± 29.56 cm², registrando un coeficiente de 22%, el intervalo de variación fue de 12 (adultos 1) a 79 (adultos 4) ver cuadro 2.

Cuadro 2. Estructura de la variación de la población en el sitio 2. Los valores subrayados corresponden a los valores mínimos y las negritas a los máximos, D.E. se refiere a la desviación estándar y C.V. al coeficiente de variación.

Categoría Sitio 1	Densidad (Ind./ 100 m ²)	Área basal (cm ² /100 m ²)	Densidad (Ind./ ha ⁻¹)	Área basal (cm ² /ha ⁻¹)	Promedio de altura Ind. D.a.p. ≥ 20 (cm)
Adultos 1	<u>8</u>	<u>0.12</u>	<u>800</u>	<u>12</u>	<u>3.02</u>
Adultos 2	31	0.22	3100	22	3.19
Adultos 3	52	0.41	5200	41	3.94
Adultos 4	9	0.79	900	79	4.81
Promedio	25	0.39	2500	38.5	3.74
D.E.	20.84	0.29	2089.66	29.56	0.82
C.V. (%)	83	74	84	77	22

La estructura cuantitativa para población del sitio 2 registro un total de 578 individuos, de los cuales, el 24.74% son individuos infantiles con una altura promedio de 0.33 m y un diámetro < de 1.1 cm.; los individuos juveniles aportaron el 10.38%, con una altura promedio de 1.43 m y un diámetro <de 20 cm.; los individuos adultos aportaron el 64.88%, la densidad, el área basal y la altura se muestran en el cuadro 3 con sus valores extrapolados a una hectárea. La densidad de individuos vario entre 5 (adultos 1) y 65 (adultos 3), con un promedio de ± 25 y 27.14 individuos (coeficiente de variación de 108.56%). La altura promedio de los individuos con d.a.p. fue de 3.6 ± 0.61 m, con un coeficiente de variación de 16.94%, el valor máximo de altura fue de 4.38 y el mínimo de 2.95 m. El área basal promedio en una hectárea fue de 25.25 ± 18.87 cm², registrando un coeficiente de 74.73%, el intervalo de variación fue de 8 (adultos 1) a 51 (adultos 4).

Cuadro 3 Estructura de la variación de la población en el sitio 2. Los valores subrayados corresponden a los valores mínimos y las negritas a los máximos, D.E. se refiere a la desviación estándar y C.V. al coeficiente de variación.

Categoría Sitio 2	Densidad (Ind./100 m ²)	Área basal (cm ² /100 m ²)	Densidad (Ind./ha ⁻¹)	Área basal (cm ² /ha ⁻¹)	Promedio de altura Ind. D.a.p. ≥ 20 (cm)
Adultos 1	<u>5</u>	<u>0.08</u>	<u>500</u>	<u>8</u>	<u>2.95</u>
Adultos 2	18	0.15	1800	15	3.32
Adultos 3	65	0.27	6500	27	3.75
Adultos 4	12	0.51	1200	51	4.38
Promedio	25	0.25	2500	25.25	3.6
D.E.	27.14	0.19	2719.07	18.87	0.61
C.V. (%)	108.56	76.00	108.76	74.73	16.94

3.2 Germinación de semillas y establecimiento de plántulas

El porcentaje de máxima germinación de semillas en laboratorio se alcanzó 30 días después de haberse sembrado las semillas recién colectadas (84%) Fig. 2. El porcentaje de germinación declinó rápidamente a medida que el tiempo de almacenamiento se incrementó. Ninguna semilla germinó después de permanecer almacenada durante 75 días. En el experimento de germinación en campo se obtuvo 0% de germinación debido principalmente a dos factores: a) a los daños físicos ocasionados al recipiente, ya sea por la destrucción o desaparición como ocurrió en la mayoría de los casos y b) a las condiciones ambientales ocasionadas por la falta de agua debido a la escasa precipitación que se presentó en esa temporada ocasionando con esto la desecación inmediata y total del sustrato y por consiguiente, de la semilla. Por ello, el porcentaje de germinación obtenido en condiciones de laboratorio se interpretó como probabilidad de

germinación y se incorporó a las cuatro matrices como valores de fecundidad.

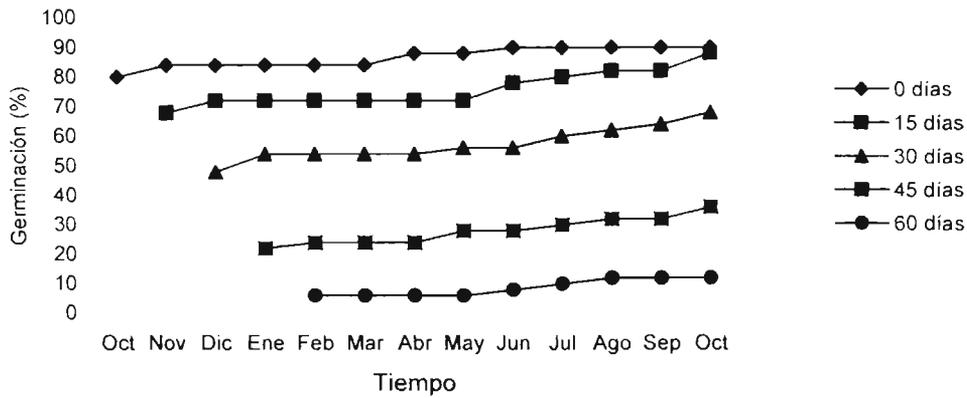


Fig 2. Porcentaje de germinación de bellotas de *Quercus glaucooides* a lo largo del tiempo, durante el periodo 2000-2001. Las curvas representan los tiempos en que las bellotas permanecieron almacenadas antes de ser sembradas.

La germinación y el desarrollo de las plántulas durante un año en condiciones de laboratorio se muestran en el cuadro 4, observamos que se alcanzo un promedio del 58.8% de germinación anual, un cuatro por ciento de plántulas que desarrollaron vástagos, 11.2% de semillas que germinaron y desarrollaron raíz hasta de 15 cm. de longitud pero sin desarrollo de vástago después de un año de germinación, al final del experimento se obtuvo un promedio de 62.8% plántulas que desarrollaron tallo y 38.8% de semillas muertas.

Cuadro. 4 Germinación y desarrollo de plántulas durante el periodo 2000-2001

Charola	Germinación (%)	Desarrollo de vástago (%)	Producción de tallo al final del año de observación (%)	Sin desarrollo de vástago (%) pero vivas	Semillas muertas (%)
1	90	2	92	8	10
2	88	8	96	12	12
3	68	4	72	16	32
4	36	2	38	12	64
5	12	4	16	8	76
Promedio	58.8	4	62.8	11.2	38.8
D.E.	34	2.1	34.8	3.3	30.1
C.V.	5272	52.5	55.4	29.5	77.6

La mortalidad de plántulas en los cuatro micrositios fue alta, presentándose la mayor inmediatamente después de haber sido introducidas al campo debido, posiblemente al impacto que tuvo el trasplante al no realizarse en el momento óptimo por lo que las plántulas fueron sometidas a condiciones estresantes de temperaturas extremas y de sequía que existen en enero, mes en el que se inició el experimento (Fig. 3). Después de un año se encontraron cero plántulas vivas en el tratamiento expuesto a sol sin exclusión de herbívoros (NEH), mientras que el tratamiento expuesto al sol excluido de herbívoros (EH), se encontró el mayor número de plántulas vivas (seis en total); los tratamientos expuestos a sombra con y sin exclusión de herbívoros (EH y NEH) tuvieron una supervivencia baja e igual, (cuatro plántulas). La Fig. 3 muestra las curvas de supervivencia de los cuatro tratamientos donde $F=1.18$; g.l.= 3; $P<0.05$, no difieren significativamente; al comparar las curvas entre tratamientos se observó que la curva del tratamiento expuesto a sol (EH) $F=2.44$; $g/l=3$; $p\geq 0.5$ difiere de los otros tres tratamientos aunque esta diferencia no es significativa. El número total de

plántulas vivas al final de los 12 meses de monitoreo fue de 14; este dato se utilizó para calcular la probabilidad de supervivencia (que no es más que el número promedio de plántulas vivas de los cuatro tratamientos después de un año con respecto al número inicial de plántulas introducidas (30 por tratamiento, 120 en total). El valor fue de 0.117, y se incorporó a las cuatro matrices como probabilidad de transición de la categoría plántula a la categoría infantil.

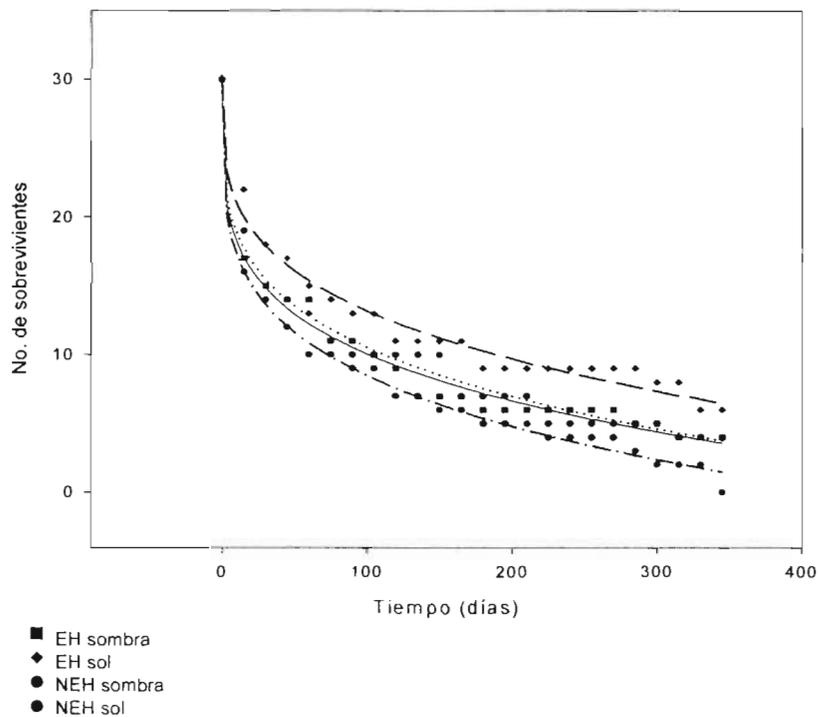


Fig. 3 Curvas de supervivencia de plántulas introducidas a campo expuestas a micrositios de sol y sombra con y sin exclusión de herbívoros.

3.3 Análisis matricial

En el cuadro 5 se muestran las matrices de transición de los sitios 1 y 2 durante los periodos 1999-2000 y 2000-2001. Se presenta también la tasa finita de crecimiento poblacional (λ) obtenida para cada sitio y período de tiempo.

Puede observarse que la tasa de crecimiento poblacional de *Quercus glaucoides* en los dos sitios y durante los dos periodos es significativamente mayor que la unidad; las lambdas del sitio 1 difieren significativamente del sitio 2 en ambos periodos. El sitio 1 tiene una tasa de crecimiento significativamente mayor que el sitio 2 en los dos periodos de estudio (Cuadro 6). En ambos periodos, la población del sitio 1 presentó una tasa de crecimiento ligeramente superior a la unidad ($\lambda = 1.122$ en 1999-2000 y $\lambda = 1.136$ en 2000-2001), y la del sitio 2 valores cercanos a la unidad ($\lambda = 1.029$ en 1999-2000 y $\lambda = 1.088$ en 2000-2001). Los intervalos de confianza del 95% calculados con el método analítico propuesto por Álvarez Buylla & Stlatkin 1994 mostraron que los valores de λ difieren de la unidad en los dos sitios y en los dos años. En el sitio 1 no hay diferencias significativas entre años aunque el valor de lambda en el segundo periodo es un poco mayor que para el primer. El sitio 2 difiere significativamente entre años, en el

segundo periodo la tasa de crecimiento es significativamente mayor que para el primer periodo. En el sitio 1 no hay diferencias significativas entre años.

Cuadro 6. Tasas de crecimiento poblacional (λ) y sus intervalos de confianza (I.C) de *Quercus glaucooides* en dos poblaciones (sitio 1) y en el (sitio 2), durante los periodos 1999-2000 y 2000-2001.

Sitio	λ	λ
	1999-2000	2000-2001
1	1.122	1.136
	(1.109- 1.135)	(1.150-1.122)
2	1.029	1.088
	(1.018-1.040)	(1.077-1.099)

Cuadro 5. Matrices de proyección de *Quercus glaucooides* en el sitio 1 durante los periodos a) 1999-2000, b) 2000-2001 y en el sitio 2 en los mismos periodos c) y d). En cada matriz de proyección se presenta el valor de λ .

a) $\lambda = 1.122$

Categoría $t+1$	Categoría t_0						
	1	2	3	4	5	6	7
1	0.000	0.000	1.456	33.018	115.392	83.057	41.388
2	0.117	0.853	0.008	0.000	0.000	0.000	0.000
3	0.000	0.056	0.917	0.000	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.025	0.987	0.000	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.013	0.922	0.000	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.059	0.966	0.000
7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.009	0.955

b) $\lambda = 1.136$

Categoría $t+1$	Categoría t_0						
	1	2	3	4	5	6	7
1	0.000	0.000	1.176	49.494	161.598	137.196	139.287
2	0.117	0.779	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
3	0.000	0.032	0.967	0.000	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.025	0.883	0.000	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.117	0.874	0.000	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.126	0.983	0.000
7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.017	0.955

c) $\lambda = 1.029$

Categoría $t+1$	Categoría t_0						
	1	2	3	4	5	6	7
1	0.000	0.000	0.710	24.609	101.501	121.198	160.733
2	0.117	0.872	0.014	0.000	0.000	0.000	0.000
3	0.000	0.009	0.889	0.000	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.028	0.919	0.017	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.027	0.922	0.004	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.052	0.969	0.000
7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.013	0.907

d) $\lambda = 1.088$

Categoría $t+1$	Categoría t_0						
	1	2	3	4	5	6	7
1	0.000	0.000	1.499	35.811	110.942	156.316	213.919
2	0.117	0.791	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
3	0.000	0.023	0.891	0.000	0.000	0.000	0.000
4	0.000	0.000	0.031	0.895	0.009	0.000	0.000
5	0.000	0.000	0.000	0.079	0.907	0.009	0.000
6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.065	0.977	0.000
7	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.009	0.976

La estructura inicial observada de la población en los sitios 1 y 2 durante los periodos 1900-2000 y 2000-2001 se caracterizan por tener una frecuencia relativa más alta en la categoría plántula que en cualquier otra categoría (Fig. 4); en el sitio 1 la estructura inicial observada de la categoría 1 sigue en frecuencia a la categoría plántula, siendo menor en las categorías 2, 4 y 5, con un decremento de número de individuos en las categorías 3 y 6. En el sitio 2, la estructura inicial observada de la categoría 5 sigue a la categoría plántula, disminuyendo el número de individuos en las categorías 2 y 4, mostrando un decremento marcado en el número de individuos en las categorías 3 y 6. La estructura estable de la población para ambos sitios y periodos se caracteriza por una frecuencia alta de la categoría plántula seguida de la categoría 1 disminuyendo marcadamente en las categorías 2, 3, 4, 5, y 6. La prueba de verosimilitud [log-likelihood ratio test (Zar, 1984) mostró que la estructura inicial de la población y la estructura proyectada en el equilibrio difirieron significativamente en todos los casos. Como la estructura observada difiere de la "estable" la interpretación de lambda para el crecimiento "actual" no es directa (lo sería si la población estuviera con una estructura que no difiriera de la estable) (sitio 1 en 1999-2000, $G= 52.88$, $gl = 6$, $P \leq 0.001$, y en 2000-2001, $G = 40.42$, $gl = 6$, $P \leq 0.001$; sitio 2 en 1999-2000 $G= 68.81$, $gl = 6$, $P \leq 0.001$, y en 2000-2001, $G = 52.89$, $gl = 6$, $P \leq 0.001$). En todos los casos el número de individuos esperado en una estructura estable de tamaños de la categoría plántula y categoría 1 es más alto que el número observado en las mismas categorías y el número de

individuos observado en las categorías 2, 3, 4, 5 y 6 es más alto que el predicho por el modelo.

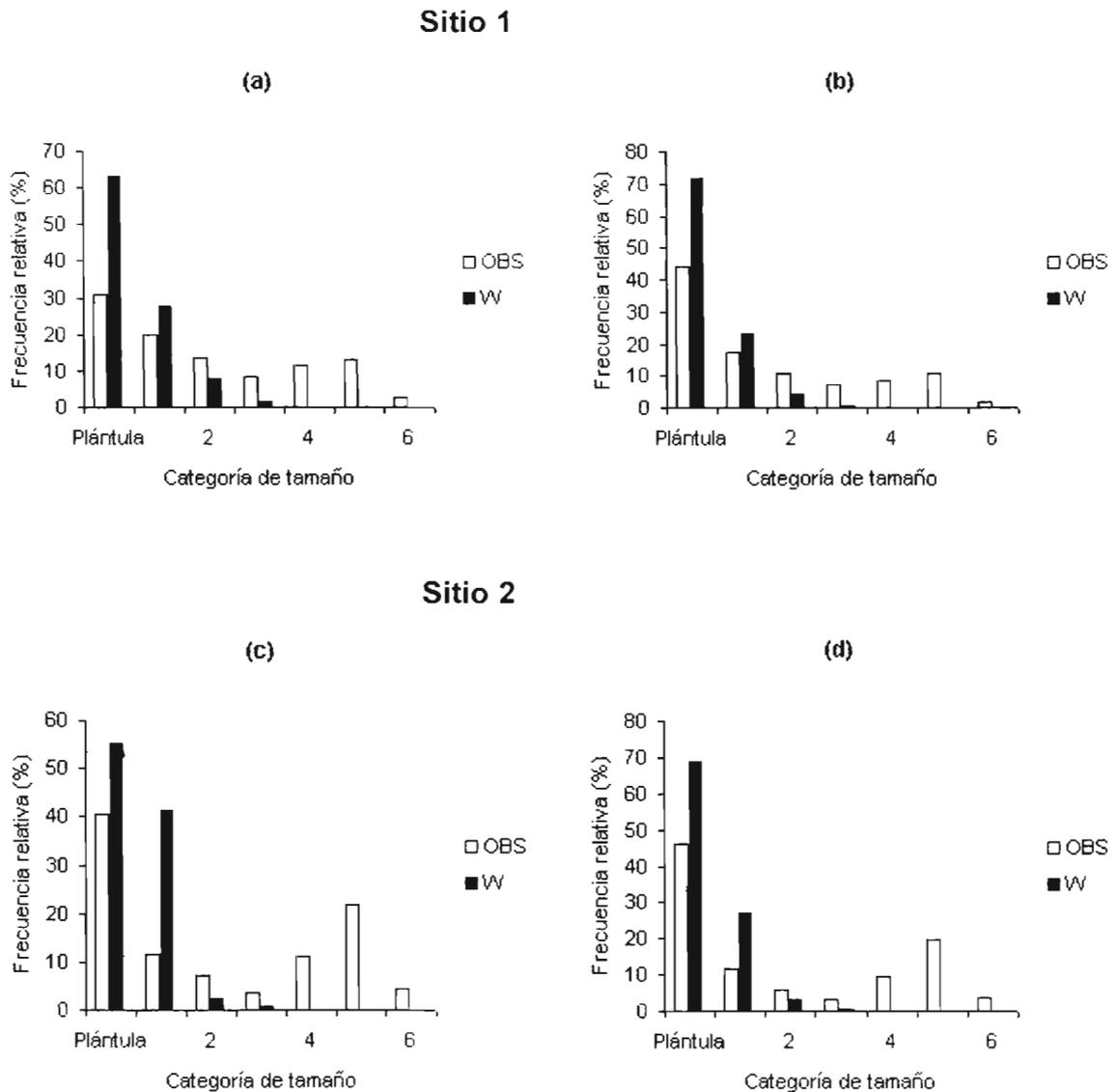


Fig. 4. Frecuencia relativa (%) de individuos en cada categoría de tamaño de acuerdo con la estructura de la población observada y la estructura estable de tamaños calculada en el sitio 1 durante los periodos: a) 1999-2000, b) 2000-2001 y en el sitio 2 durante los mismos periodos c) y d) respectivamente.

Los porcentajes de mortalidad de los individuos, presentan un patrón similar entre sitios y periodos de tiempo, el mayor porcentaje de mortalidad se encuentra en las plántulas, con valores de 88.3% para ambos sitios; la mortalidad disminuye en la categoría 1, con valores entre 9 y 18.9% en el sitio 1 y entre 12 y 18.6% en el sitio 2; la mortalidad disminuye considerablemente al aumentar el tamaño de los individuos en las categorías 2, 3, 4 y 5, aunque en la categoría 6 la mortalidad se incrementa ligeramente (Fig. 5).

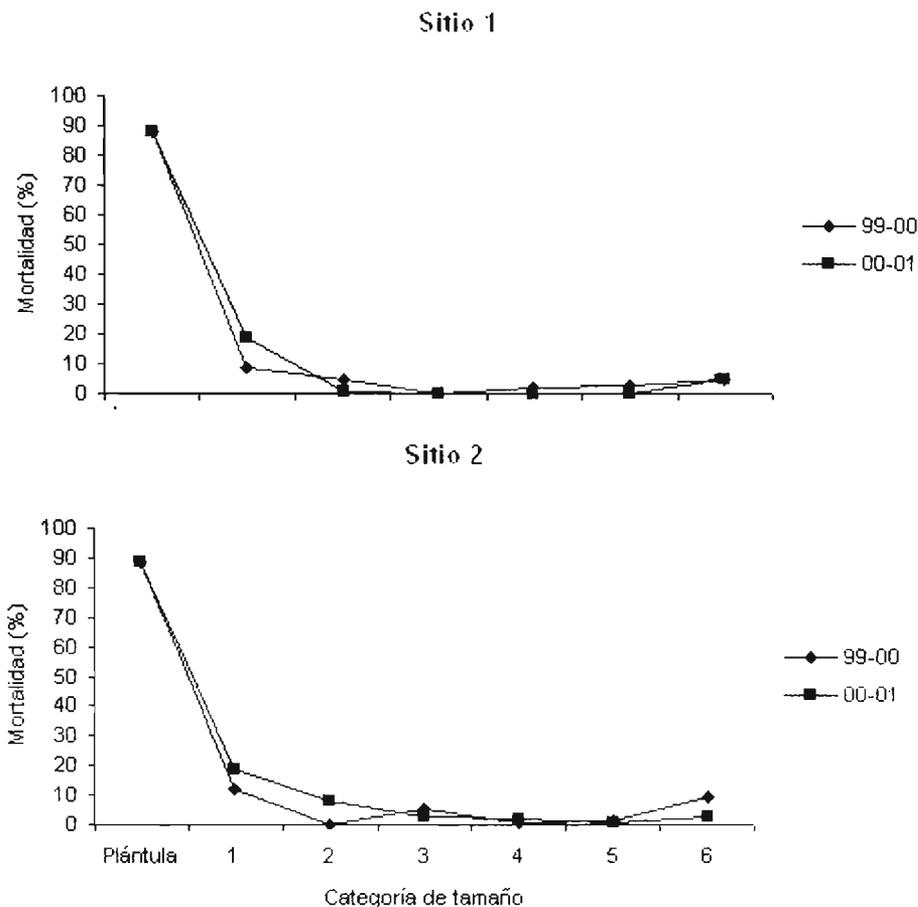


Fig. 5 Porcentaje de mortalidad en relación con el tamaño de individuos de *Q. glaucoides* en los sitios 1 y 2, durante los periodos 1999-2000 y 2000-2001.

3.4 *Análisis de elasticidad*

En el Cuadro 7 se presentan los valores de las matrices de elasticidad en durante los sitios 1 y 2 y los dos periodos de tiempo. La estasis o permanencia y el crecimiento fueron los parámetros demográficos que contribuyeron más a la tasa de crecimiento poblacional (Fig. 6). En las matrices de elasticidad de la población del sitio 1 y durante los periodos 1999-2000 y 2000-2001, la estasis representó 78.53 y 75.76% de la elasticidad total, seguida del crecimiento (16.19 y 19.32%) respectivamente, la fecundidad (5.24 y 4.92%) y el retroceso con (0.04 y 0%) que tuvo una contribución muy pequeña. En el sitio 2 durante los mismos periodos la estasis representó 86.54-78.65%, el crecimiento 10.69-16.95%, la fecundidad 2.58-4.22% y el retroceso 0.19-0.17% del total de la elasticidad, siendo los valores de los tres últimos parámetros demográficos los más bajos a los que la tasa de crecimiento poblacional es menos sensible.

Cuadro 7. Matrices de elasticidad de las poblaciones estudiadas de *Quercus glaucooides* en los sitio 1 durante a) 1999-2000 y b) 2000-2001 y; del sitio 2 en los mismos periodos c) y d).

a)

		Categoria						
Categoria	1	2	3	4	5	6	7	
1	0.0000	0.0000	0.0082	0.0341	0.0079	0.0021	0.0001	
2	0.0524	0.1675	0.0004	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	
3	0.0000	0.0529	0.2356	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	
4	0.0000	0.0000	0.0442	0.3218	0.0000	0.0000	0.0000	
5	0.0000	0.0000	0.0000	0.0101	0.0465	0.0000	0.0000	
6	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0022	0.0136	0.0000	
7	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0001	0.0003	

b)

		Categoria						
Categoria	1	2	3	4	5	6	7	
1	0.0000	0.0000	0.0031	0.0129	0.0188	0.0132	0.0012	
2	0.0492	0.1072	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	
3	0.0000	0.0492	0.2804	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	
4	0.0000	0.0000	0.0461	0.1607	0.0000	0.0000	0.0000	
5	0.0000	0.0000	0.0000	0.0332	0.1104	0.0000	0.0000	
6	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0144	0.0925	0.0000	
7	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0015	0.0065	

c)

		Categoria						
Categoria	1	2	3	4	5	6	7	
1	0.0000	0.0000	0.0008	0.0074	0.0079	0.0085	0.0012	
2	0.0258	0.1435	0.0001	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	
3	0.0000	0.0259	0.1641	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	
4	0.0000	0.0000	0.0250	0.2170	0.0011	0.0000	0.0000	
5	0.0000	0.0000	0.0000	0.0187	0.1660	0.0007	0.0000	
6	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0104	0.1660	0.0000	
7	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0012	0.0088	

d)

		Categoria						
Categoria	1	2	3	4	5	6	7	
1	0.0000	0.0000	0.0027	0.0107	0.0150	0.0124	0.0014	
2	0.0422	0.1124	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	
3	0.0000	0.0422	0.1908	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	
4	0.0000	0.0000	0.0395	0.1871	0.0008	0.0000	0.0000	
5	0.0000	0.0000	0.0000	0.0296	0.1537	0.0009	0.0000	
6	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0147	0.1305	0.0000	
7	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0022	0.0121	

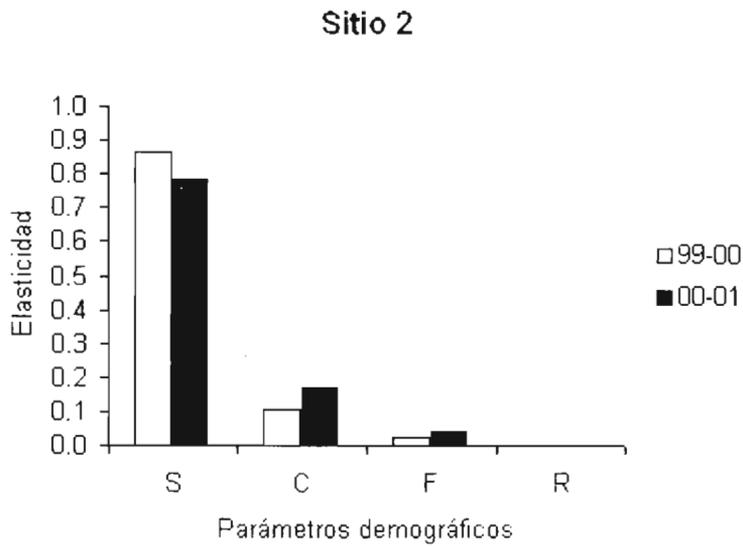
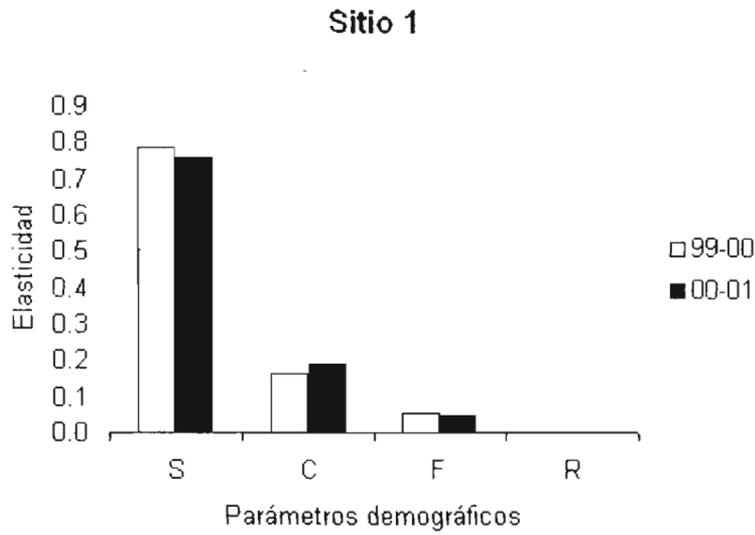


Fig. 6. Contribución relativa de los diferentes parámetros demográficos (supervivencia, crecimiento y fecundidad) al valor de λ de acuerdo con las matrices de elasticidad obtenidas de las poblaciones de los sitios 1 y 2 y en los periodos 1999-2000 y 2000-2001.

Al analizar las elasticidades por categoría de tamaño en los sitios 1 y 2 y en los dos periodos de estudio se muestran patrones similares, ya que la estasis o permanencia de las categorías de tamaño 2 y 3 tienen las más

altas contribuciones a la tasa de crecimiento poblacional, mientras que la más baja corresponde a la categoría, (Fig. 7), una diferencia importante entre sitios está en la categoría 5, que es más alta en el sitio 2 y muy baja en el sitio 1.

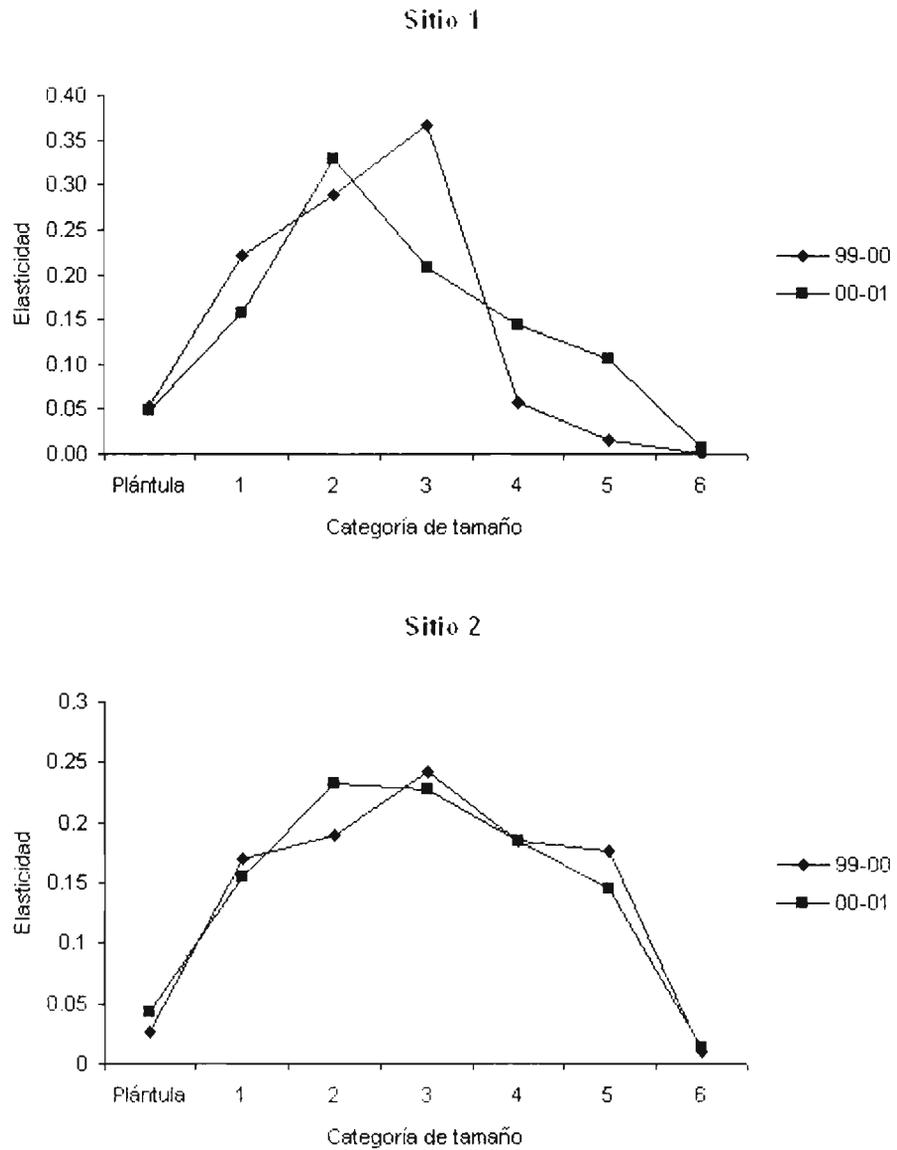


Fig. 7. Contribución de las categorías de tamaño a la tasa de crecimiento poblacional en las poblaciones de los sitios 1 y 2 en los periodos 1999-2000 y 2000-2001.

3.5 *Disturbio crónico*

Como resultado de las entrevistas realizadas a los habitantes de la zona de estudio para conocer las principales actividades tradicionales de manejo que causan disturbio crónico en las poblaciones de *Quercus glaucoides*, son: la extracción de tierra de hoja, la tala de árboles, y la introducción del ganado en la zona de estudio son las principales actividades humanas que influyen gradualmente y que por lo tanto tienen un impacto negativo sobre las poblaciones del encino aún cuando las cantidades de extracción sean pequeñas.

La extracción de tierra se efectúa principalmente en sitios alejados al poblado, en encinares donde hay la mayor densidad de árboles, por propietarios de los terrenos donde se encuentran los encinares o por otros habitantes que la extraen sin ser ellos los propietarios: La cantidad de tierra extraída varía desde un costal hasta 3 carros de volteo con capacidad de 6 m³ cada uno, o más, dependiendo de la cantidad que pueda extraer el vendedor, donde la época en la que se efectúa la extracción no está determinada y generalmente se realiza en cualquier época del año y/o depende de la cantidad solicitada por el comprador. El precio de cada camión de volteo y de cada costal varía; generalmente se vende al intermediario aproximadamente entre \$750.00 - 1,000.00 y entre \$20.00 -

30.00, respectivamente. Esto aporta recursos económicos adicionales para satisfacer algunas necesidades.

Sólo algunos árboles son talados, algunos para la apertura de caminos y muy pocos para dedicar el área para la agricultura, para utilizarlos como soportes de construcción, seleccionando siempre los más rectos y altos, ya que el tronco de esta especie generalmente no es recto ni liso, sino con curvas y rugoso. La densidad de árboles talados es de aproximadamente 270 tocones/ha. en el sitio 1 y de 430 tocones/ha. en el sitio 2, (Fig. 8). Las unidades muestreadas fueron suficientes para darnos una idea de qué cantidad de árboles son talados.

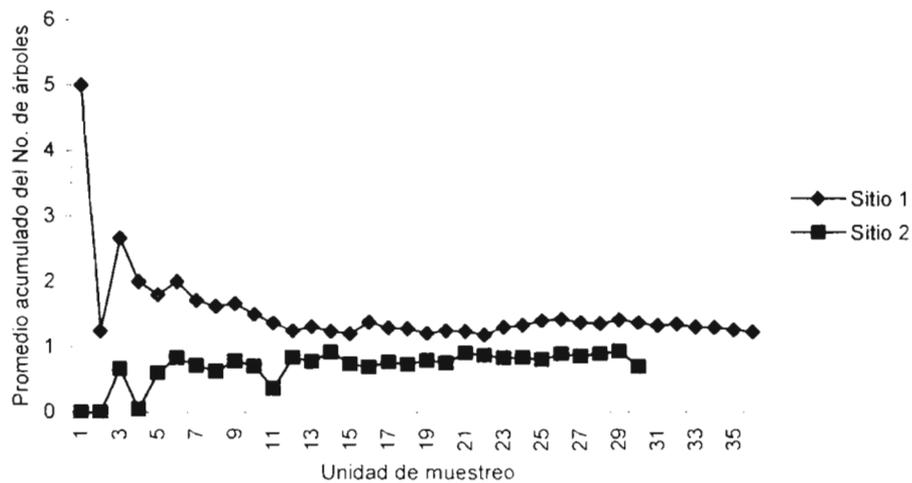


Fig. 8 Promedio acumulado del número de árboles por unidad de muestreo en las poblaciones de los sitios 1 y 2.

En el Cuadro 8 se resumen los resultados del tipo y frecuencia del ganado que se introduce en el área. Como se mencionó antes, el criterio

para decidir el grado de perturbación se basó principalmente en las prácticas de manejo considerando al sitio 1 como un sitio sin signos evidentes de perturbación constante, mientras el sitio 2, si los presentaba. Sin embargo, las observaciones de campo y la información obtenida en las entrevistas revelan que hay una mayor introducción de ganado en el sitio 1, principalmente porque no hay restricción en la circulación y por su lejanía de las rancherías, lo que origina libertad de transitar y de introducir el ganado al bosque. En contraste, en el sitio 2 el tránsito está restringido porque es exclusivo para los propietarios de las viviendas que cada día se han instalado en las cercanías.

Generalmente el ganado transita diariamente por el bosque en los dos sitios pero no se establece de forma no permanente porque no existen potreros construidos para el ganado, sin embargo su presencia conlleva a el pisoteo de plántulas , el ramoneo de juveniles y adultos, así como el consumo de las por el ganado caprino y ovino.

Cuadro 8. Tipo de ganado, número de rebaños y número de cabezas de ganado introducido a la zona.

Frecuencia con que se introduce al ganado a los dos sitios es diariamente o 2-3 veces/semana

Sitio	Ganado	Rebaños	Cabezas
1	Caprino	2-4	20-80
	Bovino	1-2	4-20
	Ovino	2-4	20-40
2	Caprino	1-3	20-80
	Bovino	1-2	2-15
	Ovino	1-3	20-40

CAPÍTULO 4. DISCUSIÓN

La estructura cuantitativa del bosque de *Q. glaucoides* en la poblaciones de los sitios 1 y 2 esta compuesta por un 44.46 y 64.88% respectivamente de individuos adultos con una altura mayor a 4 m, los cuales aportan una mayor proporción en el área basal que da carácter fisonómico y estructural al bosque, como ocurre en bosques caducifolios y templados; mientras que las especies de individuos pequeños (infantiles y juveniles) representan una densidad importante, reportado también por (Camacho, 2004).

Las semillas de esta especie de encino son recalcitrantes, es decir, semillas de corta viabilidad (Vázquez et al., 1997), como sucede en la mayoría de los encinos blancos, tienen poca o ninguna latencia, y germinan inmediatamente después de su caída (Olson, 1974). La germinación de este encino alcanza alto porcentaje en semillas recién colectadas, la mayoría con emergencia de tallo, sin embargo, también existe un pequeño porcentaje de plántulas que sobrevive dando lugar a la formación de un "banco de plántulas", aún con una raíz desarrollada que persistió por más de 1 año y probablemente pueden persistir vivas por un tiempo prolongado mayor para posteriormente dar lugar al desarrollo de un vástago, esto como una estrategia de regeneración, un proceso similar ocurre con *Quercus petrae* y *Fagus sylvatica* (Grime, 1979).

Las curvas de supervivencia indican que el efecto que ejerce la herbivoría y las condiciones lumínicas sobre la supervivencia de las plántulas fue similar en los cuatro tratamientos, aunque ligeramente superior en condiciones de no exclusión de herbívoros, mortalidad que probablemente fue ocasionada por el pisoteo del ganado al no haber exclusión, sin en cambio la calidad del micrositio puede variar debido a las diferencias de una variabilidad temporal y a factores espaciales en el bosque ocasionadas por las condiciones fluctuantes que pueden influir marcadamente afectando la supervivencia de las plántulas (Kephart et al., 1997). En cuanto al efecto que ejercen las condiciones lumínicas sobre la supervivencia de plántulas, la sombra ayuda a mejorar el establecimiento y supervivencia de plántulas reduciendo el calor o el estrés del agua, por otra parte a pesar de la alta mortalidad que ocurre, algunas plántulas sobreviven debido a que adquieren un alto grado de tolerancia a la sequía característico de hábitats xéricos, aunque algunos estudios han atribuido la mortalidad de plántulas de encino a la desecación ocasionado por el estrés de agua (Griffin, 1971, Broncazo et al., 1998; Fuchs, 2000).

En este estudio consideramos que la alta mortalidad después de su introducción se debió principalmente al estrés del trasplante después de haber permanecido en condiciones de laboratorio y a la época en que se efectuó dicho trasplante, por lo que sugerimos para otros trabajos

“endurecer” las plántulas antes de ser trasplantadas y efectuar su introducción durante la temporada de lluvias.

Los resultados de este estudio muestran que los valores obtenidos de las tasas de crecimiento poblacional de *Quercus glaucooides* fueron mayores que 1, tanto en los dos sitios como en ambos periodos de estudio, sin embargo en el sitio 1 se obtuvieron valores de λ más altos en ambos años, lo que indica que la población continuará creciendo aunque modestamente si las tasas vitales no cambian, la población crece a una tasa constante dada por λ una vez que se alcanza la estructura estable de tamaños (Leslie, 1945) Lefkovich, 1945), si no se modifican las condiciones actuales. Los intervalos de confianza calculados indican que hay diferencias significativas en los valores de λ Estos resultados sugieren que los intervalos de confianza dan coeficientes de variación grandes que indican que el porcentaje de crecimiento anual sea alto a diferencia de otras especies, por lo que probablemente el método utilizado para calcularlos no sea el adecuado por lo que se podrían utilizar otros para realizar su cálculo como el bootstrap, Jackknife (Caswell, 2001).

Estadísticamente los valores de λ obtenidos son más altos que los reportados por otras especies de encino, como *Q. eduardii*, *Q. potosina* y *Q. rugosa* 1.017-1.022, 1.006-1.044, 1.035 respectivamente (Bonfil, 1998; Alfonso, 2004); al igual que en otras especies arbóreas de vida larga que

presentan tasas de crecimiento cercanas a la unidad por periodos prolongados (Silvertown et al., 1993 Cuadro 9). Lo que indica que la especie a pesar de estar sujeta a perturbaciones, es una especie que está creciendo, a diferencia de las que mencionamos en el cuadro que tienen tasas de crecimiento en el equilibrio.

Cuadro. 9 Tasa finita de crecimiento poblacional (λ) para algunas especies de árboles.

Especie	λ	Referencia
<i>Araucaria cunninghamii</i>	1.009	Enright & Watson 1991
<i>Araucaria hunsteini</i>	1.020	Enright 1982
<i>Astrocacaryum mexicanum</i>	1.014	Piñero et al. 1984
<i>Cecropia obtusifolia</i>	0.9720	Álvarez-Buylla, 1986
<i>Fagus grandifolia</i>	0.9834-1.0073	Bautista et al. 1998
<i>Iriartea deltoidea</i>	1.081	Pinnard, 1992
<i>Nothofagus fusca</i>	1.006	Enright & Orden 1979
<i>Pinus palustris</i>	1.0117	Platt et al. 1998
<i>Quercus glaucoides</i>	1.129-1.0585	Este estudio
<i>Quercus eduardii</i>	1.017-1.0227	Alfonso, 2004
<i>Quercus potosina</i>	1.006-1.0447	Alfonso, 2004
<i>Quercus rugosa</i>	1.035	Bonfil, 1998

Las tasas de crecimiento poblacional en los dos sitios y en ambos periodos, probablemente resultan de que es un encino muy poco utilizado por los habitantes del Valle de Valsequillo en actividades de aprovechamiento, lo que puede contribuir a mantener a la población a pesar del alto nivel de disturbio presente; y por la otra, porque este encino forma "bancos de plántulas", como una estrategia de regeneración en la cual las plántulas tienen la capacidad de sobrevivir y persistir por periodos prolongados bajo circunstancias desfavorables para asegurar que el potencial de regeneración se mantenga (Grime, 1979). Sin embargo, las poblaciones se podrían ver afectadas si no hay reclutamiento de plántulas

dadas las condiciones actuales de manejo debido a que en los dos sitios el establecimiento de plántulas presenta serios problemas tanto por el efecto negativo del ganado, como por el vandalismo y el constante ruido a la estabilidad del suelo, por la extracción de tierra.

Las diferencias encontradas entre la estructura de tamaños observada y la esperada reflejan que el número de plántulas observado es más bajo que el esperado por el modelo, lo que indica que el número de plántulas podría incrementarse, es decir, se está incorporando un número mayor de individuos del que está muriendo, lo que permite que la población este creciendo.

En cuanto a la mortalidad, ésta se encuentra relacionada con el tamaño de los individuos, presentándose el porcentaje más elevado en la categoría plántulas como ocurre en la mayoría de las plantas, es probable que la mortalidad esté relacionada a varios factores: las condiciones microclimáticas de la zona, en especial la baja disponibilidad de agua y las fluctuaciones en las temperaturas, o los suelos pobres y rocosos. Otro factor es la pérdida de follaje de la plántula ocasionada por daños físicos o por depredadores como microorganismos, insectos y mamíferos (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995). Finalmente, un tercer factor que causa mortalidad de las plántulas son las actividades de manejo, en especial la extracción de tierra que ocasiona un alto porcentaje de mortalidad, ya que en

ella se encuentra contenida una gran cantidad de plántulas y semillas. Finalmente, el pisoteo y el ramoneo provocado por el ganado también pueden producir mortalidad de las plántulas. A medida que aumenta el tamaño de los individuos la mortalidad disminuye con el tamaño de los individuos debido a que la tasa de crecimiento está muy influenciada por la supervivencia de los adultos, característico de poblaciones de plantas con ciclos de vida largo (Silvertown et al., 1992). Consideramos que esta especie de encino está adaptada a las condiciones ambientales existentes y a pesar de ello, observamos que hay una gran mortalidad en las etapas tempranas ocasionada principalmente por las actividades de manejo, como sucede con muchísimas plantas

El análisis de las matrices de elasticidad mostró que la estasis fue el parámetro demográfico al que la tasa de crecimiento poblacional de *Q. glaucoides* es más sensible, seguido del crecimiento el retroceso y la fecundidad que tuvieron relativamente poco impacto, un patrón similar se ha reportado en otras tres especies de encino (Bonfil, 1998; Alfonso, 2004), así como en varias especies de plantas de vida larga (Silvertown et al., 1993, Zudeima, 2000; Mandujano et al., 2001), en las que la dinámica de la población depende principalmente de la permanencia de individuos adultos, más que del crecimiento y de la fecundidad que tienen muy pocas contribuciones a λ (Enright y Ogden, 1979, Silvertown et al., 1993).

Aunque la estimación de fecundidad se apoyó en observaciones de laboratorio, este parámetro no tuvo un impacto importante en la tasa de crecimiento poblacional; el bajo impacto de las contribuciones de fecundidad se ha reportado en *Q. rugosa* (Bonfil, 1998) y en algunas especies de *Araucaria* (Enriht, 1982). Es importante señalar que los resultados obtenidos representan sólo aproximaciones dado que no fue posible obtener observaciones directas en campo que fueran confiables.

En conclusión, la aplicación de modelos matriciales en este estudio, muestra como se puede monitorear una población para determinar dentro de su dinámica como ha sido o podría ser alterada como resultado de las actividades de aprovechamiento que se efectúan a nivel local, asumimos que las poblaciones de *Quercus glaucooides* estudiadas están creciendo, sin embargo esto puede modificarse a lo largo del tiempo, como una consecuencia de las actividades antropocéntricas que se efectúan en el Valle de Valsequillo; la extracción de tierra influye evitando la germinación y establecimiento de plántulas; el libre pastoreo del ganado, como sucede en muchas comunidades rurales de México, ya que representa una de las principales actividades productivas de sus habitantes. La presencia de este tipo de ganado puede constituir un importante factor de disturbio por el pisoteo de plántulas, el ramoneo de juveniles y adultos, así como el consumo de bellotas que ejerce éste, especialmente durante los meses más secos, afectando a este encino en las primeras etapas del ciclo de vida; y la tala de

árboles disminuyendo el número de árboles sobre los cuales se sostiene la población para la producción de semillas y la propagación de la especie. En las condiciones actuales pareciera que estas actividades intensivas al parecer no ejercen un efecto severo sobre la población. Sin embargo podemos decir, que existe un disturbio crónico ocasionado por estas mismas actividades que afectan a estas poblaciones de encino influyendo de manera gradual a lo largo del tiempo aún cuando las cantidades de extracción del recurso sean pequeñas son una forma de destrucción del ambiente debido a que van degradando y fragmentando lentamente (Martorell et al., en impresión) como ocurre en los bosques de los diferentes encinos mexicanos que han sido degradados y fragmentados en años recientes y las consecuencias negativas de este disturbio no han sido evaluadas (Tovar, et al., 2003). Por lo que resulta necesario implementar prácticas de manejo con el propósito de la conservación, así como minimizar el impacto que ejerce el disturbio crónico de continuarse con el mismo manejo se pone en peligro a esta especie de encino debido a que aunque no es una especie en peligro se encuentra en riesgo. Es importante efectuar un apropiado plan de manejo a favor del reclutamiento de plántulas, la presencia del ganado en el Valle de Valsequillo podría ser regulada para dar oportunidad a desarrollar un manejo sustentable de tal manera que tanto las poblaciones de este encino como los habitantes puedan cohabitar y beneficiarse mutuamente y de esta manera mantener o maximizar las tasas de crecimiento, lo que tendría excelentes posibilidades de poder lograrse. Finalmente, este trabajo

contribuye a conocer el comportamiento demográfico de especies de vida larga, en particular de los encinos un grupo importante de plantas del cual desafortunadamente se tiene poca información en nuestro país.

REFERENCIAS

- Alfonso, C. 2004. Ecología, Manejo y Conservación de *Quercus potosina* y *Q. eduardii* en Sierra Fría Aguascalientes. Tesis Doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México, D.F.
- Álvarez-Buylla, E.R. y Slatkin, M. 1993. Finding confidence limits on population growth rates: Monte Carlo test of a simple analytic method. *Oikos* 68: 273-282.
- Álvarez-Buylla, E.R., y M. Slatkin. 1994. Finding confidence limits on population growth rates: three real examples revised. *Ecology* 75: 255-260.
- Barot, S., J. Gignoux y J.-C. Menaut. 1999. Seed shadows, survival and recruitment: how simple mechanisms lead to dynamics of population recruit curves. *Oikos* 86: 320-330.
- Bernal, R. 1998. Demography of the vegetable ivory palm *Phytelephas seemannii* in Colombia, and the impact of seed harvesting. *Journal of Applied Ecology* 35: 64-74.
- Beinssinger, S. R. y M. I. Westphal. 1998. On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *Journal of Wildlife Management* 62: 821-841
- Benton, T.G. y A. Grant. 1996. How to keep fit in the real world: Elasticity analysis and selection pressures on life histories in a variable environment. *The American Naturalist*. Vol. 147, No. 1
- Bonfil, C. 1998. Dinámica poblacional y regeneración de *Quercus rugosa* implicaciones para la restauración de bosques de encino. Tesis Doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México, D.F.
- Boyce, M. S. 1992. Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematic* 23: 481-506.
- Bower, J. E. y Zar, J.H. 1977. Field and laboratory methods for general ecology. Wm. C. Brown. Iowa 194 pp.
- Broncano, M.J., M. Riba y J. Retana. 1998. Seed germination and seedling performance of two Mediterranean tree species, holm oak (*Quercus ilex* L.) and Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.): a multifactor experimental approach. *Plant Ecology* 138: 17-26.

Callaway, R. 1992. Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. *Ecology* 73: 2118-2128.

Camacho, R. F. 2004. Estructura y composición de la vegetación del fondo de la Barranca del Río Tembembe, Morelos, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, D.F.

Caswell, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analysis and their use in Conservation biology. *Ecology* 81: 619-627.

Caswell, H. 2001. Matrix Population Models: construction, analysis, and interpretation 2nd edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts.

Collier, G. A. 1976. Planos de interpretación del mundo Tzotzil. Bases ecológicas de la tradición de los Altos de Chiapas. Instituto Nacional Indigenista, México, D.F.

Crone, E.E. 1997. Parenteral environmental effects and cyclical dynamics in plant populations. *The American Naturalist*. Vol.150, No.6.

CSIRO Sustainable Ecosystems. 2005. Program Pop tools. Version 2.6.4.Australia

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

de Kroon, H. J. van Groenendael, y J. Ehrlén. 2000. Elasticities: a review of methods and limitations. *Ecology* 81(3) 607-618.

de Matos, M. B. y D. M. Matos. 1998. Mathematical constraints on transition matrix elasticity analysis. *Journal of Ecology* 86: 706-708.

Dey, D.C., P. S. Johnson, y H.E. Garret. 1996. Modeling the regeneration of oak stands in the Missouri Ozark. *Can. J. For. Res.* 26: 573-583.

Engen, S. y S., B.E. Saether. 1998. Stochastic population models: some concepts, definitions and results. *Oikos* 83: 345-352.

Enright, N., J. Ogden. 1979. Applications of transition matrix models in forest dynamics: *Araucaria* in Papua New Guinea and *Nothofagus* in New Zealand. *Australian Journal of Ecology* 4: 3-23.

Enrigh, N.J., M. Franco y J. Silvertown. 1995. Comparing plant life histories using elasticity analysis: the important of life span and the number of life-cycle stages. *Oecologia* 104: 79-84.

Esparza, L., T. Valverde y E Vilchis. 2001. Demographic analysis of a columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Biological Conservation* 7: 1-11.

Fiedler, P.L. y Kareiva, P.M. 1998. Conservation biology: for the coming decade. Chapman and Hall, New York.

Fox, G.A., y J. Gurevitch. 2000. Population Numbers Count: Tools for Near-Term Demographic Analysis. *The American Naturalist*. Vol. 156, No.

Fuchs, M.A., P.G. Krannitz, y A.S. Harestad. 2000. Factors affecting emergence and first-rear survival of seedling of Garry oaks (*Quercus garryana*) in British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management*. 137: 209-219.

Gaillard, J-M., M.Festa-Bianchet y N. Guilles Yoccoz. 1998. Populations dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *TREE*. Vol. 13, No. 2.

Gódinez-Alvarez, H. Valiente-Banuet A., Valiente Banuet, L. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacan Valley. Mexico. *Canadian Journal of Botany* 77: 1-6.

González - Rivera R. 1993. La diversidad de los encinos mexicanos. *Revista Sociedad Mexicana de Historia Natural*. XLIV: 125-142.

Golubov, J., M. C Mandujano, M. Franco, C. Montaña, L. E. Eguriarte y J. López-Portillo. 1999. Demography of the invasive woody perennial *Prosopis glandulosa* (Money mesquite). *Journal of Ecology*. 87: 955-962.

Goodrum, P.D., V.H. Reid, y C.E. Boyd. 1971. Acorn yields, characteristics, and management criteria of oak for wildlife. *Journal of Wildlife Management* 35: 520-532.

Gotelli, N.J. 1991. Demographic models for *Leptogorgia virgulata*, a shadow water gorgonian. *Ecology* 72: 457-467.

Grant, A. y T. G. Benton. 2000. Elasticity analysis for density-dependent populations in stochastic environments. *Ecology* 81(3) p. 680-693

- Griffin, J. 1971. Oak regeneration in the upper Camel Valley, California. *Ecology* 52: 862-868.
- Groos, K., J. R. Lockwood III, C. Frost and W. F. Morris. 1998. Modeling Controlled Burning and Trampling Reduction for Conservation of *Hudsonia montana*. *Conservation Biology* 12: 1291-1301.
- Harmer, R. 1994. Natural Regeneration of Broadleaved Trees in Britain: II Seed Production and Predation. *Forestry*, Vol. 67 No. 4 pp. 275-286.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of Plants. Academic Press, London.
- Heppell, S. S., H. Caswell, y L.B. Crowder. 2000. Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology* 81 (3) 654-665.
- Holmes, T. 1996. Restoring oak populations Part II: Acorn storage and germination. *Fremontia*, Vol. 24 (4). Pp. 12-14.
- Horvitz, C.C. Schemske, D.W. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65: 155-192.
- Horvitz, C. C. Schemske, D.W. y H. Caswell. 1997. The "importance" of life history stages to population growth: prospective and retrospective analysis. In *Structured population models in marine, terrestrial, and freshwater systems* (eds. Tuljapurkar, S. y Caswell, H.), pp. 247-272.
- INEGI, 1987. Carta Topográfica de San Francisco Totimehuacan E14B53. Escala 1:50 000.
- INEGI, 1987. Síntesis Geográfica, Nomenclátor y Anexo Cartográfico del Estado de Puebla.
- INIF, 1979. Instructivo para el Estudio Fito-ecológico del Eje Neovolcánico. Secretaría de Agricultura y Ganadería Forestal y de la Fauna. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. Boletín divulgativo. No. 45.
- Kephart, S. R. y C. Paladino. 1997. Demographic change and microhabitat variability in grassland endemic, *Silene douglasii* var. *oraria* (Caryophyllaceae). *American Journal Botany* 84(2): 179-189.
- Koenig, W. D. 1994. Acorn Production by Oaks in Central Coastal California: Variation within and among years. *Ecology* 75(1) 99-109.

Koenig, W.D. 1994. Estimating acorn crops using visual surveys. *Can. J. For. Res.* Vol. 24, pp.2105-2111.

Lefkovitch, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrika* 21: 1-18.

Leslie, P. 1945. On the use of matrices on certain population mathematics. *Biometrika* 33: 213-245.

Mandujano, M.C., C. Montaña, M. Franco, J. Golubov y A. F. Martínez. 2001. Integration of demographic annual variability in a clonal desert cactus. *Ecology*: 82(2), pp. 344-359.

Martorell, C., E.M. Peters. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation*. Article press

McPherson, G.R. 1992. Ecology of oak Woodlands in Arizona. In: Foliois, P. edit. *Ecology and Management of oak and associated woodlands: perspectives en the southwestern U.S. and Northern Mexico*.

Maron, L.J. y S. N. Gardner. 2000. Consumer pressure, seed versus safe-site limitation, and plant population dynamics. *Oecologia* 124: 260-269.

Martínez, M. 1951. Los Encinos de México y Centroamérica. *Annales del Instituto de Biología*. Universidad Nacional Autónoma de México.

Martínez, R. M. y E. Álvarez Buylla. 1995. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Bol. Soc. Bot. México* 56: 121-153.

Mendoza, A. y K. Oyama. *Ecology, Management and Conservation of Potentially Ornamentals Palms*. Universidad Nacional Autónoma de México, D.F.

Menges, E.1990. Population viability analysis for an endangered plant. *Conservation Biology* 4: 52-62.

Mills, L.S., D. F. Doak y M. J. Wisdom. 1999. Reliability of Conservation Actions Based on Elasticity Analysis of Matrix Models. *Conservation Biology*. Vol 13, No. 4 pp. 815-829.

Menges, E.S., y R. W. Dolan. 1998. Demographic viability of populations of *Silene regia* in Midwestern prairies: relationships with fire management, genet variation, geographic location, population size and isolation. *Journal of Ecology*, 86: 63-78.

- Miranda, F y E. Hernández-X. 1963. Los Tipos de Vegetación de México y Clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México 18: 29-179.
- Nakaoka. M. 1996. Dynamics of age-and Size-Structured Populations in Fluctuating Environments: Applications of Stochastic Models to Natural Populations. Res. Popul. Ecology. 38(2) pp. 141-152.
- Nixon, K. C. 1993. The genus *Quercus* in Mexico. In T.P Ramamoorthy., Bye R. and J.E. Fa (eds) Biological Diversity of Mexico. Oxford University Press.
- Nyandiga. C. O. y G.R McPerson. 1992. Germination of two warm-temperate oaks, *Quercus emory* and *Quercus arizonica*. Can. J. For. Res. 22: 1395-1401.
- Olmsted, I., y E.R. Álvarez- Buylla. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. Ecological Applications 5: 484-500.
- Olson, D. 1974. *Quercus*. In: Seeds of woody plants in the United States. Forest Service. Agriculture Handbook No. 450. pp. 692-703.
- Oostermeijer, J.G.B., M. I. Brugman, e. R. de Boer and H. C.M. Den Nijs. 1996, Temporal and spatial variation in the demography of *Gentiana pneumonanthe*, a rare perennial herb. Journal of Ecology 84: 153.166.
- Ovingtón, J. D. y G. Murray. 1984. Determination of Acorn Fall. Quarterly Journal of Forestry. Vol. LVIII No. 2.
- Pears, M.1977. Basic biogeographic. Longman, New York, U.S.A.
- Peña. R. V. y Consuelo Bonfil. 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: 5-20.
- Pfister, C.A. 1998. Patters of variance in stage-structured populations: Evolutionary predictions and ecological implications. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, Vol. 95. pp. 213-218.
- Picó, F. X. 2000. Demographic analysis of three herbaceous perennial plants with different life histories: a matrix modeling approach. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona.

- Pinard, M. 1993. Impacts of Stem Harvesting on Populations of *Iriartea deltoidea* (palmae) in an Extractive Reserve in Acre, Brazil. *Biotropica* 25(1): 2-14.
- Piñero, D., M. Martínez-Ramos y J. Sarukan. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology* 72: 977-991.
- Quaterman, E y C. Keever. 1962. Southern mixed hardwood forest. Climax in the Southeastern Coastal Plain, U.S.A. *Ecological Monographs* 32: 167-185.
- Ritter, M. W. y C. M. Naugle. 1999. Populations characteristics, germination and proposed management of *Elaeocarpus joga* Merr. On Guam: a regionally endemic tree. *Micronesica* 31(2): 275-281.
- Rzedowski, J. 1978. La Vegetación de México. 1era. edición. Editorial Limusa, México.
- Silvertown, J., M. Franco, I. Pisanty, y A. Mendoza. 1993. Comparative plant demography: relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81: 465-476.
- Silvertown, J., M. Franco y K. McConway. 1992. A demographic interpretation of Grime's triangle, *Functional Ecology*, 6: 130-136.
- Silvertown, J., M. Franco, y E. Menges. 1996. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant population for conservation. *Conservation Biology* 10: 591-597.
- Smith, D.W. 1993. Oak regeneration: The scope of the problem. In: Loftis, d. & C.F. McGee (eds) Oaks regeneration: serious problems, practicals recommendations. Gen. Tech. Rep. SE-84 Southeastern Forest Experiment Station. Forest Service, U.S. Department of Agriculture. Asheville, NC, U. S.A. pp: 40-52.
- Tovar. S. E., Z. Canón-Santana, K. Oyama. 2003. Canopy arthropod communities on Mexican oaks at sites with different disturbance regimes. *Biological Conservation* 115: 79-87.
- Turnbull, L.A., M. J. Crawley y M. Rees. 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *OIKOS* 88: 225-238.
- Valencia, A. S. 1992. Contribución al conocimiento del género *Quercus* (Fagaceae) de Guerrero. Boletín No. 1. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, D.F.

- Valencia, A. S. 2004. 2004. Diversidad del Género *Quercus* (Fagaceae) en México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 75: 33-55
- Valverde, T. y J. Silvertown. 1997. An integrated model of demography, patch dynamics and seed dispersal in a woodland herb, *Primula vulgaris*. OIKOS 80: 67-77.
- van Groenendael, J. H. Kroon, y H. Caswell. 1988. Projection Matrices in Population biology: Trend in Ecology and Evolution 3: 264-269
- van Tienderen. P.H. 1995. Life cycle trade-offs in matrix populations models. Ecology 76(8) pp. 2482-2489.
- van Tienderen, P.H. 2000. Elasticities and the link between demographic and evolutionary dynamics. Ecology 81(3): pp. 666-679.
- Vavrek. M.C., J.B. McGraw y H.S. Yang. Within-population variation in demography of *Traxacum officinale*: season-and size-dependent survival, growth and reproduction.
- Vázquez, V., M.L. 1992. El género *Quercus* (Fagaceae) en el Estado de Puebla, México. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Superiores "Zaragoza".
- Veblen, T.1978. Forest Conservation in Highland Guatemala. The Geographical Review 68: 417-434.
- Wilson, E.O. y Bossert, W.H. 1971. A primer of population biology. S. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Zar, J. H. 1984. Biostatistical analysis. 2da edición. Prentice-Hall, New Jersey, USA.
- Zavala- Chávez, F. 1990. Los encinos mexicanos: un recurso desaprovechado. Ciencia y Desarrollo No.-Dic: 43-51.
- Zavala, F. y E. García. 1997. Plántulas y rebrotes en la regeneración de encinos en la Sierra de Pachuca, Hidalgo. Agrociencia Vol. 31.
- Zudeima, P. A. 2000. Demography of exploited tree species in the Bolivian Amazon. Ph Thesis. Universities of Utrecht, PROMAB, Netherlands.