



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE  
SAN NICOLAS DE HIDALGO**

**COORDINACIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**PROGRAMA INSTITUCIONAL DE MAESTRÍA EN  
CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**FACULTAD DE BIOLOGÍA**

**REGENERACIÓN NATURAL DE *Quercus castanea* Neé (Fagaceae) EN  
BOSQUES FRAGMENTADOS DE LA CUENCA DE CUITZEO,  
MICHOACÁN.**

**TESIS**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE MAESTRO EN CIENCIAS  
BIOLÓGICAS (ECOLOGÍA Y CONSERVACIÓN)**

**PRESENTA**

**SAIRA PATRICIA PÉREZ LÓPEZ**

**TUTOR: DOCTOR EN CIENCIAS PABLO CUEVAS REYES**

**CO-TUTOR: DOCTOR EN CIENCIAS ANTONIO GONZÁLEZ RODRÍGUEZ**

**MORELIA MICHOACÁN.**

**MARZO 2014**

**U.M.S.N.H**



**FACULTAD  
DE  
BIOLOGÍA**

## AGRADECIMIENTOS

- Al Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas de la UMSNH, por la oportunidad académica que me dieron para mi crecimiento personal y profesional.
- Agradezco ampliamente al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico brindado, indispensable para mi obtención del grado.
- Al Dr. Felipe García Oliva mi más sincero agradecimiento por todas las enseñanzas que dejó, que fueron muchísimas, y por permitirme ser parte del proyecto “El Papel de las especies de *Quercus* en la captura de carbono y su respuesta al cambio climático global: una aproximación regional en la cuenca de Cuitzeo, Michoacán”, financiado por el fondo sectorial SEMARNAT-CONACyT.
- Al Dr. Pablo Cuevas Reyes por permitirme ser parte nuevamente de su equipo de trabajo y por la huella tan importante que dejó en mi formación académica en mí paso por la universidad.

- Un agradecimiento y reconocimiento especial a la M.C. Patricia Silva Sáenz por brindarme todo su apoyo y amplio conocimiento en una parte importante de este proyecto. Así como por confiar en mí y brindarme su más sincera amistad.
- A todo el Comité Tutorial, Dr. Felipe García Oliva, Dr. Pablo Cuevas Reyes, Dra. Yvone Herrerias Diego, Dra. Fabiola López Barrera y Dr. Antonio González Rodríguez, porque cada una de sus aportaciones mejoraron enormemente este proyecto, enseñándome el gusto por la ciencia y el placer por la investigación. Sin sus enseñanzas y aportaciones este proyecto no se habría logrado. Mil gracias a todos ustedes.
- Quiero agradecer al Dr. Antonio González Rodríguez, porque sus enseñanzas desde la universidad han cambiado por completo mi forma profesional de ver y hacer las cosas. Me enseñó el valor de la responsabilidad y el cumplimiento sin dejar de lado nunca su ética y su calidad humana. Me llevo de él muchos aprendizajes académicos y mucho crecimiento personal, pero sobre todo me llevo un gran amigo. Toño, gracias por tu paciencia para este proyecto y porque a pesar de todo confiaste en mí impulsándome a seguir adelante a pesar de los obstáculos. Muchísimas gracias y para ti toda mi admiración y respeto.

## **NO QUIERO DEJAR PASAR LA OPORTUNIDAD PARA AGRADECER ...**

A mi familia entera...

Porque son mi impulso diario que me recuerdan cual es mi drama es esta vida. Gracias.

A mis hermanos Leonardo y Eridani

Por ser mi apoyo constante ante cualquier adversidad, se que están conmigo a pesar de la distancia, tienen siempre las palabras indicadas para reconfortarme o simplemente sacarme una buena carcajada, de esas que solo ellos saben, los quiero.

A mis amigos Carlos y Selene

Compartimos tantos momentos juntos y conocemos nuestras facetas emocionales que ya son parte de mí, son los hermanos que pude escoger, los quiero!!

*A mis padres Carmen y Leopoldo*

Ejemplos a seguir, son mi punto de partida y mi fortaleza eterna. No hay palabras que puedan expresar toda mi admiración y respeto, gracias a ustedes soy lo que soy, sus lecciones de vida son invaluable, sin ustedes ni este ni otro proyecto hubiera sido posible. A ti papá por ser tan ecuánime marcando las pautas en los tiempos exactos. A ti mamá porque como mujer eres mi ejemplo a seguir, Dios los bendiga.

¡Los amo!

*A Roberto*

Porque tú sola presencia cambia mi día a día, al hacerme mejor ser humano, al enseñarme de manera involuntaria lo verdaderamente importante en la vida y porque a pesar de los pesares, un solo ¡te amo! dicho por ti hace que todo valga la pena. Gracias por ser parte de este nuestro proyecto de vida que emprendimos juntos. Mucho camino por recorrer muchas experiencias de las cuales tenemos que aprender.

*¡Te amo corazón de melón!*

**Este trabajo está dedicado a ...**

**Mi pequeño Nahum**

El simple latido de tu corazón dentro de mi ser cambio en un instante mi vida entera.

Te conozco desde siempre, me conoces más que nadie en el mundo, pues eres el único que sabe cómo suena mi corazón desde adentro.

¡Te amo Nahum!

## CONTENIDO

<b>Resumen</b>	1
<b>Abstract</b>	2
<b>1. Introducción</b>	3
1.1. Etapas del ciclo de Regeneración y factores involucrados	5
1.2. Efecto de la perturbación antropogénica sobre la regeneración de los bosques	8
1.3. Regeneración natural de poblaciones de encinos	10
1.4. Efecto de la perturbación sobre la regeneración de encinos	15
1.5. Estudios de regeneración de encinos en México	16
<b>2. Pregunta de investigación</b>	19
<b>3. Objetivo general</b>	19
3.1. Objetivos particulares	19
<b>4. Metodología</b>	20
4.1. Área de estudio	20
4.2. Descripción de las especies de encino estudiadas	21
4.2.1. <i>Quercus castanea</i> Neé	21
4.2.2. <i>Quercus laeta</i> Liebm.	22
4.2.3. <i>Quercus deserticola</i> Trelease.	22
4.3. Diseño de muestreo	24
4.4. Estructura poblacional de <i>Quercus</i> spp. y de la comunidad vegetal asociada	24
4.5. Caracterización climática	25
4.6. Caracterización edáfica	26
4.7. Análisis estadístico	28

<b>5. Resultados</b>	29
5.1. Estructura y composición vegetal	29
5.2. Densidad y tamaño de plántulas	34
5.3. Estructura de la comunidad de herbáceas del sotobosque	37
5.4. Patrones de regeneración de las tres especies principales de encino	38
<b>6. Discusión</b>	43
6.1. Patrones de regeneración de <i>Quercus castaneae</i> Née	43
6.2. Patrones de regeneración de las otras dos especies de encino	48
<b>7. Conclusión</b>	55
<b>8. Referencias</b>	57
<b>9. Anexos</b>	66

## RESUMEN

La regeneración natural de plantas se entiende como un conjunto de procesos ecológicos cíclicos que depende de factores bióticos y abióticos específicos. Los procesos de regeneración natural de encinos han sido analizados desde varios enfoques, sin embargo, las interacciones entre los factores bióticos y abióticos complican distinguir los procesos facilitadores o inhibitorios. El objetivo de este trabajo fue evaluar los principales factores bióticos y abióticos que favorecen o limitan los procesos de regeneración natural de poblaciones de *Quercus* spp. Neé (Fagaceae) en la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán, en cinco sitios elegidos bajo un gradiente climático, donde se hicieron mediciones edáficas y de la estructura poblacional de *Quercus* spp., así como de la vegetación asociada. Se encontró una asociación positiva de la densidad de plántulas de *Q. castanea* con la concentración del nitrógeno y fósforo encontrado en el mantillo del suelo, así como asociaciones negativas entre el número de hojas promedio de las plántulas de *Q. castanea* y la densidad de árboles adultos de la misma especie. Se determinaron los patrones de regeneración *Q. deserticola* y *Q. laeta*, que fueron después de *Q. castanea* las especies más abundantes. La densidad de plántulas de *Q. deserticola* se encontró asociada positivamente con la relación Nitrógeno microbiano: Fósforo microbiano (Nmic:Pmic), con la concentración de Fósforo Orgánico Disuelto (POD) y con la humedad del suelo, y negativamente con la concentración de nitrógeno del mantillo. Por otra parte, el número de hojas de las plántulas se relacionó positivamente con la relación Nmic: Pmic y la concentración de amonio ( $\text{NH}_4^+$ ) y nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) del suelo. Para *Q. laeta* se encontró una relación positiva de la densidad de plántulas de esta especie con la densidad de plántulas de *Q. castanea* y *Q. deserticola*. El número de hojas estuvo asociado positivamente con el número promedio de hojas de *Q. deserticola* y negativamente asociado con la riqueza del sotobosque y la concentración de ( $\text{NH}_4^+$ ). En conclusión, el retorno de nutrientes al suelo a través de la hojarasca producida por los árboles adultos parece jugar un papel importante en el proceso de regeneración natural de los encinos. Sin embargo, aún se requieren de más estudios sobre la regeneración natural de encinares mexicanos para proponer estrategias de manejo y conservación.

**Palabras clave:** regeneración, *Quercus*, nutrientes en suelo.

## ABSTRACT

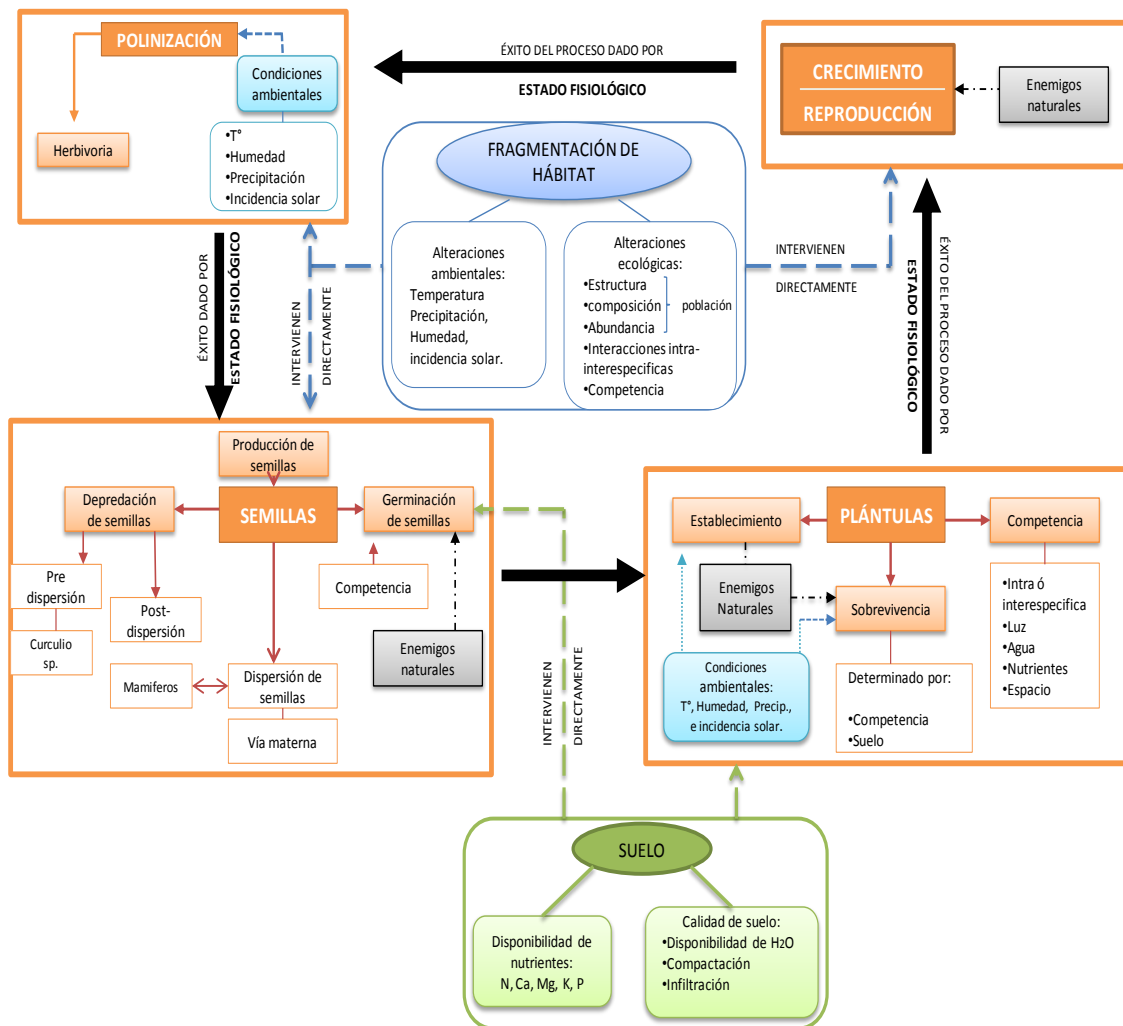
Natural regeneration of plant populations can be understood as a series of cyclic ecological processes that depends on specific abiotic and biotic factors. The processes of natural regeneration in oak populations has been analyzed using several approaches, however, the interactions among abiotic and biotic factors make it difficult to determine the facilitating or inhibitory factors. The goal of this study was to evaluate the main abiotic and biotic factors that facilitate or limit the natural regeneration of *Quercus castanea* spp. Née (Fagaceae) in the Cuitzeo Basin, Michoacán. Five sites were chosen representing a climatic gradient, and at each site we characterized soil nutrient concentrations, the population structure of *Quercus* spp., and the associated plant community. A positive association was found between *Q. castanea* seedling density with the nitrogen and phosphorus concentration in litter, as well as a negative association between the number of leaves of *Q. castanea* seedlings and the adult density of the same species. We also determined the regeneration patterns of *Q. deserticola* and *Q. laeta*, which were the most abundant species after *Q. castanea*. Seedling density in *Q. deserticola* was positively associated with the proportion microbial nitrogen: microbial phosphorus (Nmic: Pmic), with the concentration of dissolved organic phosphorus (DOP) and with soil humidity, and negatively with nitrogen concentration in litter. On the other hand, the number of leaves in the seedlings was positively related to the proportion Nmic:Pmic and the concentration of ammonium (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) and nitrate (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) in the soil. For *Q. laeta* we found a positive relation between seedling density and the seedling density of *Q. castanea* and *Q. deserticola*. The number of leaves in the seedlings was positively associated with the number of leaves in *Q. deserticola* seedlings and negatively with the understory species richness and NH<sub>4</sub><sup>+</sup> concentration. In conclusion, the return of nutrients to the soil through the litter produced by the adult trees seems to play an important role in the process of natural regeneration of oak populations. However, more studies are required about natural regeneration in oak forests in Mexico, to develop management and conservation strategies.

**Key words:** regeneration, *Quercus*, soil nutrients.

## 1. INTRODUCCIÓN

La regeneración natural de poblaciones de plantas se entiende como un conjunto de procesos ecológicos cíclicos cuyo éxito o inhibición depende de factores bióticos y abióticos específicos. La polinización, el desarrollo de las semillas, la dispersión, la depredación de semillas, la germinación, la sobrevivencia y el establecimiento de plántulas, son algunos de los procesos de los cuales dependerá el éxito y dominancia de las especies a largo plazo (Buckley y Sharik, 1998). Todos los procesos involucrados en la regeneración se encuentran estrechamente relacionados. Por ejemplo, los periodos de floración vienen acompañados de la polinización, que culmina con el desarrollo y la producción de semillas viables que quedan disponibles para ser dispersadas. La germinación de las semillas es un paso fundamental para el establecimiento de nuevas plántulas, cuya sobrevivencia depende de una serie de etapas subsecuentes de desarrollo que serán importantes para el establecimiento como adultos reproductivos capaces de contribuir a la reanudación del ciclo (Pérez-Ramos, 2007).

En cada uno de estos procesos, hay factores que determinan el éxito de la regeneración. Los factores que modulan la regeneración natural del bosque se han descrito como bióticos y abióticos. Se entienden como factores bióticos todas aquellas interacciones bióticas que las especies vegetales pueden sostener con otras especies, tanto vegetales como animales, y las repercusiones que éstas puedan tener en el proceso de la regeneración. Los factores abióticos representan las condiciones ambientales y características propias del suelo (e. g. disponibilidad de agua, compactación, infiltración, etc.), así como de disponibilidad de luz, espacio, etc., que las especies puedan necesitar, y las relaciones que estos factores puedan interactuar con las especies vegetales y con los factores bióticos a la par (Figura 1).



**Figura 1.** Diagrama conceptual que muestra las interrelaciones entre los principales factores que modulan el proceso de regeneración de poblaciones de árboles.

## **1.1. Etapas del ciclo de regeneración y factores involucrados**

### *Floración*

Se denomina floración al lapso de tiempo que transcurre desde la apertura de los capullos de la flor hasta la marchitez de la misma (Rzedowski y Rzedowski, 2005). El papel funcional de las flores en términos de regeneración natural se encuentra a nivel de sus estructuras reproductoras, donde se lleva a cabo el proceso de polinización. La sobrevivencia de las flores depende de tres factores principalmente, las condiciones fisiológicas de los árboles, las condiciones ambientales y la presión ejercida por los herbívoros. El buen estado hídrico y fisiológico de los árboles se encuentra ligado a la calidad y cantidad de nutrientes y a la humedad disponible en el suelo, que le otorgan los recursos necesarios a la planta para producir la cantidad necesaria de flores (Shaw, 1968). Las condiciones ambientales como temperatura, luz y humedad pueden retardar o activar la floración. Se ha reportado que la temperatura ambiental antes de la floración determina el éxito del proceso en las plantas leñosas. Por ejemplo, las bajas temperaturas pueden inhibir la floración o retardar el desarrollo de los granos de polen (Rodríguez-Rajo *et al.*, 2000). Por otro lado, la herbivoría, llevada a cabo en este caso por insectos y algunos mamíferos, disminuye la cantidad de flores para su posible polinización, afectando directamente la cantidad de semillas producidas.

## *Polinización*

En el caso de las angiospermas, la polinización es la llegada del polen al estigma, la germinación del polen y el crecimiento del tubo polínico. El grado en el que el éxito de la polinización se ve afectado por distintos factores bióticos y abióticos depende del vector principal de polinización y del sistema de apareamiento de las especies de plantas. Por ejemplo, las plantas dioicas o autoincompatibles que dependen de vectores animales para la polinización, pueden verse críticamente afectadas por la reducción de los tamaños poblacionales o la extinción de sus polinizadores (Williams y Winfree, 2013). Por su parte, las especies que utilizan al viento como vector de dispersión del polen pueden verse afectadas por factores abióticos, tales como la intensidad y dirección del viento, así como la temperatura y humedad ambiental (Culley *et al.*, 2002).

## *Desarrollo de las semillas*

Las semillas son consideradas los propágulos más importantes que contribuyen a la regeneración de las comunidades arbóreas (Martínez-Ramos y Soto-Castro, 1993). Una baja producción de semillas puede tener graves repercusiones para la composición de los bosques. La regeneración a partir de semillas depende de la dispersión, los niveles y tipos de depredación, la facilidad para formar bancos de semillas, la latencia, la capacidad para germinar, y de las estrategias de sobrevivencia para poder establecerse como plántula (Montenegro y Vargas, 2008). Sin embargo, todas y cada una de estas variables están estrechamente ligadas a condiciones ambientales e interacciones bióticas que determinan el éxito o mortalidad de las semillas y sus procesos subsecuentes.

### *Dispersión y depredación de semillas*

Las especies de plantas han desarrollado diferentes mecanismos de dispersión de sus semillas, lo cual sugiere que la separación espacial entre progenitores y descendientes confiere ciertas ventajas (Howe y Smallwood, 1982; Nathan y Casagrandi, 2004). Estos mecanismos incluyen modificaciones para la dispersión por animales, por el viento, el agua o la auto-dispersión (Howe y Smallwood, 1982). A pesar de esto, la dispersión de las semillas es por lo general limitada y lo más común es observar una rápida disminución en la densidad de semillas dispersadas, conforme se incrementa la distancia al individuo progenitor (Howe y Smallwood, 1982; Nathan y Casagrandi, 2004). Los patrones de sobrevivencia de las semillas dependen a su vez de las características del hábitat, así como de la depredación por insectos, aves, mamíferos y ataques por patógenos (Howe y Smallwood, 1982; Manson *et al.*, 1998; Wenny, 2000).

### *Germinación y establecimiento de plántulas*

Los factores bióticos que afectan la germinación y el establecimiento de las plántulas son principalmente la depredación, la herbivoría y la competencia intra e interespecifica (Guevara *et al.*, 2004). Por su parte, también son cruciales las características del suelo, tales como el grado de compactación, la capacidad de infiltración, el contenido de materia orgánica y la disponibilidad de nutrientes (Holl, 1999; Aide *et al.*, 2000; Zimmerman *et al.*, 2000; Ramírez-Marcial, 2003). Según varios autores, la disponibilidad de nutrientes en el suelo es el principal factor determinante en el proceso de regeneración. (Bazzaz y Miao, 1993; Catovsky y Bazzaz, 2002; Catovsky *et al.*, 2002).

Una mayor disponibilidad de nitrógeno en el suelo favorece el establecimiento de las plántulas. Sin embargo, la mortalidad de las plántulas puede incrementarse cuando el suelo presenta una sobre fertilización a causa de actividades antropogénicas, tales como la introducción de ganado o la fertilización de zonas de cultivo aledañas a los bosques (Booth, 1988; Grubb *et al.*, 1996). Adicionalmente, el exceso de nutrientes puede aumentar la probabilidad de invasiones biológicas de plantas y animales, resultando en cambios en la composición y estructura de la comunidad (Catovsky y Bazzaz, 2002; Catovsky *et al.*, 2002).

## **1.2. Efectos de la perturbación antropogénica sobre la regeneración de los bosques**

La variación en la intensidad, frecuencia y distribución de las perturbaciones representa una de las principales fuerzas que determinan los patrones de regeneración. Las perturbaciones naturales consideradas como importantes para la regeneración de los ecosistemas forestales incluyen eventos de inundaciones, sequías, viento y fuego (Ramírez- Marcial, 2003). Estas perturbaciones pueden inhibir o favorecer la regeneración natural dependiendo de las características de historia de vida de las especies y de las condiciones específicas después de la perturbación. Los efectos de la perturbación también pueden diferir entre plántulas y adultos.

La fragmentación del hábitat resultado de diferentes actividades antropogénicas (e. g. deforestación, agricultura, ganadería, etc.), han provocado alteraciones ecológicas que limitan los procesos de regeneración natural en numerosas especies de plantas dentro de los bosques templados (Dey *et al.*, 2009). El proceso de fragmentación involucra la pérdida de hábitat, entendida como la disminución total del área del hábitat original a partir de una comparación histórica, y la fragmentación *per se*, referida como la creación de parches o “islas” de hábitat

cada vez más pequeños y aislados entre sí (Fahrig, 2003). La respuesta de las plantas puede variar ante procesos de fragmentación y dependerá de los atributos reproductivos, procesos de dispersión y patrones demográficos de las especies (Saunders *et al.*, 1991; Aguilar *et al.*, 2008).

La mayoría de los ecosistemas fragmentados, a diferencia de los ecosistemas originales, no son capaces de soportar una gran diversidad de especies de plantas y animales, debido principalmente a los efectos de borde que dejan expuesto al fragmento a condiciones atípicas, que convierten el borde en un ecotono en el cual ocurren cambios microclimáticos y biológicos (Baldi, 1999). Así, los fragmentos se vuelven más secos, luminosos y calurosos, y estas condiciones pueden inhibir la germinación de las semillas, así como el establecimiento y crecimiento de plántulas, afectando las condiciones necesarias para la regeneración de las poblaciones de plantas y alterando significativamente el reclutamiento arbóreo (Bustamante *et al.*, 2004). De igual forma, la fragmentación del hábitat puede reducir la producción de semillas debido a alteraciones en los procesos y patrones de polinización, así como al incremento en los porcentajes de semillas depredadas y la reducción de la cantidad de semillas dispersadas. Con la fragmentación de hábitat se puede ver favorecida la invasión por parte de pastos y especies exóticas, lo que disminuye las posibilidades de establecimiento de plántulas de las especies arbóreas nativas (Holl, 1999; Guevara *et al.*, 2004). Como consecuencia, la fragmentación y los efectos de borde incluyen cambios en la composición, abundancia y estructura de las poblaciones, así como alteraciones en las interacciones tróficas, cambios en la estructura de gremios y cambios en los patrones de herbivoría (Tovar-Sánchez *et al.*, 2004).

### 1.3. Regeneración natural de poblaciones de encinos

El género *Quercus* (encinos o robles) es uno de los grupos de plantas leñosas más importantes a nivel mundial, tanto en términos del número de especies y de biomasa total, como por su valor económico y ecológico (Nixon, 1993). El género *Quercus* se subdivide en dos subgéneros: *Cyclobalanopsis*, el cual se encuentra en el este y sureste Asiático, y *Quercus*, con distribución Holártica. Las especies del género *Quercus* juegan un papel fundamental en el secuestro de carbono y contribuyen a mantener la diversidad biológica al establecer una gran diversidad de interacciones ecológicas con hongos, insectos, vertebrados y otras plantas (Kappelle, 2006). A pesar de su importancia, los bosques en los que se encuentran las especies de *Quercus* han estado sometidos a una fuerte presión antropogénica, que ha resultado en la conversión de una gran proporción de su superficie original en campos de cultivo o de pastoreo y en áreas urbanas, así como en una considerable fragmentación y perturbación de las áreas remanentes. Aún más, no se sabe hasta qué punto están comprometidos los procesos biológicos fundamentales de los que depende la continuidad de las poblaciones de árboles en estos bosques perturbados. Por estas razones, es de gran interés comprender la ecología de la regeneración en este grupo de árboles.

Los procesos de regeneración natural de encinos han sido analizados desde varios enfoques, aunque en general las interacciones entre los factores bióticos y abióticos hacen complicado distinguir los procesos ecológicos prioritarios y los factores que inhiben cada uno de estos procesos. Sin embargo, se ha logrado generalizar que existen tres factores limitantes principales en la regeneración de las poblaciones de encinos. Estos tres factores son la

producción limitada de bellotas, la mortalidad de las bellotas, y el fracaso en el establecimiento de las plántulas (Williamson, 1966; Shaw, 1968).

### *Producción de bellotas*

La producción de bellotas es un acontecimiento impredecible que varía espacial y temporalmente entre especies, entre localidades y entre individuos. La producción de bellotas puede verse disminuida por el poco éxito de la polinización y el aborto de las bellotas (Walters y Auchmoody, 1992). Los bosques dominados por encinos están directamente influenciados por el patrón de los periodos de producción masiva de bellotas, que varía en cada especie como respuesta directa a las condiciones ambientales (Sork *et al.*, 1993; Clotfelter *et al.*, 2007) y que funciona como fuerza estabilizadora en la dinámica de las comunidades (Ostfeld y Keesing, 2000; Clotfelter *et al.*, 2007). Los llamados años semilleros son producciones masivas de bellotas que ocurren entre cada dos y seis años, que se han explicado como una estrategia para saciar a los posibles depredadores y garantizar de esta forma la sobrevivencia de la progenie (Crawley y Long, 1995; Koenig y Knops, 2005).

Los años semilleros tienen una influencia directa sobre las poblaciones de aves, mamíferos e insectos que funcionan como depredadores, y al mismo tiempo son importantes en el proceso de dispersión y formación de bancos de semillas necesarios para el proceso de regeneración. En un estudio sobre *Quercus rubra* y *Quercus alba*, se encontró una relación positiva entre la producción masiva de bellotas y el crecimiento poblacional del ratón *Peromyscus leucopus* durante los años semilleros de ambas especies. Esta especie de ratón se reconoce como dispersor de bellotas dentro de los encinares (Clotfelter *et al.*, 2007).

Según Sork (1993), un año de alta producción de bellotas está siempre precedido por un año de baja a casi nula producción de bellotas, patrón que se ha encontrado en varias

especies tanto de encinos rojos, como de encinos blancos. Sin embargo, la cantidad de bellotas producidas por árbol dependerá directamente de los recursos disponibles para el árbol. Es decir, en los años calurosos, los árboles presentan un aumento en la tasa fotosintética y un aumento en los nutrientes disponibles en el suelo favoreciendo la producción de bellotas, mientras que en los años fríos y secos, se presenta una baja tasa fotosintética en los árboles y una menor cantidad de nutrientes en suelo, dando como resultado menor producción de bellotas (Koenig y Knops, 2005).

La producción masiva de semillas es un fenómeno grupal como resultado de la sincronía de la actividad reproductiva de las plantas dentro de la población. Sin embargo, cuando dos o más especies de encinos interactúan se presenta una cierta asincronía que se ha interpretado como un mecanismo para reducir la competencia entre especies simpátricas y amortiguar el consumo de bellotas por las diferentes poblaciones de depredadores durante los periodos de poca producción de bellotas (Crawley y Long, 1995). La sincronía en la producción de semillas también tiene influencia geográfica, y esta puede también depender de los niveles de lluvia y de la temperatura (Koenig y Knops, 2005).

### *Mortalidad de las bellotas*

La mortalidad de las bellotas es principalmente producto de la depredación y la desecación. La depredación se puede dividir en dos etapas. La primera es la llamada depredación pre-dispersión, realizada principalmente por insectos del género *Curculio* (Familia Curculionidae; Orden Coleoptera), que si bien no necesariamente ocasiona la muerte del embrión, sí puede producir la desecación de las bellotas o afectar el establecimiento de las plántulas que tienen recursos limitados en los cotiledones. Por ejemplo, Semel y Andersen

(1988) afirmaron que hasta el 50% del total de la producción de bellotas de *Q. alba* puede presentar daño por *Curculio* sp., reduciendo directamente los porcentajes de bellotas viables para su germinación y posible establecimiento

La segunda etapa es la depredación post-dispersión, realizada principalmente por pequeños mamíferos como ratones, ardillas, musarañas y algunas aves (Walters y Auchmoody, 1992). Muchos de estos agentes también realizan la dispersión de la bellotas, por lo que dependiendo de varios factores bióticos, pueden comportarse como depredadores y/o dispersores. Steele *et al.* (1993) en su estudio sobre *Q. phellos* y *Q. laevis* determinaron que los mamíferos llegan a ser depredadores muy importantes de las bellotas. También se encontró que la preferencia de los mamíferos depende de la especie de encino y de la concentración de metabolitos secundarios, principalmente taninos, en las semillas. Además, la germinación de las bellotas dependerá de la intensidad de daño ocasionado por los mamíferos.

En general, se ha encontrado que el tamaño de las bellotas es un atributo importante en los procesos de regeneración natural de bosque, ya que las especies con bellotas grandes tienen periodos más cortos de latencia y su germinación es más rápida, lo cual puede actuar como defensa contra la depredación post-dispersión. Los depredadores tienen una marcada preferencia por aquellas bellotas que presentan sus cotiledones intactos y que no han utilizado sus reservas nutritivas para el desarrollo de las plántulas (Bonfil, 1998).

Al igual que en otras especies de árboles, se considera que la dispersión de las bellotas tiene importancia como estrategia para contrarrestar los efectos de los enemigos naturales, y que la sobrevivencia está determinada por un patrón distancia-dependiente, pues entre mayor

sea la distancia de dispersión desde la planta madre, mayor será la probabilidad de sobrevivencia de las bellotas (López-Barrera *et al.*, 2006).

### *Establecimiento de las plántulas*

Las características del suelo como compactación, infiltración, humedad, pH, y disponibilidad de nutrientes, principalmente nitrógeno, juegan un papel crucial en los procesos de regeneración.

Se ha reportado que las relaciones simbióticas con hongos micorrizógenos que se presentan en algunas especies de encino pueden llegar a facilitar la asimilación de estos nutrientes presentes en el suelo, ayudando en el establecimiento de las plántulas de encinos. Dickie *et al.* (2002) encontraron altas concentraciones de fósforo y nitrógeno en plántulas de encino que se encuentran cerca de otra especie de *Quercus* debido a la simbiosis con micorrizas. Por ejemplo, *Q. rubra* presenta alta tasa de germinación y altos niveles de concentración de nitrógeno y fósforo en las plántulas cuando se encuentra cerca de *Q. montana*, una de las especies que tiene una alta tasa de asociación con micorrizas. Se considera que una alta diversidad de micorrizas le permite a las plántulas de encino absorber nutrientes, particularmente nitrógeno, aún cuando su grado de disponibilidad en el suelo sea reducido, o bajo condiciones de disturbio (Kranabetter, 1999). Por lo tanto, la conclusión importante del trabajo de Dickie *et al.* (2002) es que pudiera existir un efecto facilitador de la regeneración entre distintas especies de encinos, mediado por la simbiosis con micorrizas.

El siguiente factor limitante del establecimiento de las plántulas es la depredación, que puede ser realizada por algunos mamíferos como venados, conejos, ratones (Galford *et al.*, 1991) e insectos. Los individuos juveniles que han logrado un crecimiento subterráneo considerable podrían ser capaces de recuperarse de un evento de herbivoría intenso e inclusive

de la defoliación completa, pero una pérdida de hojas significativa en plántulas recién emergidas probablemente ocasionará su muerte. Por lo tanto, la mortalidad de las plántulas durante sus dos primeros años de vida puede ser extremadamente alta (Tyler *et al.*, 2006).

Finalmente, la competencia por recursos como luz, espacio, agua o nutrientes puede ocasionar altas tasas de mortalidad de las plántulas (Walters y Auchmoody, 1992). Se ha reportado que las plantas herbáceas y los pastos pueden llegar a ser factores limitantes de la regeneración natural de los encinos (Callaway y Davis, 1998). Sin embargo, algunas especies arbustivas pueden tener un efecto facilitador del establecimiento de las plántulas de encino, al proporcionar condiciones microclimáticas adecuadas (Rousset y Lepart, 2000).

#### **1.4. Efecto de la perturbación sobre la regeneración de encinos**

La perturbación de los hábitats naturales puede no ser negativa para todas las especies de encino. En algunos casos, la perturbación puede favorecer a algunas especies de *Quercus*, siempre y cuando las otras especies de plantas presentes en la comunidad sean poco tolerantes, poco abundantes y con menor capacidad competitiva que las plántulas de encino (Buckley *et al.*, 1998; Ramírez-Marcial, 2003). En particular, en términos de regeneración los encinos rojos (subgénero *Quercus* sección *Lobatae*) en ocasiones son más tolerantes a condiciones de perturbación que los encinos blancos, debido a que mediante la producción de una gran cantidad de bellotas pueden llegar a inhibir a sus competidores potenciales en el sotobosque, que son principalmente herbáceas y gramíneas (Buckley *et al.*, 1998).

Por su parte, Kouba *et al.* (2011) determinaron que hay seis factores que explican la distribución de las plántulas del encino blanco *Q. faginea* en la península Ibérica. Los tres más

importantes fueron la litología, la pendiente y la disponibilidad de agua, pero factores antropogénicos como el pastoreo, la formación de veredas de ganado y la distancia a la plantación más cercana de especies exóticas también tuvieron una considerable influencia.

Moore y Swihart (2007) mencionan en su estudio con *Q. alba* y *Q. robur* que el establecimiento de plántulas decrece considerablemente dentro de hábitats fragmentados por la ausencia de las ardillas encargadas de la dispersión. En la mayoría de los casos estudiados, la pérdida de la fauna (aves y mamíferos) durante la fragmentación de hábitat trae consigo una disminución de la sobrevivencia de bellotas y el establecimiento de estas como plántulas (Santos y Telleria, 1997; Moore y Swihart, 2007).

### **1.5. Estudios de regeneración de encinos en México**

Según la estimación más reciente (Valencia, 2004), en nuestro país se encuentran presentes 161 especies de encinos, lo que representa del 32 al 40% del número de especies reportadas a nivel mundial. Las tres secciones del subgénero *Quercus* (*Quercus* o encinos blancos, *Lobatae* o encinos rojos y *Protobalanus* o encinos intermedios) se encuentran en México, representadas aproximadamente por 81, 76 y 4 especies, respectivamente (Valencia, 2004). Es importante mencionar que de las 161 especies presentes en México, 109 se consideran endémicas, es decir el 68% de las especies en México son originarias de nuestro país. Desafortunadamente, el 50% de los bosques fragmentados en México se encuentran dominados por diferentes especies de *Quercus*. A pesar de esta problemática, aún son pocos los estudios que se han realizado en el país sobre los procesos de regeneración natural de encinos, necesarios para tener un diagnóstico de ésta problemática, así como para diseñar estrategias de regeneración y de conservación de las poblaciones de este importante género.

Por ejemplo, en el caso de *Q. crispipilis* en Chiapas, Quintana-Ascencio *et al.* (1992) encontraron que los factores limitantes de la regeneración de ésta especie son la depredación de bellotas y la acción de patógenos, herbívoros y competidores de las plántulas. Por su parte, Ramírez-Marcial (2003) encontró mayor densidad de plántulas de *Quercus* en las áreas con mayor disturbio en bosques montanos chiapanecos. Sin embargo, los cambios en las condiciones microclimáticas en estos sitios, ocasionan también altos niveles de mortalidad en las plántulas, lo que reduce su establecimiento.

López-Barrera y Newton (2005) estudiaron experimentalmente el efecto del tipo de hábitat sobre el porcentaje de germinación de *Q. crassifolia*, *Q. laurina* y *Q. rugosa* en bosques fragmentados de Chiapas (e. g. interior del bosque, borde o pastizal). El mayor porcentaje de germinación y menor porcentaje de daño por depredadores de semillas se registró en el pastizal en comparación con el borde y el interior del bosque, lo cual enfatiza la importancia de la dispersión para el establecimiento exitoso de las plántulas de encino.

En otro estudio experimental sobre el efecto del tipo de borde (borde “duro” entre bosque y pastizal o borde “suave” entre bosque y pastizal abandonado) en la sobrevivencia y crecimiento de plántulas de *Q. candicans*, *Q. crassifolia*, *Q. laurina*, *Q. rugosa* y *Q. segoviensis*, López-Barrera *et al.* (2006) observaron una mayor sobrevivencia y crecimiento en los hábitats abiertos adyacentes a los hábitats con cobertura arbórea. La identidad de las especies también influyó claramente en la sobrevivencia de las plántulas, siendo *Q. crassifolia* la especie con menor tasa de sobrevivencia y *Q. rugosa* la de mayor tasa de sobrevivencia.

En el estado de Michoacán aún no existen trabajos publicados sobre la regeneración de los bosques de encinos. Sin embargo, los dos tipos de bosques michoacanos que tienen a las especies de *Quercus* como las dominantes (bosques de encinos y bosques mixtos) son los que

han tenido la mayor tasa de deforestación en los últimos años. Por ejemplo, se han perdido 28,496 ha de bosques de encinos y 134,061 ha de bosques mixtos en 14 años (entre 1993 y 2007; Martínez *et al.*, 2012). Por lo anterior, es urgente que se realicen trabajos de regeneración de este tipo de bosques en el estado de Michoacán.

Aún cuando en últimas fechas se ha generando información sobre los diferentes procesos ecológicos que explican los patrones de regeneración de bosques, es insuficiente la información disponible sobre la regeneración natural de los bosques de encino mexicanos. Como se mostró en esta revisión, es claro que el proceso de regeneración es complicado y por lo tanto, es necesario hacer trabajos integrales que evalúen diversos factores simultáneamente. Esta información es urgente para proponer estrategias de manejo y conservación, sobre todo en aquellas regiones con las mayores tasas de pérdida de bosques templados, como lo es en el estado de Michoacán.

## **2. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN**

¿Cuáles son los factores bióticos o abióticos que favorecen o limitan la regeneración natural de poblaciones de encinos en fragmentos forestales en la cuenca de Cuitzeo, Michoacán?

## **3. OBJETIVO GENERAL**

Evaluar los principales factores bióticos y abióticos que favorecen o limitan los procesos de regeneración natural de poblaciones de *Quercus* spp. Neé (Fagaceae) en fragmentos forestales en la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán.

### **3.1. Objetivos particulares**

1. Describir la estructura de las poblaciones de encinos en cinco sitios a lo largo de un gradiente ambiental en la cuenca de Cuitzeo, así como la estructura y composición de las comunidades vegetales asociadas.
2. Describir los patrones de regeneración natural en términos de densidad y tamaño de plántulas, en los cinco sitios en la cuenca de Cuitzeo.
3. Explicar los patrones de regeneración natural de las poblaciones de encinos en términos de las variables climáticas, las características del suelo y la estructura de las poblaciones de encinos y de las comunidades vegetales asociadas en cada sitio.

## 4. METODOLOGÍA

### 4.1. Área de estudio.

El estudio se desarrolló en cinco sitios de la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán ( $19^{\circ}32' - 20^{\circ}05' \text{ N}$ ,  $100^{\circ}35' - 101^{\circ}30' \text{ W}$ ), elegidos bajo un gradiente de temperatura y precipitación haciendo uso de mapas de encinos remanentes, de su caracterización de perturbación y datos climáticos disponibles. Los sitios de estudio se ubicaron específicamente en el Cerro Pico del Águila ( $19^{\circ}37' \text{ N}$ ,  $101^{\circ}20' \text{ W}$ ), Atécuaro ( $19^{\circ}34' \text{ N}$ ,  $101^{\circ}11' \text{ W}$ ), Lagunillas ( $19^{\circ}35' \text{ N}$ ,  $101^{\circ}23'$ ), Umécuaro ( $19^{\circ}32' \text{ N}$ ,  $101^{\circ}15' \text{ W}$ ) y Jesús del Monte ( $19^{\circ}38' \text{ N}$ ,  $101^{\circ}09' \text{ W}$ ) (Figura 2).



**Figura 2.** Ubicación de los sitios de estudio dentro de la cuenca de Cuitzeo, Michoacán.

## **4.2. Descripción de las especies de encino estudiadas.**

### *4.2.1. Quercus castanea Née*

Árboles de 5-20 m de alto con diámetros que van de los 10 a los 80 cm, ramillas de 2.5 a 5 mm de grueso, tomentosas de color café castaño cuando son jóvenes, pronto glabras, generalmente con abundantes lenticelas; yemas de 2 a 4 mm de largo, ovoides o anguladas, de color café claro; presentan estipulas de 1 a 4 mm de longitud, lanceoladas; el envés de las hojas con abundante tomento de color amarillo, haz generalmente verde, con escasa pubescencia estrellada, con pelos glandulares, de color rojo; las hojas maduras de color blanco en el envés, coriáceas y rígidas, usualmente oblanceoladas, pero varían entre oblongas, lanceoladas y obovadas, de 2.5 a 1.5 cm de longitud por 1.3 a 5 cm de ancho, ápice agudo a redondeado, base subcordada o cordada, margen liso o revoluto provisto de 5 a 9 aristas a cada lado que se engrosan cerca de ápice, en ocasiones con cuatro serraciones a cada lado, presentan de 7 a 12 pares de nervios laterales; pecíolos tomentosos, pronto glabros y lisos de color moreno claro a amarillo, de 0.3 a 1 cm de longitud; sus flores estaminadas con aproximadamente 40 a 60 estambres, filamentos filiformes, las flores se encuentran incluidas en una bráctea amarillenta de 1.5 mm de longitud por 2 mm de ancho; presenta frutos anuales en grupos de 2 o 3 sobre un pedúnculo grueso de 4 a 5 mm de longitud, involucre hemisférico de 10 a 14 mm de diámetro por 5 a 10 mm de alto, escamas delgadas con escasa pubescencia de color gris, la bellota es ovoide de aproximadamente 18 a 25 mm de largo por 12 mm de ancho. Esta especie se distribuye en Michoacán a lo largo de la Cordillera Neovolcánica, incluyendo manchones en la parte central y este de la depresión del Río Lerma, así como en la parte central de la Sierra Madre del Sur (Bello y Labat, 1987). Esta especie es usada para la extracción de leña y carbón, su madera es utilizada para la construcción de arados, ejes de

carreta, horcones y cabos, así como para la construcción de juguetes y muebles de madera, y para la extracción de celulosa para la fabricación de papel. Tiene usos medicinales y se aprovechan los recursos forestales no maderables asociados con esta especie. En el estado de Michoacán no se cuenta con programas de manejo para esta especie (Arizaga *et al.*, 2009).

#### 4.2.2. *Quercus laeta* Liebm.

Árbol de 2 a 10 m de altura con diámetros del tronco aproximados entre 12 y 45 cm. Presentan una corteza café oscuro con surcos profundos y bien marcados. Presentan hojas lanceoladas u oblanceoladas de 3 a 15 cm de largo por 1 a 6 cm de ancho, haz verde oscuro y lustroso; envés verde amarillento pubescente. Presenta frutos anuales que se producen entre los meses de septiembre y febrero, solitarios o en pares; es una bellota de forma ovoide de 12 a 18 mm de largo. El hábitat de esta especie es en laderas, en bosques de pino-encino, entre los 2000 y los 2300 msnm, principalmente donde abundan los suelos pedregosos y someros. El principal uso de esta especie es el aprovechamiento de leña, carbón y para fabricación de horcones y cabos (Arizaga *et al.*, 2009).

#### 4.2.3. *Quercus deserticola* Trelease.

Árbol de 2-7 m de alto, corteza gris; ramillas de 1-3 mm de diámetro, densamente pubescentes, hojas jóvenes rojizas, haz verde, envés más pálido, con pubescencias más densas, hojas maduras oblongas, elípticas, elíptico-oblongas u obovadas, subcoriaceas, ápice agudo u obtuso, mucronado, base cordada o subcordada, borde entero, revoluto, ondulado o dentado, 2

a 3 dientes mucronados de cada lado; haz verde lustroso; peciolo de 2-5 (ó 6) mm de largo, de 0.51 mm de diámetro, pubescentes al igual que las ramillas, base engrosada; amentos femeninos con 3 a 10 flores en pedúnculos de hasta 30 mm; densamente pubescentes, fruto anual, o en grupos de 2 o 3 sobre pedúnculo de 2-9 mm de largo, cúpula hemisférica, de 14-17 (ó 20) mm de diámetro, las escamas con pubescencia blanca, las de la base engrosadas, las superiores menos pubescentes ápices obtusos; ligeramente elevados, bellota ovoide, pared interna del pericarpo glabra, de 11-13 (ó 19) mm de largo, de 11-15 de diámetro, un tercio de su largo incluida en la cúpula (Romero-Rangel *et al.*, 2002). Su floración se da en abril y su fructificación de julio a diciembre, comúnmente se le conoce como encino, encino tocuz o encino chico. Se han reportado algunos usos de *Q. deserticola*, pues la corteza es utilizada para la extracción de taninos, pero principalmente en esta zona se utiliza para su transformación a carbón (Romero-Rangel *et al.*, 2002; Luna-Jose *et al.*, 2003). La distribución de esta especie es muy amplia, se localiza entre los 2000-2800 m en los estados de Distrito Federal, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Estado de México, Michoacán y Querétaro, formando bosques de encino, pastizal y matorral xerófilo, en asociación con *Alnus* y *Cupressus* (Romero-Rangel *et al.*, 2002; Valencia, 2004).

#### **4.3. Diseño del muestreo.**

En cada uno de los cinco sitios de estudio se delimitaron diez cuadros de 20 x 20 m. Para esto, en cada sitio se trazó un transecto inicial de 100 m de longitud perpendicular a la pendiente principal. Sobre el transecto inicial, se trazaron cada 20 m cinco transectos secundarios de 50 m de longitud, cada uno perpendicular al transecto inicial, es decir, paralelo a la pendiente. Mediante un generador de números al azar, se eligieron dos puntos en cada uno de los transectos secundarios y se ubicó al individuo de *Quercus castanea* más cercano a cada uno de estos puntos, el cual funcionó como árbol central de un cuadro de 20 x 20 m. De esta forma se delimitaron en total 10 cuadros por sitio y 50 cuadros en total en los cinco sitios de estudio, representando un área total de aproximadamente 20,000 m<sup>2</sup>.

#### **4.4. Estructura poblacional de *Quercus* spp. y de la comunidad vegetal asociada.**

Se realizó el conteo de cada uno de los individuos adultos y juveniles de *Q. castanea* así como de cualquier otra especie de encino o de otros árboles o arbustos presentes dentro de cada uno de los cuadros. Usando un instrumento geoposicionador satelital de alta precisión (GARMIN MONTANA) se tomaron las coordenadas espaciales de cada uno los árboles. Así mismo, se midió su diámetro a la altura del pecho (DAP) con cintas diamétricas. Para hacer el conteo de las plántulas de encino, así como de las especies herbáceas del sotobosque, se trazó un subcuadro de 10 x 10 m dentro de cada uno de los cuadros. Para el caso de cada una de las plántulas de encino, se tomó la posición espacial, se midió la altura, se contó el número de hojas y se determinó la especie. Dentro del mismo subcuadro, se contabilizaron los individuos

de cada una de las especies de plantas herbáceas presentes y se tomaron ejemplares para su posterior identificación en el laboratorio.

#### 4.5. Caracterización climática

Para cada uno de los cinco sitios, se obtuvieron los datos de precipitación anual y temperatura media anual a partir del atlas climático digital del Estado de Michoacán disponible en <http://atlasclimatico.unam.mx/atlas/mich/mich.html> (Fernández-Eguiarte *et al.*, 2012). En la Tabla 1 se presentan las variables climáticas utilizadas.

**Tabla 1.** Datos de altitud, temperatura y precipitación promedio de los cinco sitios de estudio dentro de la cuenca de Cuitzeo, Michoacán.

<b>Sitio</b>	<b>Altitud (msnm)</b>	<b>Precipitación anual (mm)</b>	<b>Temperatura media anual(°C)</b>
Pico del Águila	2606	1200	15.8
Lagunillas	2417	1150	14.4
Atécuaro	2292	1000	15.6
Umécuaro	2133	950	15.1
Jesús del Monte	2250	850	17

#### **4.6. Caracterización edáfica**

Se colectaron muestras de suelo y de mantillo bajo la copa del individuo central de *Q. castanea* en cada uno de los cuadros de 20 x 20 m. El área de suelo bajo la proyección de la copa se dividió en cinco sectores de 72° dentro de los cuales se aleatorizó el punto de la toma de muestra tanto en posición como en distancia al fuste (0 m-borde de la copa).

Una vez elegidos los puntos de muestreo, se colectó una muestra de mantillo utilizando un aro de pvc de 16 cm de diámetro. Una vez retirado el mantillo se obtuvo la muestra del suelo con una barrena tipo holandesa de 5 cm de diámetro por 15 cm de profundidad. Las cinco muestras de mantillo fueron guardadas por separado, mientras que con las muestras de suelo se elaboró una muestra compuesta. Tanto las muestras de suelo como de mantillo fueron guardadas en bolsas herméticas en condiciones de oscuridad y refrigeración hasta el momento de su análisis, para inhibir de esta forma la actividad microbiana. En el laboratorio de Biogeoquímica de Suelos del Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM, se realizaron análisis de la formas totales y dinámicas de C, N y P (microbianos, orgánicos disueltos y disponibles tanto del mantillo como del suelo), así como el pH del suelo (Tabla 2) (ANEXO 1, ANEXO 2 y ANEXO 3).

**Tabla 2.** Lista de variables edáficas evaluadas en las muestras de suelo y mantillo en los sitios de estudio dentro de la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán.

---

<b>Variab</b>
Porcentaje de Humedad en suelo
pH
Carbono microbiano (Cmic; $\mu\text{g/g}$ )
Nitrógeno microbiano (Nmic; $\mu\text{g/g}$ )
Fósforo microbiano (Pmic; $\mu\text{g/g}$ )
Proporción Carbono: Nitrógeno microbiano (C:Nmic)
Proporción Carbono: Fósforo microbiano (C:Pmic)
Proporción Nitrógeno: Fósforo microbiano (N:Pmic)
Carbono Orgánico Disuelto (COD; $\mu\text{g/g}$ )
Nitrógeno Orgánico Disuelto (NOD; $\mu\text{g/g}$ )
Fósforo Orgánico Disuelto (POD; $\mu\text{g/g}$ )
Relación Carbono Orgánico Disuelto: Nitrógeno Orgánico Disuelto (COD:NOD)
Relación Carbono Orgánico Disuelto: Fósforo Orgánico Disuelto (COD:POD)
Relación Nitrógeno Orgánico Disuelto: Fósforo Orgánico Disuelto (NOD:POD)
Amonio ( $\text{NH}_4$ ; $\mu\text{g/g}$ )
Nitrato ( $\text{NO}_3$ ; $\mu\text{g/g}$ )

---

#### **4.7. Análisis estadísticos**

Se utilizaron análisis de regresión simple para evaluar la posible asociación de la densidad y el DAP promedio de individuos adultos de las especies de encino con las variables climáticas de elevación, precipitación y temperatura de los cinco sitios estudiados. Para determinar la significancia de las diferencias entre sitios en el DAP promedio de los individuos adultos de cada especie se realizaron análisis de varianza de una vía.

Para determinar cuáles de las variables evaluadas se encuentran significativamente asociadas con la densidad de plántulas y el número promedio de hojas por plántula de cada especie de encino en cada cuadro de muestreo, se realizaron análisis de regresión múltiple por pasos. Las variables independientes incluidas fueron la densidad y DAP promedio de los individuos adultos de las especies de encino presentes en el cuadro, la densidad y número de hojas de las otras especies de plántulas, las variables edáficas y la densidad y riqueza de las especies del sotobosque. Todos los análisis se realizaron mediante el paquete estadístico JMP (SAS Institute, 2005).

## 5. RESULTADOS

### 5.1. Estructura y composición vegetal

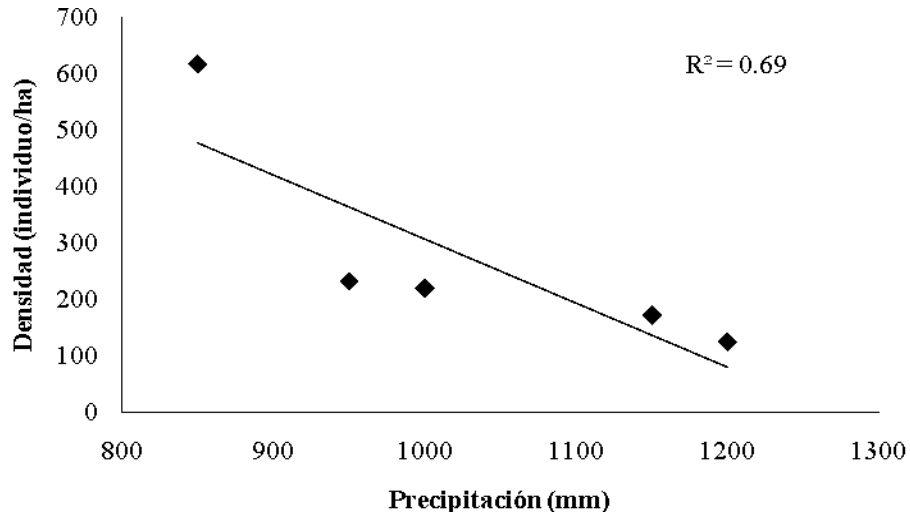
Se encontraron cinco especies diferentes de *Quercus* en los cinco sitios muestreados, siendo *Q. castanea* y *Q. laeta* las especies presentes en todos los sitios del gradiente. Sin embargo, *Q. deserticola*, *Q. rugosa* y *Q. magnoliifolia* se encontraron también presentes en el sitio con mayor precipitación anual, que fue el Pico del Águila. Mientras que en el sitio más seco que fue Jesús del Monte, solo se encontraron presentes *Q. castanea* y *Q. laeta* (Fig. 2). Específicamente, *Q. castanea* representó el 41.7% del total de los individuos registrados, siendo la especie más abundante, mientras que *Q. deserticola* representó un 40.3% del total de individuos registrados, *Q. laeta* representó un 12.7%, y *Q. rugosa* y *Q. magnoliifolia* solo representaron el 0.7% del total de individuos. En general, las cinco especies de encino representaron el 95.4% del total de árboles registrados.

Además de las especies de *Quercus*, se encontraron otras especies arbóreas y arbustivas pero en menores densidades, que conformaron el otro 4.6% restante constituido por *Arbutus xalapensis* (1.3%), *Acacia* sp. (1.6%) y *Pinus* sp. (1.7%). La densidad de individuos fue diferente para cada sitio. El sitio que presentó mayor densidad fue Atécuaro, mientras que Umécuaro es el sitio con menor densidad de individuos. De todas las especies de encino presentes, *Q. castanea* es la especie más abundante al estar presente en los cinco sitios con mayores densidades. Específicamente para esta especie, el sitio Jesús del Monte presentó la mayor densidad, mientras que el sitio Pico del Águila presentó la menor densidad. Este mismo patrón se encontró para las otras dos especies más abundantes que son *Q. laeta* y *Q. deserticola* (Tabla 3).

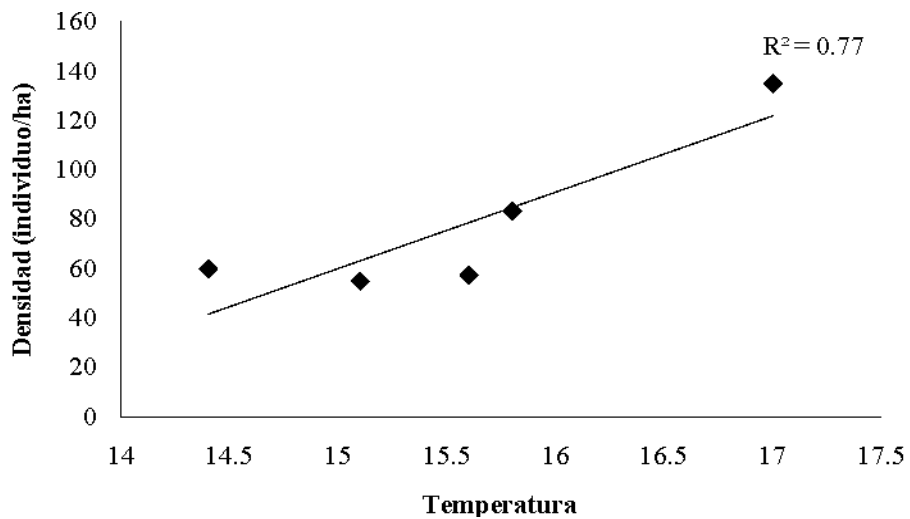
**Tabla 3.** Densidad de individuos por hectárea, individuos totales por especie y por sitio de cada una de las especies de encino presente en cada uno de los sitios muestreados.

Sitio	Especie					Total
	<i>Q. castanea</i>	<i>Q. laeta</i>	<i>Q. deserticola</i>	<i>Q. rugosa</i>	<i>Q. magnoliifolia</i>	
Pico del Águila	125	83	393	21	2	605
Lagunillas	172	55		12		240
Atécuaro	220	60	785			1065
Umécuaro	232	57				290
Jesús del Monte	617	135				752
<b>Total</b>	1367	390	1178	14	2	2952

Las regresiones lineales de las condiciones climáticas (temperatura, precipitación y altitud) y la densidad de individuos adultos de cada una de las tres especies más abundantes, mostraron una correlación marginalmente negativa entre la precipitación media anual y la densidad de individuos de *Q. castanea* ( $R^2 = 0.69$ ;  $P = 0.08$ ) (Fig. 3). Por otra parte, se encontró una correlación positiva entre la temperatura media anual y la densidad de individuos de *Q. laeta* ( $R^2 = 0.77$ ;  $P = 0.049$ ) (Fig. 4).



**Figura 3.** Relación entre la precipitación media anual y la densidad de individuos por hectárea de *Q. castanea* en los cinco sitios muestreados de la Cuenca de Cuitzeo ( $R^2 = 0.69$ ;  $P = 0.08$ ).

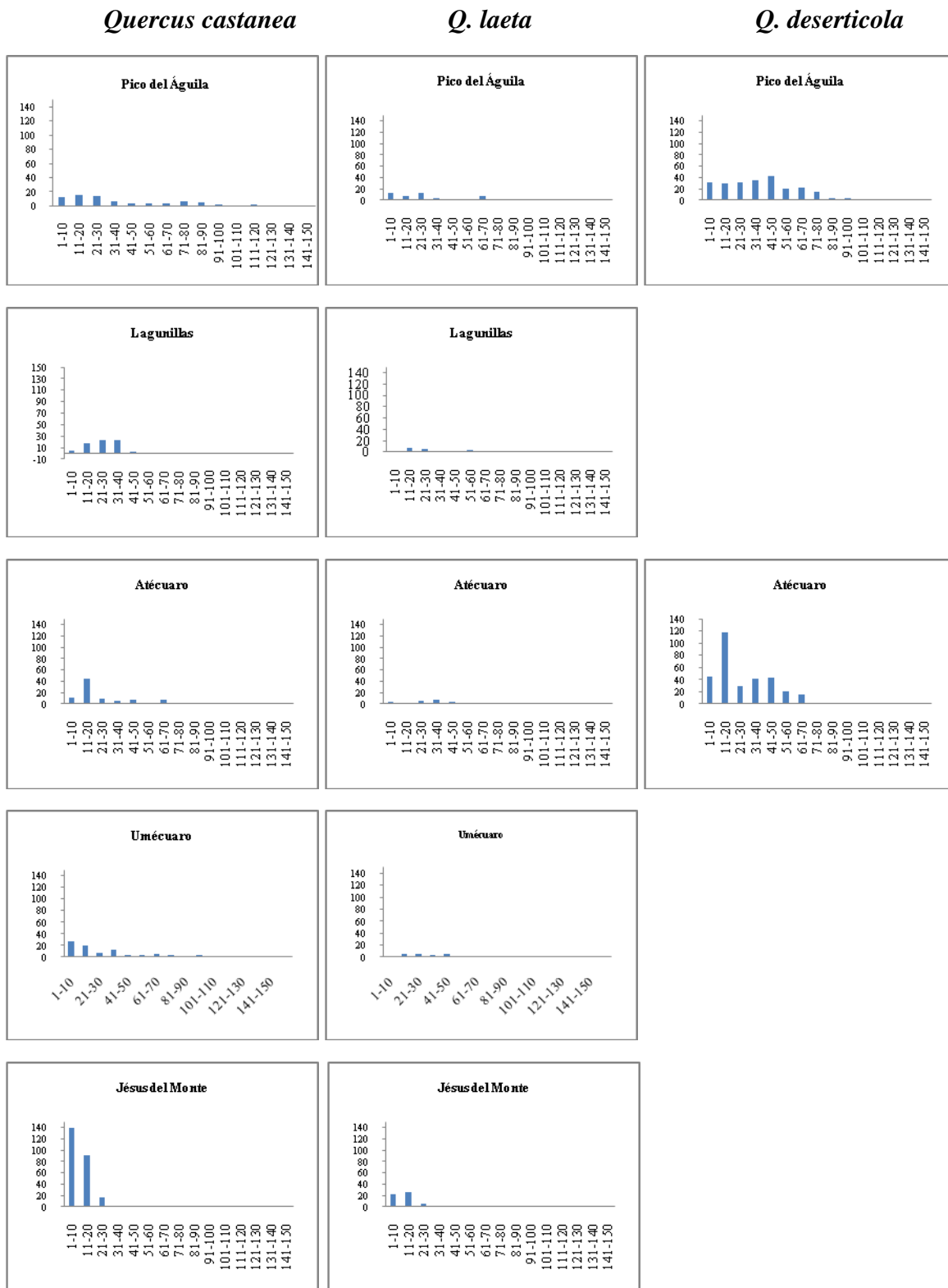


**Figura 4.** Relación entre la temperatura media anual y la densidad de individuos por hectárea de *Q. laeta* en los cinco sitios de la Cuenca de Cuitzeo ( $R^2 = 0.77$ ;  $P = 0.049$ ).

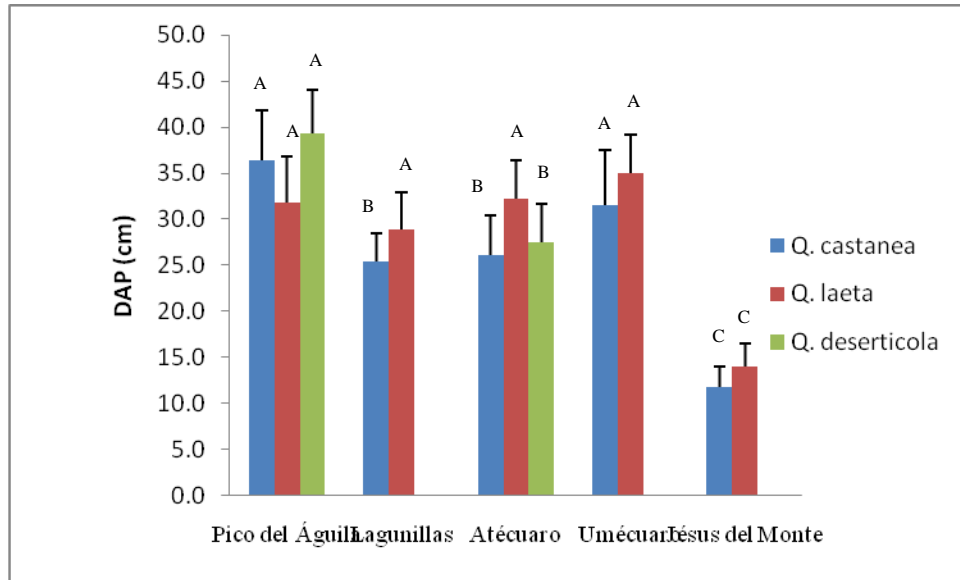
De acuerdo con un análisis de varianza y una prueba de Tukey-Kramer ( $P < 0.05$ ) se determinó que el diámetro a la altura del pecho (DAP) fue significativamente diferente entre sitios para el caso de los árboles de *Q. castanea*, *Q. laeta* y *Q. deserticola* (Tabla 4, Figs. 5 y 6). Los valores más altos del DAP fueron encontrados en Pico del Águila y Umécuaro, valores intermedios en los sitios Lagunillas y Atécuaro, y para el sitio de Jesús del Monte se presentaron los valores más bajos de DAP (Fig. 6).

**Tabla 4.** Promedio  $\pm$  1 error estándar del diámetro a la altura del pecho (DAP, cm) de los individuos adultos y juveniles de cada una de las especies de encinos presentes en los sitios de estudio.

Sitio	Especie				
	<i>castanea</i>	<i>laeta</i>	<i>deserticola</i>	<i>rugosa</i>	<i>magnoliifolia</i>
Pico del Águila	36.4 $\pm$ 5.4	31.8 $\pm$ 4.98	39.3 $\pm$ 4.75	5.1	10.2
Lagunillas	25.4 $\pm$ 3.0	28.9 $\pm$ 4.1		13.4 $\pm$ 2	
Atécuaro	26.1 $\pm$ 4.34	32.3 $\pm$ 4.07	27.5 $\pm$ 4.13		
Umécuaro	36.3 $\pm$ 6.0	35.1 $\pm$ 4.1			
Jesús del Monte	11.7 $\pm$ 2.28	14 $\pm$ 2.52			



**Figura 5.** Distribución de frecuencias de los diámetros a la altura del pecho (DAP; cm) de las tres principales especies de encino (*Q. castanea*, *Q. laeta* y *Q. deserticola*) presentes en los cinco sitios de estudio. En los gráficos, el eje Y corresponde a la frecuencia y el eje X a las clases de DAP.



**Figura 6.** Promedio y error estándar del diámetro a la altura del pecho (DAP) de las tres especies de encino más abundantes en los sitio de estudio. Las letras diferentes indican diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre sitios para cada especie según un análisis de varianza y una prueba de Tukey-Kramer.

Para el caso del DAP promedio de las tres principales especies de encino, no se encontraron correlaciones con la temperatura, la precipitación y la altitud para cada uno de los cinco sitios.

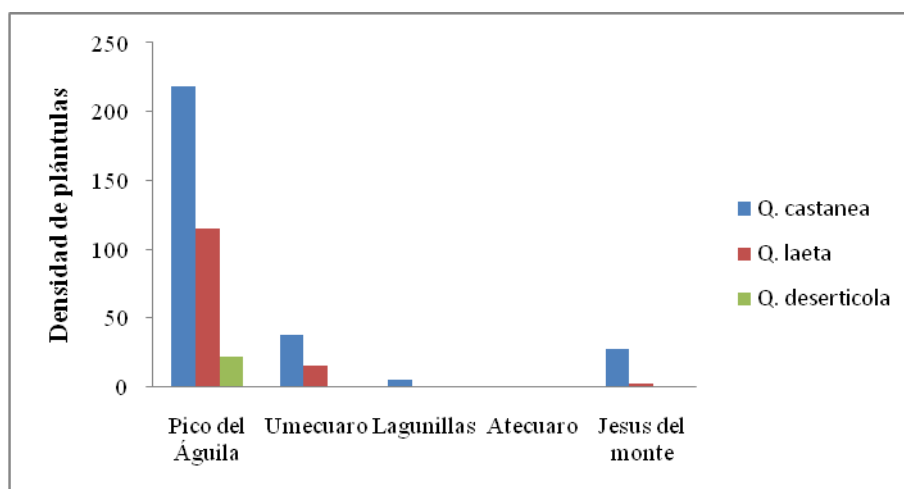
## 5.2. Densidad y tamaño de plántulas

De acuerdo con el censo de plántulas, solo se encontraron individuos de las tres principales especies de encino. Las plántulas de *Q. castanea* representaron el 65% del total del censo, *Q. laeta* el 30% y las plántulas de *Q. deserticola* solo representaron un 5%. El sitio Pico del Águila es el que presentó la mayor densidad de plántulas de las tres especies. El sitio Lagunillas es el sitio con menor densidad de plántulas; es importante mencionar que en este

sitio solo se encontraron plántulas de *Q. castanea*. Sin embargo, no se encontraron plántulas de ninguna especie de encino en el sitio Atécuaro (Tabla 5; Figura 7).

**Tabla 5.** Densidad de plántulas por hectárea censadas dentro de los sitios de estudio.

Sitio	Especie			Total
	<i>Q. castanea</i>	<i>Q. laeta</i>	<i>Q. deserticola</i>	
Pico del Águila	230	121	23	374
Lagunillas	6	0	0	6
Atécuaro	0	0	0	0
Umécuaro	44	21	0	65
Jesús del Monte	31	3	0	34
<b>Total</b>	<b>311</b>	<b>145</b>	<b>23</b>	<b>479</b>



**Figura 7.** Densidad de plántulas por hectárea de las tres principales especies de encino presentes en los cinco sitios de estudio.

El número promedio de hojas de las plántulas censadas fue diferente entre las tres principales especies y entre los sitios donde se reportó la presencia de plántulas. Para *Q. castanea*, en el sitio Umécuaro las plántulas presentaron en promedio mayor número de hojas, mientras que en el sitio Pico del Águila el número promedio de hojas fue el menor (Tabla 6). Las otras dos especies de encino siguen este mismo patrón (Fig. 8). No se encontraron correlaciones de la densidad y el número promedio de hojas de las plántulas por sitio con la temperatura media anual y la precipitación anual.

**Tabla 6.** Promedio  $\pm$  1 Error estándar del número de hojas de las plántulas de las tres principales especies de encino encontradas en los cinco sitios de estudio.

Sitio	Especie		
	<i>Q. castanea</i>	<i>Q. laeta</i>	<i>Q. deserticola</i>
Pico del Águila	2.92 $\pm$ 3.64	4.05 $\pm$ 1.56	9.25 $\pm$ 4.70
Lagunillas	4.5		
Atécuaro			
Umécuaro	29.9 $\pm$ 1.47	6.83 $\pm$ 1.37	
Jesús del Monte	7.15 $\pm$ 3.79	20 $\pm$ 2.18	

### 5.3. Estructura de la comunidad de herbáceas del sotobosque.

Para el sitio Pico del Águila se identificaron quince diferentes especies de herbáceas en el sotobosque, siendo *Indigofera densiflora* M. Martens & Galeotti (Leguminosae) la más abundante dentro del sitio (ANEXO 4). En el sitio Lagunillas se encontraron 24 especies diferentes de herbáceas en el sotobosque, siendo *Verbesina* sp. (Compositae) la que presentó mayor abundancia dentro del sitio (ANEXO 5). El sitio Atécuaro fue el que presentó la mayor riqueza de especies del sotobosque, ya que se identificaron 49 especies diferentes de herbáceas, siendo *Croton* sp. (Euphorbiaceae) la especie más abundante dentro de sitio (ANEXO 6). En el sitio Umécuaro se encontraron 39 especies de herbáceas, siendo una especie no identificada la más abundante dentro del sitio (ANEXO 7). Para el sitio Jesús del Monte se encontraron 38 especies diferentes de herbáceas, siendo *Euphorbia* sp. (Euphorbiaceae) la especie más abundante (ANEXO 8). Con estos resultados encontramos que el sitio más rico de especies vegetales a nivel de sotobosque fue Atécuaro, mientras que el sitio Pico del Águila fue el sitio con menor riqueza de herbáceas del sotobosque. Por otra parte, el sitio con la mayor densidad de herbáceas fue Jesús del Monte y el que tuvo menor densidad de herbáceas fue Pico del Águila (Tabla 7). No se encontraron correlaciones entre la riqueza y la densidad de herbáceas y las variables climáticas (temperatura y precipitación).

**Tabla 7.** Riqueza de especies y densidad de herbáceas presentes en el sotobosque en cada uno de los sitios.

Sitio	Riqueza de especies	Densidad / ha
Pico del Águila	15	20292
Lagunillas	24	224725
Atécuaro	49	30882
Umécuaro	39	20995
Jesús del Monte	38	309152

#### 5.4. Patrones de regeneración de las tres principales especies de encino.

El análisis de regresión múltiple por pasos reveló que las variables significativamente asociadas con la densidad de plántulas de *Q. castanea* fueron, positivamente, la concentración de Pmic en el mantillo y negativamente, la concentración de POD en el mantillo, con probabilidades marginalmente significativas con el Nmic, el NOD y la relación NOD:POD en el mantillo (Tabla 8). El mismo análisis reveló que las variables significativamente asociadas con el número promedio de hojas de las plántulas de *Q. castanea* fueron, negativamente, la densidad de árboles adultos de *Q. castanea* y la densidad de plántulas de *Q. deserticola* y positivamente, el Nmic en el mantillo y la relación COD:NOD en el mantillo (Tabla 9).

**Tabla 8.** Resultados de la regresión múltiple por pasos para la densidad de plántulas de *Q. castanea* ( $R^2 = 0.78$ ;  $P = 0.0002$ ). Las variables abreviadas que se encuentran asociadas a la densidad de plántulas son Nitrógeno microbiano (Nmic), Fósforo microbiano (Pmic), Nitrógeno Orgánico Disuelto (NOD), Fósforo Orgánico Disuelto (POD) y la relación Nitrógeno Orgánico Disuelto: Fosforo Orgánico Disuelto (NOD: POD), todos los nutrientes presentes en mantillo.

Variable	N parm	GL	Suma de cuadrados	F	Prob > F	Coefficiente
Nmic mantillo	1	1	564.71	3.2618	0.0925	0.0230
Pmic mantillo	1	1	1622.04	9.3689	0.0085	0.0798
NOD mantillo	1	1	337.45	1.9491	0.1844	0.1566
POD mantillo	1	1	1112.35	6.1063	0.0238	-1.365
NOD:POD mantillo	1	1	537.79	3.1063	0.0998	-14.527

**Tabla 9.** Resultados de la regresión múltiple por pasos para el número promedio de hojas de las plántulas de *Q. castanea* ( $R^2 = 0.99$ ;  $P = 0.0001$ ). Donde la relación Carbono Orgánico Disuelto: Nitrógeno Orgánico Disuelto presente el mantillo esta representada por la abreviación COD: NOD mantillo.

Variable	N parm	GL	Suma de cuadrados	F	Prob > F	Coefficiente
Densidad de adultos de <i>Q. castanea</i>	1	1	1.01	9.2	0.0289	-0.1284
Densidad de plántulas de <i>Q. deserticola</i>	1	1	13.41	121.9	0.0001	-0.3446
Nmic en mantillo	1	1	20.18	183.4	<0.0001	0.0062
COD:NOD mantillo	1	1	0.87	7.9	0.037	0.063

En el caso de *Q. deserticola* se encontró que las variables significativamente asociadas con la densidad de plántulas de esta especie fueron, positivamente, el porcentaje de humedad en el suelo, el POD en el suelo y la relación COD:NOD en el mantillo y, negativamente, el Nmic en el suelo (Tabla 10). Las variables significativamente asociadas de manera positiva con el número promedio de hojas de las plántulas de *Q. deserticola* fueron la proporción Nmic:Pmic del suelo, y la concentración de amonio ( $\text{NH}_4^+$ ) y de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) (Tabla 11).

**Tabla 10.** Resultados de la regresión múltiple por pasos para la densidad de plántulas de *Q. deserticola* ( $R^2 = 0.96$ ;  $P = 0.0009$ ). El Fósforo Orgánico Disuelto en suelo se representa como POD suelo, la relación Carbono Orgánico Disuelto:Nitrógeno Orgánico Disuelto en mantillo se representa como CON: NOD mantillo.

Variable	N parm	GL	Suma de cuadrados	F	Prob > F	Coefficiente
% Humedad en suelo	1	1	56.88	20.79	0.0061	33.02
Nmic suelo	1	1	50.09	18.31	0.0079	-0.084
POD suelo	1	1	33.61	12.28	0.0172	0.962
COD:NOD mantillo	1	1	180.41	68.93	0.0005	2.049

**Tabla 11.** Resultados de la regresión múltiple por pasos para el número promedio de hojas de las plántulas de *Q. deserticola* ( $R^2 = 0.95$ ;  $P = 0.0007$ ). La proporción Nitrógeno microbiano: Fósforo microbiano esta representado por Nmic: Pmic.

Variable	N parm	DF	Suma de cuadrados	F ratio	Prob>F	Coefficiente
Nmic:Pmic	1	1	335.79	6.45	0.0521	2.85
$\text{NH}_4^+$ suelo	1	1	808.12	15.51	0.0110	3.33
$\text{NO}_3^-$ suelo	1	1	661.96	12.7	0.0161	499.45

Para el caso de *Q. laeta* se determinó que las variables significativamente asociadas con la densidad de plántulas son, positivamente, la densidad de plántulas de *Q. castanea* y *Q. deserticola* (Tabla 12). Mientras que para el número promedio de hojas de esta misma especie las variables significativamente asociadas son, positivamente, la media de hojas de *Q. deserticola* y, negativamente, la riqueza de herbáceas en el sotobosque y la concentración de amonio en el suelo (Tabla 13).

**Tabla 12.** Resultados de la regresión múltiple por pasos para la densidad de plántulas de *Q. laeta* ( $R^2 = 0.4$ ;  $P = 0.0035$ ).

Variable	N parm	GL	Suma de cuadrados	F	Prob > F	Coefficiente
Densidad de plántulas de <i>Q. castanea</i>	1	1	1181.97	6.68	0.0169	0.31
Densidad de plántulas de <i>Q. deserticola</i>	1	1	1152.87	6.52	0.0181	1.42

**Tabla 13.** Resultados de la regresión múltiple por pasos para el número de hojas de *Q. laeta* ( $R^2 = 0.97$ ;  $P = 0.0002$ ).

Variable	N parm	GL	Suma de cuadrados	F	Prob > F	Coefficiente
Número de hojas de <i>Q. deserticola</i>	1	1	194.36	46.43	0.0010	0.414
Riqueza del sotobosque	1	1	166.58	39.76	0.0015	-1.007
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	1	1	65.76	15.71	0.0107	-1.582

## 6. DISCUSIÓN

### 6.1. Patrones de regeneración de *Quercus castanea* Née.

Si bien los procesos de regeneración natural de encinos han sido analizados desde varios enfoques, la interacción de los factores bióticos y abióticos dificulta distinguir los principales procesos ecológicos que promueven o inhiben el proceso de regeneración. En conjunto con estos factores, las estrategias adaptativas de cada una de las especies, su fisiología y plasticidad morfológica son las que determinarán los procesos de regeneración natural (López-Barrera *et al.*, 2006). Los resultados de este estudio mostraron que del total de variables analizadas, principalmente la concentración de nutrientes en el suelo y / o el mantillo explican los procesos de regeneración de las tres principales especies de encino estudiadas: *Q. castanea*, *Q. laeta* y *Q. deserticola*.

Particularmente, la regeneración de *Q. castanea* medida en términos de densidad de plántulas, se encontró asociada positivamente con el fósforo microbiano (Pmic) en el mantillo. El fósforo es un elemento esencial en diversos procesos fisiológicos de las plantas, por estar presente en las moléculas esenciales celulares, involucradas en la transferencia de energía a nivel celular, así como en la transferencia de la información genética (Salazar y Juárez-López, 2013). Por lo que mayor concentración de P en la biomasa microbiana en el mantillo, puede representar la principal fuente de P disponible para las plántulas en este tipo de suelo. Por ejemplo, Singh *et al.* (1989) han demostrado que los nutrientes inmovilizados en la biomasa microbiana son una fuente importante de sus formas disponibles, después de haber sido mineralizado. Así mismo, se ha reportado que los suelos con característica Ando, como los suelos del presente trabajo, se caracterizan por estar limitados por la disponibilidad de fósforo

(Iñiguez y Val, 1984; Quantin, 1985; Wada y Gunjigake 1979), por lo que su principal fuente de este nutriente puede depender de la mineralización del P orgánico el cual puede estar principalmente en el mantillo.

Así mismo, también se encontró que la densidad de plántulas de *Q. castanea* estuvo marginalmente relacionada en forma positiva con el nitrógeno microbiano (Nmic) del mantillo. Como se ha mencionado anteriormente, el N en la biomasa microbiana pueden representar una fuente importante de N disponible, una vez que se ha mineralizado (Singh et al. 1989). Por otro lado, Catovsky y Bazzaz (2002) encontraron que en sitios con altas concentraciones de nitrógeno en el suelo, los niveles de sobrevivencia de plántulas del género *Quercus* son más altos que en aquellos con poca disponibilidad de nitrógeno en el suelo. Además, reportaron que la producción de biomasa en los árboles adultos, que es importante para la producción de hojarasca, aumenta notablemente conforme aumenta la disponibilidad de nitrógeno. Estos resultados sugieren que la comunidad microbiana del mantillo y suelo pueden jugar un papel crítico en la protección de N y P en el ecosistema y por tanto, permitir que estén disponibles cuando las plántulas estén fisiológicamente activas, principalmente en la estación de crecimiento (estación húmeda).

En nuestro estudio, se determinaron distintas formas de fósforo: el fósforo microbiano (Pmic) y el fósforo orgánico disuelto (POD), así como las proporciones C:Pmic, N:Pmic, COD:POD y NOD:POD. La densidad de plántulas de *Q. castanea* estuvo asociada de forma negativa con la concentración de POD en el mantillo, así como con la relación NOD:POD en el mantillo. Estos resultados sugieren que el POD está siendo mineralizado e inmovilizado en la biomasa microbiana, lo cual puede favorecer las disponibilidad de este nutriente, como se ha mencionado anteriormente. Es importante tener presente que las plantas no pueden

absorber el fósforo orgánico, sino que lo requieren en forma inorgánica (como ortofosfato). La transformación de fósforo orgánico a ortofosfato se lleva a cabo por medio de enzimas que son sintetizadas por microorganismos y por plantas (Tapia-Torres y García-Oliva 2013). Por lo tanto, una menor concentración de POD puede sugerir una alta tasa de mineralización e inmovilización de este nutriente por parte de la biomasa microbiana. Brown y Hu (1999) mencionan que la forma de absorción del fósforo es inicialmente en las paredes de las células de los pelos radiculares. Sin embargo, algunos microorganismos en el suelo, como las micorrizas, son fundamentales en la absorción de este elemento. En términos de regeneración natural, podemos decir que los microorganismos presentes en el mantillo y el suelo son indispensables en la descomposición de la materia orgánica, y por tanto en la transformación de nutrientes en sus formas inorgánicas para su absorción por las raíces de las plántulas.

El desarrollo de las plántulas es fundamental en el proceso de regeneración. En nuestra investigación, el tamaño de las plántulas se evaluó a través del número de hojas producidas. En el caso de *Q. castanea* se encontró que el promedio del número de hojas también se asoció positivamente con la concentración de nitrógeno microbiano ( $N_{mic}$ ) y la relación COD:NOD en el mantillo. Estos resultados sugieren el papel de la comunidad microbiana en proteger y poner disponibles los nutrientes no sólo favorece una mayor densidad de plántulas, sino que además favorece su crecimiento.

El establecimiento y sobrevivencia de las diferentes especies del género *Quercus* depende directamente de la disponibilidad de nutrientes en el suelo, la disponibilidad de luz (Catovsky y Bazzaz, 2002) y de su capacidad para competir con otras especies vegetales (Walkc *et al.*, 2011). En nuestro caso, se detectó una relación negativa entre el número promedio de hojas de *Q. castanea* y la densidad de árboles adultos de la misma especie. La

competencia intra-específica por recursos, tales como luz y espacio dentro de los bosques, puede ocasionar altos índices de mortalidad entre individuos con-específicos. Harms *et al.* (2003) apoyándose en el modelo de Janzen y Connell, explicaron que las plántulas reclutadas tendrán mayor éxito conforme mayor sea la distancia del árbol madre, al evitar así la competencia por recursos y el ataque por depredadores o herbívoros. Este tipo de proceso denso-dependiente promueve la diversidad dentro de los bosques evitando que pocas especies ocupen la mayor cantidad de nichos (Harms y Paine, 2003).

Los resultados también mostraron una asociación negativa entre el número promedio de hojas de *Q. castanea* y la densidad de plántulas de *Q. deserticola*. La competencia interespecífica puede darse a varios niveles, desde a nivel de suelo, hasta por espacio y / o luz. En el estudio de Dickie *et al.* (2002) encontró un menor desarrollo de *Q. rubra* cuando estaba interactuando con *Q. montana*, debido a la competencia inter-específica ocasionada probablemente por luz y/o espacio. Sin embargo, de los trabajos revisados no se encontraron más evidencias que denoten competencia intra e inter-específicas a nivel de plántulas en algunas otras especies de encino.

Para el caso de *Q. castanea*, no se encontró relación de la densidad de plántulas y del número promedio de hojas con los nutrientes disponibles en el suelo; todas las relaciones ocurrieron a nivel del mantillo. Dentro de los bosques de encino, el aporte de materia orgánica u hojarasca por los árboles adultos al suelo es crucial para el ciclaje de nutrientes asimilables para las plántulas después de la descomposición (Álvarez *et al.*, 2008), así como por los diversos micrositios que otorga para la microfauna encargada de la descomposición de la materia orgánica, y la creación de condiciones microambientales favorables en los procesos de la germinación de semillas. López-Barrera *et al.* (2005) en un estudio en bosques mexicanos

con *Q. candicans*, *Q. rugosa*, *Q. laurina* y *Q. crassifolia* destacaron la importancia de la hojarasca presente en el suelo, ya que otorga condiciones microclimáticas favorables para el establecimiento y sobrevivencia de las plántulas de algunas especies de encino.

La acumulación de materia orgánica en el suelo tiene un papel importante en los ecosistemas, ya que puede afectar la estructura de las comunidades vegetales. La descomposición de la materia orgánica es un proceso crucial para mantener la nutrición de todos los productores primarios (Brearley *et al.*, 2003; Bonanomi *et al.*, 2011), y dependerá de la diversidad de los microorganismos existente en el suelo. Algunas investigaciones sobre regeneración de bosques templados como los de Kouba *et al.* (2011) y Bonanomi *et al.* (2011), demuestran la importancia de las características físicas del suelo, así como del mantillo debido a las condiciones microclimáticas que ofrece en el proceso de establecimiento de nuevas plántulas. Sin embargo, en estos trabajos no se enfatiza su papel en las aportaciones nutricionales hacia el suelo.

De tal modo, es posible que para *Q. castanea*, el aporte de hojarasca o materia orgánica de los árboles adultos hacia el suelo sea importante en el proceso de regeneración, por las condiciones microclimáticas necesarias que ofrece a las bellotas en su procesos de germinación y por el aporte de nutrientes que la plántula asimila, necesarios para su desarrollo y desempeño dentro de población.

## 6.2. Patrones de regeneración de las otras especies de encino

Dentro de los sitios de estudio, otras especies de encino se encontraron interactuando con *Q. castanea*. La especie *Q. laeta* estuvo presente también en los cinco sitios. Los resultados para esta especie mostraron que la densidad de plántulas de *Q. laeta* no está asociada con la disponibilidad de nutrientes en el suelo, ni en el mantillo, sino más bien está aparentemente determinada por interacciones inter-específicas. Se encontró que la densidad de plántulas de *Q. laeta* está asociada de forma positiva con la densidad de plántulas de *Q. castanea* y *Q. deserticola*. De acuerdo con las densidades de plántulas de todas las especies encontradas, se observa que las plántulas de *Q. laeta* están presentes en aquellos sitios donde están presentes las plántulas de *Q. castanea* (i. e. Pico del Águila, Lagunillas, Umécuaro y Jesús del Monte), mientras que en los sitios donde no se encontraron plántulas de *Q. castanea* (i. e. Atecuáro), tampoco se encontraron plántulas de *Q. laeta*. Esto posiblemente pueda estar dado por las condiciones ambientales ó de hábitat que ambas especies pueden compartir en los procesos de establecimiento de semillas y/ó desarrollo de plántulas, que son benéficas para ambas especies y que determinan hasta cierto punto la coincidencia en sus procesos de regeneración natural.

Se observó una asociación negativa del número promedio de hojas de *Q. laeta* y la concentración de  $\text{NH}_4^+$  en el suelo. Como ya se ha mencionado, la disponibilidad de nitrógeno en el suelo y la asimilación de este por las plántulas determinan las dinámicas poblacionales y sus patrones de regeneración (Catovsky y Bazzaz, 2002). El mecanismo de absorción de nutrientes varía entre especies y se da a nivel radicular, donde algunas enzimas encontradas en la superficie de las raíces más finas se encargan de captar moléculas de  $\text{NH}_4^+$  ó  $\text{NO}_3^-$ . Para las plantas y microorganismos en general, la asimilación de  $\text{NH}_4^+$  conlleva un gasto energético

menor al no necesitar acarreadores de nutrientes que faciliten su absorción, puesto que las raíces de las plantas se encuentran cargadas negativamente y por lo tanto atraen más fácilmente este compuesto. Sin embargo, la asociación negativa del número promedio de hojas de *Q. laeta* y el  $\text{NH}_4^+$  en el suelo puede estar dada por la presencia de esta especie en los sitios con mayor densidad de plántulas (Pico del Águila, Umécuaro y Jesús del Monte) y sitios con mayor concentración de Nitrógeno microbiano (Pico del Águila y Umécuaro), por lo que la demanda de amonio ( $\text{NH}_4^+$ ) es mayor y esta especie pueda estar necesitando más  $\text{NH}_4^+$  del que se encuentra disponible en el suelo.

Se ha documentado que las herbáceas presentes en el sotobosque pueden favorecer o inhibir la regeneración de las poblaciones de árboles dependiendo de las características de las especies con las que se encuentran interactuando. En nuestro estudio se determinó una relación negativa entre el número promedio de hojas de las plántulas de *Q. laeta* y la riqueza de la comunidad vegetal del sotobosque. Walters y Auchmoody (1992) reportaron que las herbáceas en el sotobosque pueden generar competencia por luz, espacio, agua o nutrientes, que pueden llegar a provocar altos índices de mortalidad de plántulas de algunas especies de encino. De igual forma, Callaway y Davis (1998) mencionan que las herbáceas tienen propiedades inhibitorias sobre los patrones de regeneración de algunos encinares. Algunas especies arbustivas o pastos pueden llegar a beneficiar el establecimiento de nuevas plántulas, sin embargo para *Q. laeta* una mayor presencia de herbáceas en el sotobosque probablemente repercute de forma negativa en sus patrones de regeneración.

*Q. deserticola* también se encontró interactuando con las otras dos especies. Para esta especie en particular los patrones de regeneración muestran una asociación con los nutrientes

disponibles en el suelo. Específicamente, se encontró una asociación positiva entre la densidad de plántulas de *Q. deserticola*, la humedad en el suelo, el fósforo orgánico disuelto (POD) en el suelo y la relación COD: NOD presente en el mantillo. Las bellotas de esta especie, al igual que las de otras especies de encinos blancos, germinan rápidamente y desarrollan vigorosamente su sistema radicular. La asociación positiva entre las plántulas de *Q. deserticola* y la humedad del suelo puede estar definida por estos periodos cortos de latencia y el desarrollo de grandes raíces para alcanzar la humedad a distintas profundidades que las plántulas han desarrollado como estrategia de sobrevivencia.

Las formas orgánicas disueltas de los elementos son las que se encuentran en la solución del suelo y que pueden ser sujetos a la liberación de nutrientes disponibles por medio de la mineralización. Para la asimilación del fósforo es necesario mineralizarlo y convertirlo en su forma inorgánica (Pi) por medio de enzimas (fosfomonoesterasa y fosfodiesterasa) producidas por microorganismos del suelo y algunas plantas (Tapia-Torres y García-Oliva 2013).

Es interesante observar que existen diferencias ecológicas importantes entre encinos rojos (como *Q. castanea*) y encinos blancos (*Q. laeta* y *Q. deserticola*). Los encinos blancos, como *Q. deserticola*, presentan grandes tamaños de bellotas acompañados de periodos de viabilidad muy cortos por lo que su germinación es muy rápida (Bonfil, 1998), mientras que los encinos rojos presentan bellotas más pequeñas que pueden permanecer viables durante varios meses. De acuerdo con nuestros resultados, *Q. deserticola* es la única especie asociada con la humedad del suelo, sin embargo, esta especie en su estadio de plántula sólo se encontró en el sitio de Pico del Águila, mismo que presenta el nivel más alto de precipitación dentro del gradiente. Una posible explicación puede ser que la estrategia adaptativa de *Q. deserticola* es

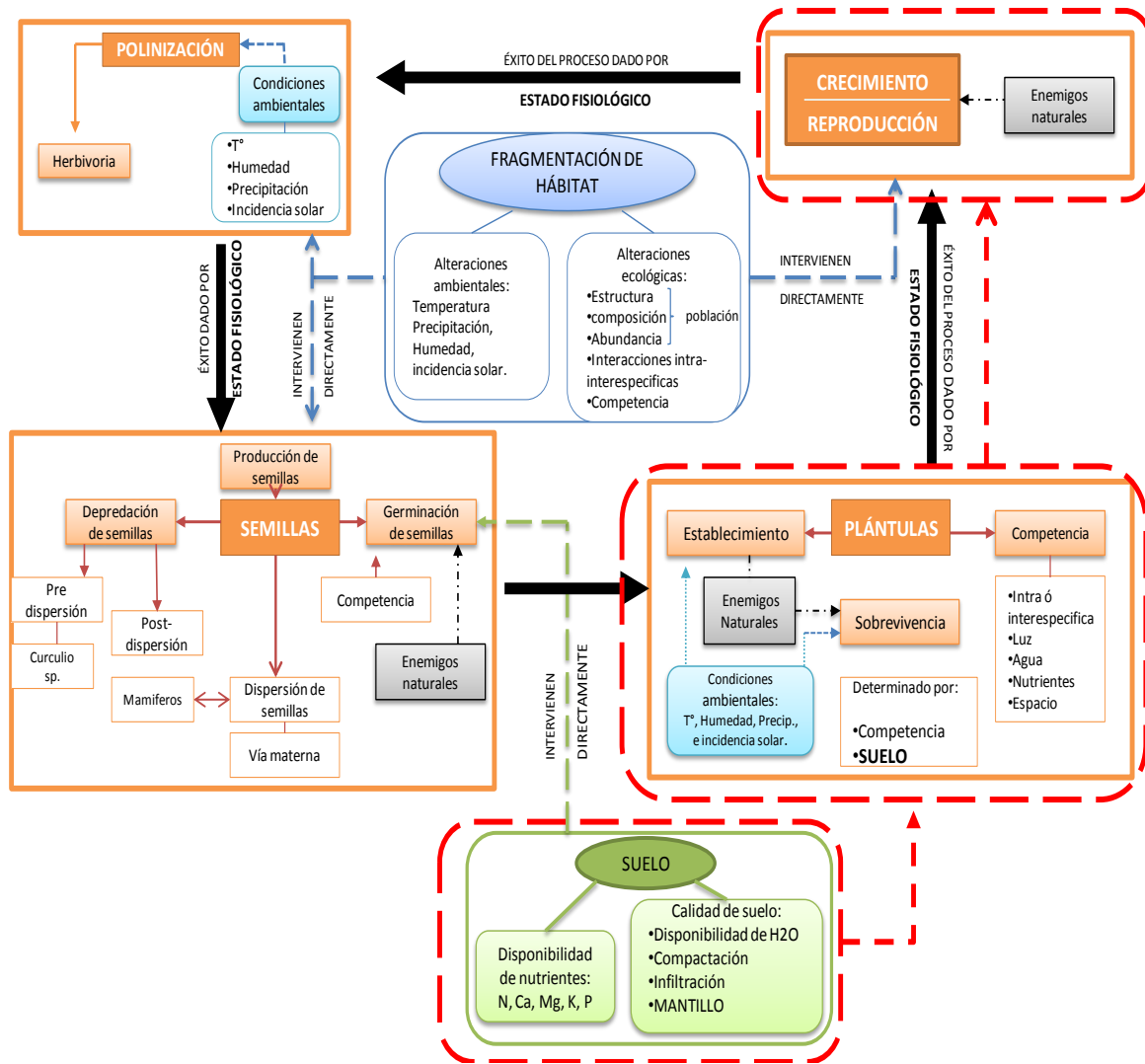
desarrollar raíces más largas para la asimilación de la humedad presente en el suelo, ya que su periodo de latencia es muy corto, de esta forma podría evitar la competencia con otras especies, así como la depredación post-dispersión dada por algunos insectos herbívoros o algunos mamíferos (Steele *et al.*, 1993). La presencia tanto de plántulas así como de individuos adultos de *Q. deserticola* solo en el sitio de Pico del Águila, sitio que presenta mayor cantidad de nutrientes y humedad en el suelo, puede estar dada por las necesidades específicas de esta especie. Los resultados pueden estar indicando que *Q. deserticola* no es una especie que responda favorablemente a hábitats con altos niveles de degradación, y que los sitios con altos niveles de incidencia solar así como poca concentración de agua y nutrientes en el suelo, pueden llegar a inhibir el establecimiento de esta especie. Sin embargo, un estudio específico de *Q. deserticola* sería necesario para entender a detalle sus patrones de regeneración.

El número promedio de hojas de las plántulas de *Q. deserticola* se encontró asociado positivamente con la relación  $N_{mic}:P_{mic}$ , y con las concentraciones  $NH_4^+$  y  $NO_3^-$  del suelo. La forma de asimilación de nitrógeno del suelo por las plantas es mediante el sistema radicular en formas de  $NH_4^+$  y  $NO_3^-$  donde son acarreadas por receptores para ser incorporadas a las plantas como compuestos biológicamente activos (Thomas y Packham, 2007). En las hojas, hay otro mecanismo importante que es la fijación de carbono, este proceso demanda grandes cantidades de nitrógeno y fósforo necesarias para los procesos fotosintéticos. Además, permite que las raíces finas de las plantas contengan mayor concentración de estos nutrientes y tengan un mejor funcionamiento enzimático y de absorción de nutrientes del suelo (Cartaxana y Catarino, 2002; Chávez Vergara, 2010).

En general, en nuestro estudio cada una de las tres especies de *Quercus* presentaron patrones de regeneración distintos, y las correlaciones entre densidad y tamaño de las plántulas con los nutrientes del suelo y otros factores fueron diferentes para cada especie. Catovsky y Bazzaz (2002) concluyeron que la heterogeneidad de la disponibilidad de nitrógeno dentro de los ecosistemas, y la disponibilidad de luz, son las dos características principales que determinan la dinámica de las poblaciones y los patrones de regeneración. Esta última dependerá de las características de cada especie y la respuesta adaptativa de las plántulas. La riqueza de especies dentro de los ecosistemas puede tener un efecto positivo o negativo sobre los patrones de regeneración dependiendo de las características y abundancia de las especies que interactúan (Tilman *et al.*, 1996). Las diferentes combinaciones y abundancias de especies vegetales pueden tener efectos complementarios en la cantidad y naturaleza química de la materia orgánica que regresa al suelo e incrementan la tasa de descomposición o liberación de nutrientes. Sin embargo, esas mismas combinaciones pueden ser perjudiciales para otras especies vegetales y sus procesos de regeneración, desarrollo y sobrevivencia (Chapman *et al.*, 1988, Fyles y Fyles, 1993; Gartner y Cardon, 2004, García-Montiel y Binkley, 1998; Hooper *et al.*, 2005; Álvarez *et al.*, 2008). La dinámica de nutrientes y los ciclos biogeoquímicos son propiedades fundamentales de los ecosistemas que pueden ser alterados por las actividades humanas, como el sobre enriquecimiento de nutrientes ó fertilización, y por la disminución de las poblaciones de especies vegetales.

Algunos estudios han demostrado la importancia de los individuos adultos de las poblaciones en los patrones de regeneración de especies de encinos. El trabajo de Ramírez-Marcial (2003) reconoce la importancia de los árboles adultos dentro de las poblaciones de encinos, por el aporte de semillas, y sugiere que la extracción de árboles reproductivos de las

poblaciones tiene serias repercusiones dentro del proceso de regeneración natural de los bosques. A su vez, Kouba (2011) reconoce que los disturbios o alteraciones antropogénicas alteran la dinámica poblacional y la abundancia de los árboles adultos, lo que tiene una influencia negativa directa sobre los patrones de regeneración natural de las poblaciones vegetales. Si bien, el aporte de semillas por los árboles adultos es crucial para el establecimiento de nuevas plántulas dentro de las poblaciones, con nuestros resultados podemos destacar que para la especie *Q. castanea*, los árboles adultos juegan un papel importante dentro de su patrón de regeneración natural, por el aporte de semillas al suelo y el establecimiento de nuevas plántulas, pero además por el constante aporte de nutrientes en el suelo. Los árboles adultos son encargados de reincorporar y aportar los nutrientes necesarios para el establecimiento, desarrollo y sobrevivencia de las plántulas. La biomasa producida por los árboles adultos, se aloja en el suelo en forma de hojarasca, donde se reincorpora nuevamente al suelo gracias a los microorganismos encargados de la descomposición de los compuestos orgánicos, dejando así los nutrientes en forma asimilable para los árboles adultos, así como para las nuevas plántulas establecidas en el suelo. Por lo tanto, en la Figura 9 se muestra mediante un diagrama conceptual las interacciones de los principales factores que modulan la regeneración natural de bosques, enfatizando con rojo los factores determinantes en el éxito o fracaso del proceso de regeneración natural de la especies *Q. castanea*.



**Figura 9.** Diagrama conceptual que muestra las interrelaciones entre los principales factores que modulan el proceso de regeneración de poblaciones de árboles, enfatizando con márgenes en color rojo aquellas interacciones que de acuerdo con los resultados de esta investigación modulan el proceso de regeneración natural de *Quercus castanea*.

## 7. CONCLUSIONES

1. La densidad y tamaño de las plántulas de *Q. castanea* se encontraron significativamente asociadas con la concentración de nutrientes en el mantillo, particularmente fósforo y nitrógeno en sus formas microbianas. El tamaño de las plántulas tuvo una correlación negativa con la densidad de adultos de la misma especie y con la densidad de plántulas de *Q. deserticola*, lo cual sugiere que el crecimiento de las plántulas de *Q. castanea* se ve limitado por procesos de competencia intra- e interespecífica.
2. De acuerdo a los resultados obtenidos para *Q. castanea*, los árboles adultos juegan un papel crucial en los patrones de regeneración de esta especie, ya que los nutrientes necesarios para las plántulas son absorbidos como productos del proceso de descomposición de la hojarasca generada por los individuos adultos.
3. La especie *Q. deserticola* presenta afinidad por sitios con mayores concentraciones de nutrientes y mayor humedad en el suelo. Para *Q. laeta* la densidad y tamaño de plántulas dependen positivamente de la densidad y tamaño de las plántulas de las otras especies de encino y negativamente de la riqueza de herbáceas en el sotobosque. En conjunto estos resultados muestran patrones ecológicos diferenciales en la regeneración de distintas especies de encinos.

4. La dinámica de los nutrientes juega un papel determinante en los procesos de regeneración de *Q. castanea*, *Q. desertícola* y *Q. laeta*.

## 8. REFERENCIAS

- Aguilar R, Quesada M, Ashworth L, Herrerías-Diego Y, Lobo J.** 2008. Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular Ecology*, 17: 5177-5188.
- Aide TM, Zimmerman JK, Pascarella JB, Rivera L, Marcano-Vega H.** 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology*, 8: 328-338.
- Álvarez E, Fernández M, Torrado V, Fernández M.** 2008. Dynamics of macronutrientes during the first stage of litter decomposition from foresta rea (Galicia, NW Spain). *Nutrients Cycling and Agroecosystems*, 80: 243-256.
- Arizaga S, Martínez-Cruz J, Salcedo-Cabrales M, Bello-González MA.** 2009. Manula de la biodiversidad de encinos michoacanos. INE-SEMARNAT. México, D.F.
- Baldi A.** 1999. Microclimate and vegetation edge effects in a reedbed in Hungary. *Biodiversity and Conservation*, 8: 1697-1706.
- Bazzaz FA, Miao SL.** 1993. Sucessional status, seed size, and responses of tree seedling to CO<sub>2</sub>, light, and nutrients. *Ecology*, 74:104-112.
- Bello M., Labat J.** 1987. Los encinos (*Quercus*) del estado de Michoacán, México. Cuadernos de estudios michoacanos 1. CEMCA-INIFAR-SARH. México.
- Bonanomi G, Incerti G, Barile E, Capodilupo M, Antignani V, Mingo A, Lanzotti V, Scala F, Mazzoneli S.** 2011. *New Phytologist*, 191: 1018-1030.
- Bonfil C.** 1998. The effect of the seed size, cotyledon reserves, and herbivory of seedling survival and growth of *Quercus laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, 85:79-87.

- Booth TH, Nix HA, Hutchinson MF, Jovanic.** 1988. Niche analysis and tree species introduction. *Forest Ecology and Management*. 23(1): 47-59.
- Brearley FQ, Press MC, Scholes JD.** 2003. Nutrients obtained from leaf litter can improve the growth of dipterocarp seedling. *New Phytologist*, 160: 101-110.
- Brown PH, Hu H.** (1999) Función del fósforo en las plantas. *Informaciones Agronómicas*, 36: 9-10.
- Buckley DS, Sharik TL, Isebrands JG.** 1998. Regeneration of northern red oak: positive and negative effects of competitor removal. *Ecology*, 79: 65-78.
- Buckley DS, Sharik TL.** 1998. Regeneration of northern red oak: positive and negative effects of competitor removal. *Ecology*, 79: 65-78.
- Bustamante RO, Simonetti JA, Grez AA, San Martín J.** 2005. Fragmentación y dinámica de regeneración del bosque maulino: diagnóstico actual y perspectivas futuras. En: Smith C, Armesto JJ, Valdovinos C (eds) *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques de la Cordillera de la Costa*. Editorial Universitaria. Santiago, pp 529–553.
- Callaway RM, Davis FW.** 1998. Recruitment of *Quercus agrifolia* in central California: the importance of shrub dominated patches. *Journal of Vegetation Science*, 9: 647-656.
- Cartaxana P, Catarino F.** 2002. Nitrogen resorption from senescing leaves of three salt marsh plant species. *Plant Ecology*, 159(1): 95-102.
- Catovsky S, Bazzaz FA.** 2002. Nitrogen availability influences regeneration of temperate tree species in the understory seedling bank. *Ecological Applications*, 12: 1056-1070.
- Catovsky S, Kobe RK, Bazzaz FA.** 2002. Nitrogen-induced changes in seedling regeneration and dynamics of mixed conifer-broad-leaved forest. *Ecological Applications*, 12: 1611-1625.

- Chapman SJ, Heal O.** 1988. Metabolic and faunal activity in litter of tree mixtures compared with pure stands. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 24:33-40.
- Chapman S, Koch W.** 2007. What type of diversity yields synergy during mixed litter decomposition in a natural forest ecosystem? *Plant Soil*, 299: 153-162.
- Chavez Vergára BM.** 2010. Efecto sobre dos especies del género *Quercus* sobre la dinámica de C, N y P en un fragmento forestal de la Cuenca de Cuitzeo, Michoacán. Tesis para obtener grado de Maestro en Ciencias. UNAM. Morelia, Michoacán, México.
- Clotfelter ED, Pedersen AB, Cranford JA, Ram N, Snajdr EA, Nolan V, Ketterson ED.** 2007. Acorn mast drives long-term dynamics of rodent and songbird populations. *Oecologia*, 154: 493-503.
- Crawley J, Long CR.** 1995. Alternated bearing, predation satiation and recruitment in *Quercus robur* L. *Journal of Ecology*, 83: 683-606.
- Culley TM, Weller SG, Sakai A.** 2002. The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends in Ecology & Evolution*. 17(8): 361-369.
- Dey DC, Spetich MA, Weigel DR, Wiegand DR, Johnson PS, Graney DL, Kabrick JM.** 2009. A suggested approach for design of oak (*Quercus* L.) regeneration research considering regional differences. *New Forest*, 37: 123-135.
- Dickie IA, Koide RT, Steiner KC.** 2002. Influences of established trees on mycorrhizas, nutrition, and growth of *Quercus rubra* seedlings. *Ecological Monographs*, 72: 505-521.
- Fahrig L.** 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34: 487-515.
- Fyles J, Fyles I.** 1993. Interaction of Douglas-fir with red alder and salal foliage litter during decomposition. *Canadian Journal of Forest Research*, 23: 358-361.

- Galford J, Auchmoody LR, Smith HC, Walters RS.** 1991. Insects affecting establishment of northern red oak seedlings in central Pennsylvania. Pp 271-280 En: Proceedings 8th Central Hardwood Forest Conference, University Park, Pennsylvania. USDA Forest Service, GTR NE-148.
- García-Montiel D, Binkley D.** 1998. Effects of *Eucalyptus saligma* and *Albizia falcaria* on soil processes and nitrogen supply in Hawaii. *Oecología*, 113: 547-556.
- Gartner B, Cardon G.** 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos*, 104: 230-246.
- Grubb PJ, Lee WG, Kollmann J, Wilson JB.** 1996. Interaction of irradiance and soil nutrient supply on growth of seedlings of ten European tall-shrub species and *Fagus sylvatica*. *Journal of Ecology*, 84: 827-840.
- Guevara S, Laborde J, Sánchez-Ríos G.** 2004. Rain forest regeneration beneath the canopy of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, México. *Biotropica*, 36: 99-108.
- Harms KE, Paine CET.** (2003) Regeneración de árboles tropicales e implicaciones para el manejo de bosques naturales. Ecosistemas. Revista científica y técnica de Ecología y Medio Ambiente. Año XII. No. 3. Septiembre-Diciembre.
- Holl KD.** 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica*, 31: 229-242.
- Hooper D, Vitousek P.** 1998. Effects of plants composition and diversity on nutrients cycling. *Ecological Monographs*, 68(1): 121-149.
- Howe HF, Smallwood J.** 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 201-228.
- Iñiguez J, Val RM.** 1984. Evaluation of phosphorus sorption by an allophanic soil. *Geoderma*, 33:119-134.

- Kappelle, M. 2006.** Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests. Springer Verlag. Berlin Heidelberg, Germany. 483 pp.
- Koenig WD, Knops JMH. 2005.** The mystery of masting in trees: some trees reproduce synchronously over large areas, with widespread ecological effects, but how and why? *American Scientist*, 93: 340-347.
- Kouba Y, Aldos CL, Bueno CG. 2011.** Effects of abiotic and anthropogenic factors on the spatial distribution of *Quercus faginea* in the Spanish Central Pyrenees. *Plant Ecology*, 212: 99-1007.
- Kranabetter JM. 1999.** The effect of refuge trees on a paper birch ectomycorrhiza community. *Canadian Journal of Botany*, 77: 1523–1528.
- López-Barrera F, Manson RH, González-Espinosa M, Newton AC. 2006.** Effects of the type of montane forest edge on oak seedling establishment along forest-edge-exterior gradients. *Forest Ecology and Management*, 225: 234-244.
- López-Barrera F, Newton A. 2005.** Edge type effect on germination of oak tree species in the highlands of Chiapas, México. *Forest Ecology and Management*, 217: 67-79.
- Luna-José A, Montalvo-Espinosa L, Rendón-Aguilar B. 2003.** Los usos no leñosos de los encinos en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 72:107-117.
- Manson RH, Ostfeld RS, Canham CD. 1988.** The effects of tree seed and seedling density on predation rates by rodents in old fields. *Ecoscience* 5, 183-190.
- Martínez-Ramos M, Soto-Castro A. 1993.** Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio*, 107: 299-318.
- Montenegro AL, Vargas O. 2008.** Caracterización de bordes de bosque altoandino e implicaciones para la restauración ecológica en la Reserva Forestal de Cogua (Colombia). *Revista de Biología Tropical*, 56: 1543-1556.

- Moore JE, Swihart RK.** 2007. Importance of fragmentation-tolerant species as seed dispersers in disturbed landscapes. *Oecologia*, 151: 663-674.
- Nathan R, Casagrandi R.** 2004. A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Connell and beyond. *Journal of Ecology*, 92: 733-746.
- Nixon KC.** 1993. Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Annales des Sciences Forestieres*, 50 (supplement 1): 255–345.
- Ostfeld RS, Keesing F.** 2000. Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 232-237.
- Pascual G, Molinas M, Verdaguer D.** 2002. Comparative anatomical analysis of the cotyledonary region in three Mediterranean basin *Quercus* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, 89: 383-392.
- Pérez-Ramos IM.** 2007. Factores que condicionan la regeneración natural de especies leñosas en un bosque mediterráneo del sur de la Península Ibérica. *Ecosistemas. Revista Científica y Técnica de Ecología y Medio Ambiente* 16: 131-136.
- Quintana-Ascencio P, González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N.** 1992. Acorn removal, seedling survivorship, and growth of *Quercus crispipilis* in successional forest of the highlands of Chiapas, México. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 119: 16-18.
- Quantin P.** 1985. Characteristics of the Vanuatu Andosols. *Catena* 7 (Suppl.), 99-105.
- Ramírez- Marcial N.** 2003. Survival and growth of tree seedling in anthropogenically disturbed Mexican montane rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 14: 881-890.
- Rodríguez-Rajo FJ, Méndez J, Jato MV.** 2000. Influencia de la temperatura en la floración de *Quercus* en el sur de Galicia (Ourense y Vigo, 1994-1998). *Acta Botánica Malacitana*, 25: 153-163.

- Romero-Rangel S., Rojas E., Aguilar M.** 2002. El género *Quercus* (Fagaceae) en el estado de México. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 89(4): 551-593.
- Rousset O, Lepart J.** 2000. Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *Journal of Ecology*, 88: 401-412.
- Rzendowski G, Rzendowski J.** 2005. Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C. Centro Regional del Bajío. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Patzcuaro, Michoacán.
- Salazar-Jara FI, Juárez-López P.** (2013) Requerimiento macronutricional de las plantas de Chile (*Capsicum annuum* L.) *Bio-Ciencias*, 2:24-37.
- Santos T, Tellería JL.** 1997. Vertebrate predation on Holm oak *Quercus ilex* acorns in a fragmented habitat: effects on seedling recruitment. *Forest Ecology and Management*, 98: 181-187.
- Saunders DA, Hobbs RJ, Margules CR.** 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5: 18-32.
- Semel B, Andersen DC.** 1988. Vulnerability of acorns weevils (Coleoptera: Curculionidae) and attractiveness of weevils and infested *Quercus alba* acorns to *Peromyscus leucopus* and *Blarina brevicauda*. *American Midland Naturalist*, 119: 385-393.
- Shaw MW.** 1968. Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in North Wales: I. A preliminary study of acorn production, viability and losses. *Journal of Ecology*, 56: 565-538.
- Singh JS, Raghubanshi AS, Singh RS, Srivastava SC.** 1989. Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna, *Nature*, 338: 499–500

- Sork VL, Bramble J, Sexton O.** 1993. Ecology of mast-fruiting in three species of North American deciduous oaks. *Ecology*, 74: 528-541.
- Sork VL.** 1993. Evolutionary ecology of mast-seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus* spp.). *Vegetatio*, 107: 133-147.
- Steele M, Knowlwe T, Bridle K, Simms E.** 1993. Tannins and partial consumption of acorns: implications for dispersal of oak by seed predators. *American Midland Naturalist*, 130: 229-238.
- Tapia-Torres Y, García-Oliva F.** 2013. La disponibilidad del fósforo es producto de la actividad bacteriana en el suelo en ecosistemas oligotróficos: una revisión crítica. *TERRA Latinoamericana*, 31: 231-242.
- Tilman D, Wedin D, Knops J.** 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379: 718-720.
- Thomas PA, Packham JR.** 2007. Ecology of Woodlands and Forests. Cambridge.
- Tovar-Sánchez E, Cano-Santana Z, Oyama K.** 2004. Canopy arthropod communities on Mexican oaks at sites with different disturbance regimes. *Biological Conservation*, 115: 79-87.
- Tyler CM, Kuhn B, Davis FW.** 2006. Demography and recruitment limitations of three oak species in California. *The Quarterly Review of Biology*, 81: 127-152.
- Valencia AS.** 2004. Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad de Botánica de México*, 75: 33-53.
- Walters RS, Auchmoody LR.** 1992. Factors limiting northern red oak reproduction in Pennsylvania. *US Forest Service*, 271-280.
- Wada K; Gunjigake N.** 1979. Active aluminum and iron phosphate adsorption in Ando soils. *Soil Science* 128:331-336.

**Wenny DG. 2000.** Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs* 70, 331-351.

**Williams NM, Winfree R. 2013.** Local habitat characteristics but not landscape urbanization drives pollinator visitation and native plant pollination in forest remnants. *Biological Conservation*, 160: 10-18.

**Williamson MJ. 1966.** Premature abscissions and white oak acorn crops. *Forest Science*, 12: 19-21.

**Zimmerman JK, Pascarella JB, Aide TM. 2000.** Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology*, 8: 350-360.

## 9. ANEXOS

**ANEXO 1.** Concentraciones y contenidos de C, N y P del suelo de muestras de 0 a 100 cm de los cinco sitios de la cuenca de Cuitzeo, Michoacán. Medias con las mismas letras significan que no hay diferencias significativas con la prueba de TUKEY.

	<b>Pico del Águila</b>	<b>Lagunillas</b>	<b>Atecuaro</b>	<b>Umécuaro</b>	<b>Jesús del Monte</b>
<b>Concentraciones (mg g<sup>-1</sup>)</b>					
COT***	27 (1.4)b	45 (4.7)a	15 (0.7)c	13 (1.5)c	19 (1.2)bc
NT***	1.9 (0.1)b	2.9 (0.3)a	0.8 (0.2)c	0.7 (0.1)c	1.8 (0.04)b
PT***	0.32 (0.04)a	0.34 (0.01)a	0.21 (0.02)b	0.25 (0.02)ab	0.19 (0.01)b
C:N***	13 (0.4)b	15 (0.5)b	25 (3.9)a	19 (2.9)ab	10 (0.8)b
C:P***	93 (9.2)ab	130 (14.4)a	77 (9.7)bc	53 (7.6)c	95 (5.9)ab
N:P***	6.9 (0.7)ab	8.5 (1.1)a	4.5 (1.2)bc	3.0 (0.4)c	9.7 (0.5)a
<b>Contenidos (Mg ha<sup>-1</sup>)</b>					
COT***	208 (13)a	207 (16)a	146 (12)b	89 (10)c	139 (9)b
NT***	15 (0.9)a	13 (0.8)a	8 (1.5)b	5 (0.4)b	14 (0.8)a
PT**	2.4 (0.3)a	1.7 (0.2)ab	2.1 (0.2)ab	1.8 (0.1)ab	1.5 (0.1)b
*<0.05, **<0.01, ***<0.001					

**ANEXO 2.** Media y error estándar de las concentraciones de las formas dinámicas de nutrientes del mantillo de cuatro sitios de la cuenca de Cuitzeo, Michoacán. Medias con la misma letra significan que no hay diferencias significativas con la prueba de TUKEY. Cmic: carbono microbiano, Nmic: nitrógeno microbiano, Pmic: fósforo microbiano, COD: carbono orgánico disuelto, NOD: nitrógeno orgánico disuelto y POD: fósforo orgánico disuelto.

Variable	Pico del Águila	Lagunillas	Atecuaro	Umécuaro
Humedad (%)***	41 (2)b	54 (2)a	34 (2)b	56 (2)a
pH***	6.5 (0.1)a	7.0 (0.1)a	6.4 (0.2)a	5.6 (0.1)b
Cmic ( $\mu\text{g g}^{-1}$ )***	<b>10965 (1366)ab</b>	13125 (882)a	5709 (659)c	8299 (535)bc
Nmic ( $\mu\text{g g}^{-1}$ )***	1677 (83)a	938 (83)b	744 (51)b	862 (30)b
Pmic ( $\mu\text{g g}^{-1}$ )	326 (66)	533 (102)	324 (35)	361 (37)
Cmic:Nmic***	6 (0.6)b	14 (1.4)a	8 (0.7)b	10 (0.7)b
Cmic:Pmic	39 (8)	27 (4)	19 (4)	24 (3)
Nmic:Pmic***	5.8 (0.8)a	1.9 (0.3)b	2.4 (0.3)b	2.4 (0.2)b
COD ( $\mu\text{g g}^{-1}$ )***	1840 (93)b	2983 (310)a	1549 (145)b	2163 (214)ab
NOD ( $\mu\text{g g}^{-1}$ )***	118 (23)b	564 (38)a	482 (63)a	455 (34)a
POD ( $\mu\text{g g}^{-1}$ )*	69 (6)b	113 (16)a	77 (3)ab	89 (9)ab
COD:NOD***	17 (2.6)a	5 (0.5)b	4 (1.2)b	5 (0.3)b
COD:POD	28 (3)	30 (8)	20 (2)	25 (3)
NOD:POD**	1.8 (0.5)b	5.4 (0.8)a	6.4 (1.0)a	5.3 (0.7)a

\* $<0.05$ , \*\* $<0.01$ , \*\*\* $<0.001$

**ANEXO 3.** Media y error estándar de las formas más dinámicas de nutrientes del suelo de cuatro sitios en la cuenca de Cuitzeo, Michoacán. Medias con la misma letra significan que no hay diferencias significativas con la prueba de TUKEY. Cmic: carbono microbiano, Nmic: nitrógeno microbiano, Pmic: fósforo microbiano, COD: carbono orgánico disuelto, NOD: nitrógeno orgánico disuelto, POD: fósforo orgánico disuelto, NH<sub>4</sub>: amonio y NO<sub>3</sub> nitrato.

<b>Variable</b>	<b>Pico del Águila</b>	<b>Lagunillas</b>	<b>Atecuaro</b>	<b>Umécuaro</b>
Humedad (%)***	37.6 (0.85)a	35.4 (1.99)a	27.9 (1.13)b	27.2 (0.85)b
pH***	6.8 (0.07)b	7.3 (0.13)a	6.8 (0.17)b	5.4 (0.12)c
Cmic (µg g <sup>-1</sup> )**	1092 (83)ab	1862 (371)a	690 (145)b	792 (46)b
Nmic (µg g <sup>-1</sup> )**	250 (22)a	249 (45)a	101 (16)b	160 (31)ab
Pmic (µg g <sup>-1</sup> )***	56 (20)b	150 (38)a	62 (13)ab	25 (12)b
Cmic:Nmic**	4.4 (0.3)b	7.4 (0.6)a	6.7 (0.7)ab	5.4 (0.6)ab
Cmic:Pmic	27 (6)	16 (5)	13 (3)	77 (34)
Nmic:Pmic*	5.9 (1.1)ab	2.1 (0.6)b	1.9 (0.4)b	14.5 (5.5)a
COD (µg g <sup>-1</sup> )*	171 (9)ab	233 (23)a	155 (17)b	169 (16)ab
NOD (µg g <sup>-1</sup> )	15 (1.7)	25 (2.1)	17 (2.8)	21 (7.9)
POD (µg g <sup>-1</sup> )***	6.6 (0.9)ab	8.9 (1.6)a	2.8 (0.8)bc	1.4 (0.7)c
COD:NOD	11 (0.9)	10 (1.5)	10 (1.8)	14 (6.2)
COD:POD	32 (10)	29 (5)	84 (29)	72 (11)
NOD:POD	2.9 (1.1)	3.1 (0.5)	9.3 (3.9)	4.8 (1.4)
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (µg g <sup>-1</sup> )	7.3 (2.2)	5.6 (0.9)	2.6 (0.5)	5.4 (0.8)
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (µg g <sup>-1</sup> )	0.1 (0.01)	0.7 (0.47)	0.1 (0.01)	0.1 (0.09)

\*<0.05, \*\*<0.01, \*\*\*<0.001

**ANEXO 4.** Listado de herbáceas identificadas y abundancia de especies presentes en el sotobosque del sitio Pico del Águila.

<b>Familia</b>	<b>Género / Especie</b>	<b>Abundancia</b>
Agavaceae	<i>Agave</i> sp.	1
Cactaceae	<i>Opuntia</i> sp.	4
Compositae 1		41
Compositae 2		262
Compositae	<i>Gnaphalium</i> sp.	26
Compositae	<i>Tagetes lucida</i> Cav.	138
Compositae	<i>Tagetes lunulata</i>	48
Gramineae		presente
Leguminosae subfamilia Lotoidea	<i>Indigofera densiflora</i> M. Martens & Galeotti	34
Leguminosae subfamilia Lotoidea	<i>Phaseolus</i> sp.	1460
Loganiaceae		951
Malpigiaceae	<i>Gaudichaudia cynanchoides</i> H.B.K.	53
Rhamnaceae	<i>Condalia</i> sp.	7
Sin identificar 1		1
Sin identificar 2		1

**ANEXO 5.** Listado de herbáceas identificadas y abundancia de especies presentes en el sotobosque del sitio Lagunillas.

<b>Familia</b>	<b>Género / Especie</b>	<b>Abundancia</b>
Boraginaceae		2
Compositae 1		27
Compositae	<i>Montanoa</i> sp.	207
Compositae	<i>Verbesina</i> sp.	275
Dioscoreaceae	<i>Dioscorea</i> sp.	2
Labiatae	<i>Salvia mexicana</i> L.	30
Leguminosae-Lotoidea	<i>Desmodium</i> sp.	11
Leguminosae-Mimosoidea	<i>Acacia</i> sp.	43
Leguminosae-Mimosoidea	<i>Acacia angustissima</i> (Mil.) Kuntze	29
Leguminosae-Mimosoidea	<i>Calliandra grandiflora</i> (L'Her.) Benth	8
Passifloraceae	<i>Passiflora</i> sp.	7
Polemonaceae	<i>Loeselia mexicana</i> (Lam.) Brand.	1
Pteridaceae	<i>Adiantum poiretii</i> Wikstr.	95
Ranunculaceae	<i>Talictum</i> sp.	16
Solanaceae 1		1
Solanaceae 2		2
Umbelliferae		4
Verbenaceae	<i>Priva aspera</i> H.B.K.	1
Sin identificar 1	Sin identificar 1	8
Sin identificar 2	Sin identificar 2	8
Sin identificar 3	Sin identificar 3	8
Sin identificar 4	Sin identificar 4	10
Sin identificar 5	Sin identificar 5	1
Sin identificar 6	Sin identificar 6	1

**ANEXO 6.** Listado de herbáceas identificadas y abundancia de especies presentes en el sotobosque del sitio Atécuaro.

<b>Familia</b>	<b>Género / Especie</b>	<b>Abundancia</b>
Agavaceae	<i>Agave</i> sp.	74
Acanthaceae		3
Aspleniaceae	<i>Asplenium</i> sp.	22
Cactaceae	<i>Opuntia</i> sp.	3
Compositae 1		1
Compositae 2		13
Compositae	<i>Baccharis</i> sp.	83
Euphorbiaceae	<i>Croton</i> sp.	1170
Euphorbiaceae	<i>Croton adspersus</i> Benth.	34
Fabaceae		163
Labiatae	<i>Salvia</i> sp.	181
Labiatae	<i>Salvia mexicana</i> L.	34
Leguminosae 1		23
Leguminosae 2		25
Leguminosa- subfamilia Lotoidea	<i>Dalea</i> sp.	1
Leguminosa- subfamilia Lotoidea	<i>Desmodium</i> sp.	29
Leguminosae	<i>Eysenhardtia</i> sp.	93
Loganiaceae	<i>Buddleia</i> sp.	23
Malvaceae	<i>Sida</i> sp.	240
Oxalidaceae	<i>Oxalis</i> sp.	57
Phytolacaceae	<i>Phytolacca</i> sp.	1
Polemoniaceae	<i>Loeselia</i> sp.	24
Polemoniaceae	<i>Loeselia mexicana</i> (Lam.) Brand.	8
Rhamnaceae	<i>Condalia</i> sp.	41
Rosaceae 1		258
Rosaceae	<i>Crataegus mexicana</i> Moc. & Sesse	
Rosaceae	<i>Prunus capuli</i> Cav.	4
Rubiaceae	<i>Bouvardia</i> sp.	26
Solanaceae	<i>Solanum nigrescens</i> Mart. Et Gal	
Umbelliferae		52
Verbenaceae		78
Sin identificar 1		7
sin identificar 2		9
Sin identificar 3		1
Sin identificar 4		55
Sin identificar 5		24
Sin identificar 6		10
Sin identificar 7		2

Sin identificar 8	1
Sin identificar 9	20
Sin identificar 10	17
Sin identificar 11	3
Sin identificar 12	4
Sin identificar 13	2
Sin identificar 14	6
Sin identificar 15	4
Sin identificar 16	1
Sin identificar 17	1
Rastrera sin identificar	66

---

**ANEXO 7.** Listado de herbáceas identificadas y abundancia de especies presentes en el sitio de Umécuaro.

<b>Familia</b>	<b>Género / Especie</b>	<b>Abundancia</b>
Acanthaceae	<i>Tocicodendron radicans</i> (L.) Kuntze	113
Berberidaceae	<i>Berberis moranensis</i> Schult. & Schult. F.	2
Compositae 1		14
Compositae 2		1
Compositae		2
Compositae	<i>Senecio</i> sp.	65
Convolvulaceae		1
Labiatae		10
Leguminosae- subfamilia		
Mimosoidea		79
Loganiaceae	<i>Buddleia</i> sp.	4
Polemoniaceae	<i>Loeselia</i> sp.	38
Polemoniaceae	<i>Loeselia mexicana</i> (Lam.)Brand.	83
Rhamnaceae	<i>Condalia</i> sp.	41
Rosaceae		25
Rosaceae	<i>Crataegus pubescens</i> (Kunth) Steud.	35
Rubiaceae	<i>Bouvardia</i> sp.	4
Sapindaceae	<i>Serjania</i> sp.	107
Solanaceae		8
Sin identificar		627
Sin identificar 1		99
Sin identificar 2		3
Sin identificar 3		28
Sin identificar 4		5
Sin identificar 5		382
Sin identificar 6		36
Sin identificar 7		1
Sin identificar 8		9
Sin identificar 9		1
Sin identificar 10		1
Sin identificar 11		58
Sin identificar 12		21
Sin identificar 13		80
Sin identificar 14		8
Sin identificar 15		4
Sin identificar 16		22
Sin identificar 17		24
Sin identificar 18		1
Sin identificar 19		2



**ANEXO 8.** Listado de herbáceas identificadas y abundancia de especies presentes en el sotobosque del sitio Jesús del Monte.

<b>Familia</b>	<b>Género / Especie</b>	<b>Abundancia</b>
Acanthaceae	<i>Justicia spicigera</i> Schltl.	33
Cactaceae	<i>Opuntia</i> sp.	1
Caryophyllaceae	<i>Arenaria lanuginosa</i> (Michx.) Rohrb.	25
Compositae		4
Compositae	<i>Brickelia secundiflora</i>	26
Compositae	<i>Cosmos bipinnatus</i> Cav.	9
Compositae	<i>Eupatorium</i> sp.	31
Compositae	<i>Gnaphalium</i> sp.	1
Compositae	<i>Melampodium perfoliatum</i> (Cav.) H.B.K.	1
Compositae	<i>Picris echioides</i> L.	1
Compositae	<i>Senecio</i> sp.	6
Compositae	<i>Stevia serrata</i> Cav.	41
Compositae	<i>Tagetes lucida</i> Cav.	10
Compositae	<i>Tithonia tubiformis</i> (Jacq.) Cass.	13
Compositae	<i>Verbesina</i> sp.	43
Convolvulaceae	<i>Ipomoea</i> sp.	2
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia</i> sp.	526
Graminaceae		99
Leguminosae-Lotoidea	<i>Indigofera densiflora</i> M. Martens & Galeotti	5
Leguminosae-Lotoidea	<i>Marina</i> sp.	3
Leguminosae-Lotoidea	<i>Phaseolus</i> sp.	15
Leguminosae-Mimosoidea	<i>Lysiloma</i> sp.	15
Lythraceae	<i>Cuphea</i> sp.	9
Malpighiaceae	<i>Gaudichaudia cynanchoides</i> H.B.K.	2
Malvaceae	<i>Sida haenkeana</i> Presl.	1
Onagraceae	<i>Lopezia</i> sp.	46
Pteridaceae	<i>Cheilanthes angustissima</i> Kunth	7
Pteridaceae	<i>Pellae ovata</i>	185
Rosaceae	<i>Rubus</i> sp.	5
Rubiaceae	<i>Crusea diversifolia</i> (H.B.K.) Anderson	5
Sapindaceae	<i>Serjania</i> sp.	3
Solanaceae	<i>Physalis</i> sp.	5
Sin identificar 1	Sin identificar 1	31
Sin identificar 2	Sin identificar 2	52
Sin identificar 3	Sin identificar 3	10
Sin identificar 4	Sin identificar 4	3
Sin identificar 5	Sin identificar 5	2
Sin identificar 6	Sin identificar 6	1

