



00361
23
2007
12
11/2

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**GERMINACIÓN Y CRECIMIENTO DE
ENCINOS EN AMBIENTES INDUCIDOS
POR LA FRAGMENTACIÓN DEL
BOSQUE MESÓFILO EN VERACRUZ**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)

PRESENTA

ANA ISABEL SUÁREZ GUERRERO

DIRECTOR DE TESIS:

DR. MIGUEL EDUARDO EQUIHUA ZAMORA

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

26/10/98

1998



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

INDICE

| | |
|---|----|
| RESUMEN | |
| INTRODUCCIÓN | 1 |
| Fragmentación y Continuidad de Habitat | 1 |
| Los Bordes | 3 |
| La Escala | 4 |
| Análisis de la Fragmentación Centrado en Especies Particulares | 6 |
| Papel de la dispersión | 6 |
| Papel de la calidad del ambiente | 6 |
| Autoecología de especies dominantes | 7 |
| JUSTIFICACIÓN | 7 |
| ANTECEDENTES | 8 |
| Bosque Mesófilo de Montaña | 8 |
| Germinación de Especies del BMM | 10 |
| Los Encinos en el BMM | 11 |
| Estudios Ecológicos en Encinos Mexicanos | 14 |
| LAS ESPECIES DE ESTUDIO | 16 |
| Subgénero <i>Lepidobalanus</i> | 17 |
| <i>Quercus germana</i> Cham. et Schlecht. Linnaea 5: 78. 1830. | 17 |
| Subgénero <i>Erythrobalanus</i> | 18 |
| <i>Quercus acutifolia</i> Née, Anal. Cienc. Nat. 3: 267., 1801. | 18 |
| <i>Quercus xalapensis</i> Humb. & Bonpl. Pl. Aequin. 2: 24. 1809. | 19 |
| LOS SITIOS DONDE SE REALIZÓ EL ESTUDIO | 20 |
| Área de Colecta de Bellotas | 20 |
| Área de Germinación y Crecimiento | 22 |
| OBJETIVO | 22 |
| HIPÓTESIS | 23 |
| MÉTODO | 24 |
| A) Experimento de Germinación | 25 |
| B) Experimento sobre Crecimiento y Supervivencia | 28 |
| C) Condiciones Microclimáticas | 31 |

| | |
|--|----|
| RESULTADOS | 33 |
| A) Experimento de germinación de tres especies de encinos | 33 |
| Capacidad Germinativa | 33 |
| Curvas de Germinación, Tiempo de Latencia y t_{50} | 34 |
| Otras Variables de Respuesta de Germinación | 36 |
| Período de Germinación | 39 |
| B) Crecimiento de <i>Quercus acutifolia</i> | 40 |
| Variables de Tamaño: Altura, Area Foliar y Número de Hojas | 40 |
| Variables de Peso | 42 |
| Ecuaciones de Crecimiento | 44 |
| Sobrevivencia | 46 |
| Daño | 47 |
| C) Condiciones Microclimáticas | 49 |
| PAR, Temperatura del Aire y del Suelo | 52 |
| Humedad del Suelo y del Aire | 53 |
| DISCUSIÓN | 54 |
| A) Experimento de Germinación | 54 |
| Efecto de los Tratamientos | 54 |
| Mecanismos de Estimulación o Inhibición de la Germinación | 56 |
| Diferencias y Similitudes entre las Tres Especies | 57 |
| Consecuencias del Tamaño y Apetecibilidad | 60 |
| B) Experimento de Crecimiento de <i>Quercus acutifolia</i> | 63 |
| Variables de Crecimiento | 63 |
| Asignación de Biomasa a Diferentes Órganos | 66 |
| Sobrevivencia | 68 |
| Daño | 70 |
| C) Encinos, Fragmentación y Capacidad Regenerativa del BMM | 73 |
| Encinos | 73 |
| Fragmentación del Bosque Mesófilo | 74 |
| Capacidad Regenerativa del BMM | 75 |
| Direcciones Futuras en la Investigación | 78 |
| CONCLUSIONES | 80 |
| LITERATURA CITADA | 82 |

RESUMEN

Se estudió la germinación de las tres especies de encino dominantes (*Quercus acutifolia*, *Q. germana* y *Q. xalapensis*) y el crecimiento y sobrevivencia de una de ellas (*Quercus acutifolia*) en una comunidad de bosque mesófilo de montaña en el centro de Veracruz, México. Se evaluó la influencia de la fragmentación del bosque en las etapas más tempranas del establecimiento de las especies. Las semillas y plántulas fueron sometidas a germinar y crecer en tres tratamientos, consistentes en ambientes resultado de la fragmentación de la comunidad, i. e. interior del bosque, borde y exterior. Las tres especies presentaron una germinación significativamente mayor dentro del bosque y en el borde, que en el sol. Se discuten las diferencias encontradas en el porcentaje, tiempos de germinación y tamaño de semilla entre las tres especies, sugiriendo que podrían corresponder a nichos de regeneración diferentes (*sensu* Grubb, 1977). *Quercus acutifolia* sobrevivió en los tres ambientes en la misma proporción hasta los seis meses acumulando mayor biomasa en el borde y en el sol. Por tanto, la orilla no parece representar un obstáculo, sino más bien constituir un ambiente adecuado para el desarrollo de las especies estudiadas. No obstante, en cada tratamiento las plántulas de *Quercus acutifolia* mostraron algunos rasgos significativamente diferentes (en peso seco, asignación de biomasa, altura y área foliar específica). Se analizan las posibles causas de estas diferencias sugiriendo presiones selectivas locales en cada ambiente: radiación insuficiente en bosque, herbivoría en borde y marchitamiento en el ambiente soleado. Se discuten las repercusiones de los rasgos de germinación y establecimiento de las especies de encino, al no limitar su desarrollo al interior, al borde, ni al exterior del bosque, respecto a la capacidad regenerativa de la comunidad.

Germinación y crecimiento de encinos en ambientes inducidos por la fragmentación del Bosque Mesófilo en Veracruz

INTRODUCCIÓN

Fragmentación y Continuidad de Habitat

El patrón actual que priva en la modificación de las comunidades naturales, como resultado de la actividad humana, consiste en un mosaico en que se alternan parches de habitats naturales en diferentes estados de alteración, con tierras dedicadas a varios otros usos del suelo. A este patrón se le ha denominado fragmentación y se conceptualiza simplemente como una disrupción de la continuidad de la comunidad (Lord & Norton, 1990) o puede vérselo también como un aumento en la heterogeneidad del ecosistema (Haila *et al.*, 1993). Se ha llamado la atención sobre el hecho de que estos fragmentos operan como islas de vegetación natural rodeadas de un mar de otros tipos de comunidades; por tanto, se ha especulado y experimentado sobre la aplicabilidad de la teoría de Biogeografía de Islas propuesta por MacArthur & Wilson (1967) a estos remanentes (Harris, 1985; Grashof-Bokdam, 1997).

Uno de los principios básicos de la teoría mencionada hace hincapié en que las islas retienen un número menor de especies por área que la que presa una superficie similar de vegetación natural, no aislada, cercana. Además, se ha sugerido que el número de especies está relacionado inversamente con la distancia de la isla a la fuente de especies, con su homogeneidad y directamente con el tamaño de la isla misma, entre otros factores. La diversidad de las islas, al igual que la de las áreas continentales, estará afectada en forma similar por la latitud, altitud y la historia biogeográfica (Cox & Moore, 1993). La teoría señala que existe un balance entre el número de especies que ingresan a la isla, via inmigración o especiación, y las que salen de la misma (via emigración o extinción), por lo que la riqueza se mantiene en un equilibrio dinámico, mas no la composición, la cual sufre un cambio constante (Hubell & Foster, 1989). Bajo estos criterios se asume que los parches o fragmentos de

comunidades naturales presentan menor cantidad de especies que áreas de tamaño similar no fragmentadas, aún cuando a nivel de paisaje la biodiversidad de la matriz fragmentada resulte mayor (Leopold, cit. por Sisk & Margules, 1993), debido a que favorece la proliferación adicional de especies oportunistas de amplia distribución en algunos habitats creados por el disturbio.

Respecto a la presunta reducida capacidad de retener especies por parte de las islas numerosos autores han señalado con insistencia que en los fragmentos, a partir del momento de su aislamiento, se dan eventos dramáticos de pérdida de especies antes de alcanzarse el equilibrio dinámico (Bierregaard & Lovejoy, 1989; Saunders *et al.*, 1991; Kattan *et al.*, 1994; Turner & Corlett, 1996). Lo anterior lo atribuyen, entre varias razones, al menoscabo de la viabilidad genética de las poblaciones (atribuible a la disminución de su tamaño y al aislamiento en que se encuentran), a la reducción de las tasas de inmigración, a los cambios en la estructura de la comunidad y a la invasión de especies exóticas (Turner, 1996). Evidencia de lo anterior es el que fragmentos pequeños presenten menor número de especies por área (y de individuos por especie) que superficies continuas de vegetación no fragmentada (Estrada *et al.* 1993, Kattan *et al.* 1994). Por tanto, se ha considerado que la fragmentación, o sea la pérdida de la continuidad en el habitat, representa un seria amenaza a la diversidad, ya que favorece la extinción de especies en tanto se alcanza el equilibrio dinámico.

Las consecuencias de la fragmentación no sólo están limitadas a la reducción del tamaño real de las áreas silvestres, sino también a la redistribución del área remanente en fragmentos, que afecta, a su vez, a la dispersión y al ritmo de migración de los individuos (Haila *et al.*, 1993). Se ha observado en los remanentes de bosque caducifolio en Holanda que en fragmentos sucesionales alejados de fragmentos maduros, el tipo de especies del sotobosque que se establecen preferentemente presentan formas de dispersión endozoócora, luego ectozoócora, anemócora, formícora o dispersión independiente de algún agente en especial, en ese orden, por lo que el acceso a dispersores parece jugar un papel crucial en la composición florística de sitios en sucesión (Matlack, 1994). Asimismo, otra derivación importante de la fragmentación está en el aumento de la condición de borde, que se forma al dividirse el habitat (Turner, 1996).

Los Bordes

La importancia relativa de los bordes aumenta en proporción inversa al tamaño del fragmento. La orilla da lugar a un gradiente en las condiciones microclimáticas (Williams-Linera, 1990), que puede extenderse hasta 40 m al interior de la comunidad original (Kapos, 1989). Algunos autores empleando distintos criterios establecen que el efecto de borde puede variar dependiendo del tipo de comunidad, alteración, antigüedad, orientación y de la clase de especie involucrada (MacDougall & Kellman, 1992; Sisk & Margules, 1993; Williams-Linera, 1993). Al respecto Murcia (1995) ha enlistado referencias sobre los tipos de efectos reportados que puede ejercer el borde:

Efectos de borde en una variedad de bosques templados y tropicales (modificada de Murcia, 1995).

El número de equis (XX) en cada columna indica el número de referencias en el artículo original que reportan esa tendencia. ^a No hay diferencia con el interior. ^b Sí hay diferencia con el interior.

| | Mayores en el borde | Sin diferencia | Menores en el borde |
|---|---------------------|-----------------|---------------------|
| <i>Abióticos</i> | | | |
| Temperatura del aire | | X | X |
| Déficit de presión de vapor de aire | XX | X | |
| Temperatura del aire | XXX | X | |
| Luz (PAR) | XX | X | |
| Humedad del suelo | | | X |
| <i>Vegetación</i> | | | |
| Densidad de árboles (fustes) | XXXX | XXX | XX |
| Área basal | X | XX | |
| Cobertura del dosel | | | XX |
| Cobertura del subdosel | | | X |
| Cobertura del sotobosque | X | XX | |
| Densidad de lianas | | | X |
| Densidad de plántulas | X | XX | X |
| Crecimiento planta/plántula | XXX | | |
| Daño del dosel | X | | |
| Mortalidad | XX | X | |
| <i>Animales</i> | | | |
| Densidad de aves | X | X | X |
| <i>Procesos</i> | | | |
| Dispersión de semillas y/o invasión por la matriz | XXX | | |
| Predación de nidos | XXX | XXXXXX | |
| Parasitismo de crías de aves | X | | |
| Predación de semillas post-dispersión | | X | X |
| Germinación de semillas | | | X |
| Herbivoría | X | | |
| <i>Composición y riqueza de especies de plantas</i> | | | |
| Riqueza de especies | XX | X | |
| Composición de especies | | XX ^a | XXX ^b |

El comportamiento de las variables en el cuadro ha sido explicado con argumentos mecanicistas, ya que las modificaciones al ambiente físico de la orilla suelen tener efectos variables sobre la comunidad del bosque (Turner, 1996). En efecto, el microclima resultante puede ser desfavorable para algunas especies de plantas, limitando su desarrollo, lo que reduce todavía más el tamaño del ambiente en que algunos animales del bosque pueden vivir, incrementándose las tasas de mortalidad de las plantas del bosque junto a la orilla y reduciendo el reclutamiento de nuevos individuos; además de las diferencias en estructura encontradas entre el borde y el bosque pueden observarse densidades más altas de especies cosmopolitas asociadas al disturbio en los bordes (Croda, 1992).

Por otro lado, los bordes de formación reciente exponen a los árboles a la turbulencia del viento típica de ambientes no arbolados, incrementando su mortalidad por caída, lo cual puede provocar erosión en la orilla del fragmento, reduciendo aún más su tamaño efectivo. Por último, la exposición directa al sol de ramas que antes estuvieron sombreadas favorece su crecimiento y la proliferación de especies que pueden aprovechar este pulso de recursos (hot spot) -herbívoros, carnívoros, depredadores, etc.-, lo que contribuye a explicar los patrones de mayor depredación detectados con frecuencia en los bordes (Andrén & Angelstam, 1988; Young, 1995).

La Escala

Las escalas a las que se ha estado estudiando el efecto de los bordes son muy diversas; algunos trabajos se centran en el registro de los cambios en el ambiente físico (Kapos, 1989; Williams-Linera, 1990, Saunders *et al.*, 1991), mientras que otros enfocan los efectos a escala del paisaje (Sisk & Margules, 1993; Williams-Linera *et al.*, 1995a), analizando los tamaños y formas de fragmentos, grado de aislamiento y corredores que mejor contribuyen a la preservación de las especies de la comunidad original (Hill, 1995). En contraste, algunos autores han enfocado su atención a un nivel muy localizado, como Young (1995), quien ha señalado que los bordes en el dosel constituyen pulsos de recursos (hot spots) que promueven en el sitio un aumento en la tasa fotosintética, en el área foliar y en la biomasa vegetal, y además de un efecto promotor de la densidad de las poblaciones de herbívoros y, por consiguiente, de las de carnívoros. En la mayoría de los estudios se hacen

consideraciones, generalmente hipotéticas, sobre las historias de vida de los gremios representados y de su comportamiento fuera y dentro de la comunidad original. Tal es el caso del trabajo de Grashof-Bokdam (1997), quien analiza las capacidades de dispersión y la afinidad con el interior o el borde de la comunidad de las especies vegetales de fragmentos del bosque templado de Holanda.

Lord & Norton (1990) han llamado la atención sobre la escala a la que ocurre la fragmentación y enfatizan que el análisis de sus efectos debe ser distinto de acuerdo a ésta. Así, a la escala que denominan *estructural* (o de grano fino, de fragmentos relativamente pequeños, hasta del tamaño de unos cuantos individuos) se afectan más las especies especialistas del interior, que sencillamente no encuentran un habitat propicio para su desarrollo, mientras que las generalistas sí pueden crecer en la matriz resultante e, incluso, pueden resultar favorecidas. Asimismo, el impacto de las perturbaciones de origen externo sobre la comunidad es mucho mayor en la fragmentación estructural, que en la *geográfica* (de grano grueso), ya que en la primera el borde es mucho más extenso que las condiciones del interior.

Haila *et al.*, (1993) han enfatizado la importancia de la escala crítica *temporal* de estudio de los efectos de la fragmentación, señalando que las pérdidas de especies suelen ser más notorias en las poblaciones de vertebrados que en las de plantas, en virtud de la más prolongada esperanza de vida de la mayoría de las especies vegetales dominantes de las comunidades; sin embargo, especulan que, a la larga, el efecto puede ser similar en ambos grupos.

Otro punto de vista es el de Young *et al.*, (1996) quienes abordan en forma totalmente diferente la escala del efecto de la fragmentación, proponiendo el análisis de la *variabilidad genética* de las plantas con el fin de determinar la viabilidad de los remanentes de poblaciones. Señalan que en algunos de los pocos casos estudiados (como en *Eucaliptus albens*) ésta no parece reducirse (siempre y cuando la distancia entre los fragmentos no sea muy lejana), por lo que sugieren que puede existir un umbral de fragmentación por debajo del cual no se pierde la variabilidad genética de las pequeñas poblaciones que resultan aisladas.

En los estudios de bordes generalmente se toman como referencia gremios afectados negativamente (generalmente especies zoócoras) (Grashof-Bokdam, 1997); pocas veces se enfoca la atención sobre la ecología de especies particulares (Turner, 1996). Williams-Linera (1992) documenta

el caso de una especie de planta hemiepífita (*Oreopanax capitatus*), que sólo sobrevive en su fase adulta en los bordes del bosque mesófilo de Veracruz (*sensu* Rzedowski, 1978), para esta especies, por lo tanto, el actual patrón de fragmentación que prevalece en el bosque mesófilo de montaña (BMM) resulta benéfico. Algo similar sucede con dos especies arbóreas: *Carya glabra* (Sork, 1983) y el castaño americano (*Castanea dentata*) (Paillet & Rutter, 1989), cuyas plántulas son reclutadas preferentemente en los bordes del bosque caducifolio de Estados Unidos. Otros autores proporcionan listas de especies señalando la distribución de las mismas a lo largo del gradiente interior - borde del bosque, encontrando que el ensamblaje de especies es diferente en el borde; sin embargo, estos análisis se dirigen hacia la composición de la comunidad, más que a la explicación de la distribución de cada especie (Whitney & Runkle, 1981; Hoyos *et al.*, 1992; Matlack, 1994). Es así que no todas las especies parecen responder de la misma manera, ni a los bordes, ni al aislamiento, siendo algunas más o menos densas en el borde o indiferentes al mismo (Sisk & Margules, 1993).

Análisis de la Fragmentación Centrado en Especies Particulares

Papel de la dispersión

En el análisis de la distribución de las densidades de las poblaciones de aves y escarabajos dentro, en el borde y fuera de diferentes comunidades se ha determinado que algunas especies permanecen aisladas adentro de la misma, pues el borde y las condiciones del ambiente externo parecen constituir una barrera para ellas (Sisk & Margules, 1993). A la larga, este proceso puede conducir a su extinción (Turner, 1996). En el caso de las especies de plantas, el aislamiento puede no ser tan dramático cuando éstas tienen medios de dispersión independientes de los agentes bióticos (Grashof-Bokdam, 1997). En efecto, Robinson & Handel (1993) han sugerido que las especies de plantas que permanecen en el aislamiento lo hacen más por la incapacidad de dispersarse, que por la falta de habilidad en crecer en un ambiente diferente, fuera de la comunidad.

Papel de la calidad del ambiente

En los estudios de bordes de los fragmentos es patente la subestimación de las respuestas autoecológicas y poblacionales de las especies particulares a las nuevas condiciones, las cuales pueden

dar pautas importantes para el manejo de las comunidades (Sisk & Margules, 1993; Turner, 1996). En estas circunstancias Turner & Corlett (1996) han señalado que es importante establecer si la vegetación, aún cuando se encuentra fragmentada en parches de distintos tamaños y grados de alteración y deterioro, es capaz de reinvasión las zonas alteradas; o por lo menos, de mantener algunos rasgos y elementos de la comunidad *in situ*.

Autoecología de especies dominantes

El estudio de las particularidades del ciclo de vida de cada especie del bosque es bastante complejo y ha sido abordado en los estudios de fragmentación de la comunidad desde distintas perspectivas. En algunos casos se ha puesto atención a los patrones finos de distribución de gremios particulares respecto al área fragmentada (Sisk & Margules, 1993), en otros se ha determinado si algunas fases del ciclo de vida de una especie requieren de ambientes especiales en el fragmento de una comunidad (Sork, 1983; Paillet & Rutter, 1989; Williams-Linera, 1992), o si cierto tipo de interacciones bióticas ocurre con más frecuencia en un ambiente resultante de la fragmentación de una comunidad que en otro (Andrén & Angelstam, 1988). Desde el punto de vista de la comunidad es muy difícil determinar la influencia de la fragmentación sobre cada una de las especies de la misma. Los esfuerzos en el reconocimiento de los rasgos de especies podría hacerse a nivel de las dominantes, más frecuentes o clave, con el fin de procurar su establecimiento. Entre los rasgos que podrían evaluarse está la consideración de si sus propágulos son capaces de dispersarse al área desforestada, si las condiciones son adecuadas para germinar y crecer y, en tercer lugar, establecer si pueden sobrevivir ante la presión de depredadores y descomponedores (Fetcher *et al.*, 1987).

JUSTIFICACIÓN

El presente trabajo explorará las respuestas de tres especies arbóreas dominantes del bosque mesófilo de montaña de Veracruz a los ambientes resultantes de la fragmentación. Dada la realidad de que las dos condiciones (de borde de bosque y externa al mismo) son cada vez más extensas en el área que originalmente estuvo cubierta por BMM, es importante evaluar si las especies dominantes pueden completar su ciclo de vida también en estas calidades del ambiente.

dar pautas importantes para el manejo de las comunidades (Sisk & Margules, 1993; Turner, 1996). En estas circunstancias Turner & Corlett (1996) han señalado que es importante establecer si la vegetación, aún cuando se encuentra fragmentada en parches de distintos tamaños y grados de alteración y deterioro, es capaz de reinvasión las zonas alteradas; o por lo menos, de mantener algunos rasgos y elementos de la comunidad *in situ*.

Autoecología de especies dominantes

El estudio de las particularidades del ciclo de vida de cada especie del bosque es bastante complejo y ha sido abordado en los estudios de fragmentación de la comunidad desde distintas perspectivas. En algunos casos se ha puesto atención a los patrones finos de distribución de gremios particulares respecto al área fragmentada (Sisk & Margules, 1993), en otros se ha determinado si algunas fases del ciclo de vida de una especie requieren de ambientes especiales en el fragmento de una comunidad (Sork, 1983; Paillet & Rutter, 1989; Williams-Linera, 1992), o si cierto tipo de interacciones bióticas ocurre con más frecuencia en un ambiente resultante de la fragmentación de una comunidad que en otro (Andrén & Angelstam, 1988). Desde el punto de vista de la comunidad es muy difícil determinar la influencia de la fragmentación sobre cada una de las especies de la misma. Los esfuerzos en el reconocimiento de los rasgos de especies podría hacerse a nivel de las dominantes, más frecuentes o clave, con el fin de procurar su establecimiento. Entre los rasgos que podrían evaluarse está la consideración de si sus propágulos son capaces de dispersarse al área desforestada, si las condiciones son adecuadas para germinar y crecer y, en tercer lugar, establecer si pueden sobrevivir ante la presión de depredadores y descomponedores (Fetcher *et al.*, 1987).

JUSTIFICACIÓN

El presente trabajo explorará las respuestas de tres especies arbóreas dominantes del bosque mesófilo de montaña de Veracruz a los ambientes resultantes de la fragmentación. Dada la realidad de que las dos condiciones (de borde de bosque y externa al mismo) son cada vez más extensas en el área que originalmente estuvo cubierta por BMM, es importante evaluar si las especies dominantes pueden completar su ciclo de vida también en estas calidades del ambiente.

Las implicaciones son obvias: si las especies dominantes del bosque logran sobrevivir fuera de la comunidad, hay una alta probabilidad de que el bosque pudiera conservarse con una buena parte de las características de la comunidad en estas condiciones de fragmentación y aún podría darse el caso de que potencialmente, con un manejo facilitador, recuperara parte de su área de distribución original. En este trabajo se evaluarán los aspectos relacionados con la germinación de tres especies dominantes del BMM, y el establecimiento y crecimiento inicial de una de ellas, por ser estas etapas, parte de las fases cruciales del ciclo de vida de las plantas (Sosa & Puig, 1987; Harper, 1977). Estas fases son de las que más depende la etapa de establecimiento, en que la plántula emergida de la semilla germinada ha agotado las reservas de la misma y empieza a depender del ambiente externo (Hartmann & Kester, 1981).

ANTECEDENTES

Bosque Mesófilo de Montaña

El Bosque Mesófilo de Montaña del centro de Veracruz no es la excepción respecto a los patrones de destrucción del habitat en fragmentos y, en la actualidad, se pueden apreciar parches de vegetación con diversos grados de alteración, alternando con grandes extensiones cultivadas o dedicadas a la ganadería. Los fragmentos de bosque generalmente se encuentran en cañadas o confinados a las cimas de los cerros, casi siempre sobre laderas demasiado pronunciadas que imposibilitan el establecimiento de otras actividades productivas. Rzedowski (1996) señala que la extensión remanente de este tipo de vegetación ocupa tan sólo del 0.5 al 1% en la superficie del país (cerca de la mitad del área de distribución original), y lo considera muy importante ya que alberga una extremadamente alta riqueza de especies por unidad de área, superando con mucho la de cualquier comunidad del país. Este autor estima que el bosque mesófilo de montaña incluye a cerca de 2500 especies de plantas, que representan alrededor de la décima parte de la flora de México.

El BMM es un tipo de vegetación que presenta tanto elementos perennifolios, como caducifolios; con abundancia de epífitas, trepadoras y pteridofitas. Está constituido por un conjunto

Las implicaciones son obvias: si las especies dominantes del bosque logran sobrevivir fuera de la comunidad, hay una alta probabilidad de que el bosque pudiera conservarse con una buena parte de las características de la comunidad en estas condiciones de fragmentación y aún podría darse el caso de que potencialmente, con un manejo facilitador, recuperara parte de su área de distribución original. En este trabajo se evaluarán los aspectos relacionados con la germinación de tres especies dominantes del BMM, y el establecimiento y crecimiento inicial de una de ellas, por ser estas etapas, parte de las fases cruciales del ciclo de vida de las plantas (Sosa & Puig, 1987; Harper, 1977). Estas fases son de las que más depende la etapa de establecimiento, en que la *plántula emergida de la semilla germinada* ha agotado las reservas de la misma y empieza a depender del ambiente externo (Hartmann & Kester, 1981).

ANTECEDENTES

Bosque Mesófilo de Montaña

El Bosque Mesófilo de Montaña del centro de Veracruz no es la excepción respecto a los patrones de destrucción del hábitat en fragmentos y, en la actualidad, se pueden apreciar parches de vegetación con diversos grados de alteración, alternando con grandes extensiones cultivadas o dedicadas a la ganadería. Los fragmentos de bosque generalmente se encuentran en cañadas o confinados a las cimas de los cerros, casi siempre sobre laderas demasiado pronunciadas que imposibilitan el establecimiento de otras actividades productivas. Rzedowski (1996) señala que la extensión remanente de este tipo de vegetación ocupa tan sólo del 0.5 al 1% en la superficie del país (cerca de la mitad del área de distribución original), y lo considera muy importante ya que alberga una *extremadamente alta riqueza de especies* por unidad de área, superando con mucho la de cualquier comunidad del país. Este autor estima que el bosque mesófilo de montaña incluye a cerca de 2500 especies de plantas, que representan alrededor de la décima parte de la flora de México.

El BMM es un tipo de vegetación que presenta tanto elementos perennifolios, como caducifolios; con abundancia de epífitas, trepadoras y pteridofitas. Está constituido por un conjunto

de asociaciones que pueden variar mucho en su composición, dado el aislamiento de cada porción del bosque. El clima en que se puede encontrar es el templado húmedo cuya precipitación media anual nunca disminuye de 1000 mm y el número de meses secos varía de 0 a 4, en el año. Se distingue porque la humedad atmosférica siempre es muy alta, prevaleciendo con frecuencia la neblina. En el país, se distribuye a lo largo de las dos principales sierras en un patrón fragmentado, por el limitado gradiente altitudinal (entre 1000 y 2000 msn) y su orientación restringida a las laderas húmedas de barlovento, en que se distribuye.

Por su situación geográfica en la zona de contacto entre la región holártica y neotropical, se constituye con una mezcla de componentes boreales y meridionales, al que se añade el endémico en forma importante: por ejemplo, de las 178 especies de vertebrados que presenta, 56 son endémicas al mismo, es decir, 31%, el porcentaje más alto en cuanto a tipo de comunidad (Flores & Gerez, 1988); respecto a la flora, Rzedowski (1996) estima que del 2 al 12% de sus géneros son endémicos, lo mismo que del 30 al 60% de las especies. En el estrato arbóreo (y entre las trepadoras) se mezclan elementos tanto tropicales, como templados, siendo más importantes los segundos; y en los estratos bajos, y de epífitas, predominan los meridionales. A latitudes menores la importancia relativa de los elementos boreales disminuye y la proporción de elementos meridionales aumenta. Rzedowski (*op. cit.*) señala que ésta es una comunidad muy antigua, que tuvo una distribución más extensa durante el Plioceno Medio.

El BMM de Veracruz ha sido estudiado por diversos autores desde diferentes perspectivas. Gómez-Pompa (1966) realizó un inventario florístico de la región de Misantla. A éste le sucedieron una serie de trabajos realizados con un enfoque similar, llevados a cabo en diferentes localidades o siguiendo la división municipal: Luna *et al.* (1983) en Teocelo, Zolá (1987) en Xalapa, al igual que Castillo-Campos (1991); Zamora (1992) en Tlanelhuayocan y Luna (1997) en Coatepec. Con objetivos ligeramente diferentes Pérez-García (1991) hizo un estudio comparativo de la composición florística y de la estructura de la vegetación en 3 localidades (ubicadas en 3 municipios distintos): Tlanelhuayocan, Banderilla y Chiconquiaco, mientras que Smith (1995) comparó la estructura y composición de dos laderas de diferente orientación en Coacoatzintla, Ver.

Recientemente, han sido publicados trabajos sobre algunos grupos taxonómicos del BMM:

el de Hietz y Hietz-Seifert (1994) sobre epífitas y el de Chacón *et al.* (1995) sobre hongos; a éstos hay que agregar el estudio de Mata (1991), sobre morfología polínica de 150 especies.

Otros trabajos con aproximación ecológica han sido los de Alejandro (1989) quien realizó estudios poblacionales de *Ceratozamia mexicana* y el de Alvarez (1997) quien trabajó con *Fagus mexicana*. A nivel de comunidad, Jiménez (1982) y Tolome (1993) estudiaron la caída de hojarasca y otros aspectos fenológicos de este tipo de bosque en Veracruz; Bernabé (1994) exploró aspectos de propagación de helechos en fragmentos del BMM; Croda (1992) los rasgos estructurales de la vegetación en ambientes fragmentados y Williams-Linera (1992, 1993, 1995a y 1995b) ha realizado numerosos trabajos tanto a nivel autoecológico (con *Oreopanax capitatus*), como de comunidad, ecosistema y paisaje.

Smith (1995) hace una relación de algunos de los trabajos clásicos y más recientes sobre el BMM en el país, mencionando los trabajos realizados en Tamaulipas, por Puig y colaboradores, los de Rzedowski, los de Miranda y Sharp con otros autores, los de Santiago en Jalisco y los de Briones, Carlson, Hernández-X *et al.*, Valiente, Vogelmann, Zuñil & Lanthrop, etc. (Las referencias pueden encontrarse completas en el trabajo de Smith *op cit.*).

Respecto a estudios ecofisiológicos del establecimiento de otras especies del BMM, en seguida se enlistan algunas experiencias realizadas en el país.

Germinación de Especies del BMM

Se tienen antecedentes en torno a la germinación de algunas especies típicas de comunidades de BMM del país. Los casos revisados corresponden a especies, de distintas formas biológicas, de ambientes no perturbados. La intención de incluirlos aquí es la de comparar los comportamientos con lo que se determinaron para los encinos estudiados.

Hoffmannia strigillosa Hemsl.

Esta especie arbustiva, ha sido estudiada por Ponce de León (1987). Requiere de un tiempo de postmaduración después de la dispersión de, -por lo menos- 10 meses, necesitando de una

intensidad mínima de luz para germinar (fotoblastismo positivo estricto); si ésta se da en forma continua, el crecimiento es muy lento. Lo mismo ocurre en condiciones de temperatura más elevadas que el promedio en el BMM (superior a 30° C), lo que explica su distribución restringida al sotobosque del bosque no perturbado.

Magnolia dealbata Zucc.

Es una especie arbórea de distribución restringida. En condiciones "naturales" de germinación se obtienen porcentajes muy bajos, mientras que someténdola a tratamientos como lavados con agua caliente (en semillas recién colectadas) o almacén por 10 meses a 5° C, la germinación llega hasta a un 40%. Se encontró que los lavados eliminan inhibidores de la germinación, mientras que el almacenamiento favorece la maduración del embrión. Los lavados eliminan cierto grado de protección a la semilla, por lo que se vuelve muy susceptible al ataque de hongos y bacterias (Iglesias & Vovides, 1995).

Alsophila firma (Baker) Conant y *Lophosoria quadripinnata* (J.F. Gmel.) C. Chr.

Ambas son especies de helechos arborescentes colectados en el BMM del centro de Veracruz. Sus esporas fueron germinadas en condiciones de laboratorio, en un medio nutritivo a base de agar y dentro de una cámara de germinación, obteniéndose porcentajes del 16.2% y 85%, respectivamente. También fueron sembradas en suelo en que se obtuvo germinación exitosa, mas no fácilmente cuantificable (Bernabé *et al.*, 1993).

Los Encinos en el BMM

Los encinos constituyen uno de los géneros arbóreos de afinidad boreal más diversificados en México. Zavala & García (1996) estiman en 140 el número de especies en nuestro país. Davis (1981, cit. por. Zavala, *ibidem*) señala que el área de distribución post pleistocénica de *Quercus* y de *Fagus* ha sido muy amplia que se expandía más allá de los límites esperados por movimientos aleatorios, sugiriendo que el transporte a larga distancia de sus frutos pudo haberse llevado a cabo por aves, lo que les facilitó una rápida y discontinua expansión en el norte de América. Más aún, el alto número de especies registradas en México en la actualidad puede deberse a la alta frecuencia de hibridización

entre especies de *Quercus* afines (Delgado *et al.*, 1995), siendo algunas de ellas muy recientes, por lo que se considera que *Quercus* es evolutivamente muy activo (Zavala, 1990).

Los encinos pueden hallarse como elemento arbóreo dominante formando encinares, o compartiendo la dominancia con coníferas en ambientes más frescos. Pueden encontrarse en varios tipos de comunidades de clima caliente, colindando con el bosque tropical caducifolio, en zonas áridas, etc. En el BMM suelen compartir la dominancia con otros elementos arbóreos. Hay varias especies que pueden crecer en el BMM, no existiendo ninguna que lo caracterice en toda su amplitud de distribución. Generalmente, en México, el BMM presenta una o más especies de encino diferentes coexistiendo muy cercanamente, en sus diferentes asociaciones. En el BMM de Veracruz se han descrito asociaciones hasta con 7 especies de *Quercus* (Smith, 1995) o con una sola (Pérez-García, 1991).

Rzedowski (1996) señala a las especies del género *Quercus* como muy importantes cuantitativamente en la biomasa del bosque mesófilo. En efecto, Williams-Linera & Tolome (1995b) corroboraron estas observaciones al cuantificar la hojarasca total producida por especies arbóreas del BMM del centro de Veracruz en $8.45 \pm 0.18 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$; siendo la mayor entrada de hojas correspondiente a especies de *Quercus*, con aportes de $4.86 \pm 0.31 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$, poco más de la mitad de la cifra total.

La importancia de los encinos en el BMM no sólo radica en su abundancia sino también en que son capaces de albergar y proveer alimento a numerosas especies de animales, entre ellas, dispersores potenciales. De hecho, al hacer una revisión de su relevancia en la comunidad no parece aventurado considerarlos como especies clave (en el sentido señalado por Bond (1994), de "... tener un efecto desproporcionado sobre la persistencia de muchas otras especies..") en el BMM. Se ha encontrado que los encinos, además de contribuir con una importante parte de la biomasa del bosque, son capaces de interactuar con un alto número de especies, entre las que se encuentran epífitas, depredadores, herbívoros, hongos micorrícicos, etc. Varley (cit. por Krebs, 1994) pudo contabilizar interacciones directas de *Quercus robur* en Oxford, Inglaterra, con más de 200 especies de animales.

Los encinos pueden albergar importantes cantidades de epífitas, entre líquenes, musgos y fanerógamas grandes (Rzedowski, 1978; Vázquez-García, 1993; Hietz & Hietz-Seifert, 1994; Flores,

1995), así como de alimentar, por lo menos en forma temporal, a numerosas especies de mamíferos (Crawley *et al.*, 1995; Sork, 1993; Müller-Usling, 1994; Quintana & González, 1990), aves e insectos (Crawley, 1992). Rzedowski (1978) señala que la mayor parte de los encinos mantienen relaciones micorrícicas ectotróficas con especies de géneros como *Amanita*, *Russula*, *Lactarius*, *Scleroderma*, etc., ampliamente distribuidos en el BMM, así como con *Gyrosporus*, *Phylloporus*, *Pisolithus*, *Strobilomyces*, *Tylopilus* y *Veligaster* (Chacón *et al.*, 1995). La importancia de los encinos como simbiontes de hongos micorrícicos es notable considerando el volumen y riqueza de las interacciones; en efecto, Chacón *et al.* (1995) enlistan 70 especies de hongos del suelo y de la hojarasca que pueden hallarse en una localidad de estudio, de las cuales 43 son micorrícicas y 19 se encuentran asociadas a encinos, *i.e.* cerca de la mitad de las especies de hongos micorrícicos del BMM están asociadas a encinos.

Aparte de las abundantes interacciones bióticas que establecen los encinos con otras especies, es relevante comentar aspectos de su contribución en la estructura de la comunidad. Pérez-García (1991) determinó la estructura y composición de tres asociaciones del BMM del centro de Veracruz situadas a diferentes altitudes y encontró, en las tres, que las especies de encino son las que presentan, en conjunto, los valores de importancia más altos, de entre las plantas arbóreas. Desde este punto de vista, la especie más importante en la comunidad de La Mesa, Banderilla, fue *Quercus germana*, con 30.04 %, la cual, al unir su valor con los de las otras dos especies registradas (de encino) en esa hectárea alcanzan un índice de 52.37%. En la comunidad de San Antonio Tlalnahuayocan los valores de importancia de las cinco especies registradas de encino alcanzan niveles conjuntos de 53.6%. Finalmente, en Chiconquiaco, la localidad más alta, el Índice de Valor de Importancia de la única especie de encino, *Quercus salicifolia*, fue de 46.09 %. En las tres localidades el valor de importancia alcanzado por encinos es de cerca de la mitad, respecto a todas las demás especies arbóreas. Es claro que el presentar estos altos niveles los sitúa como especies claramente importantes en la dinámica del bosque. Zamora (1992) también encontró que estas especies son las más abundantes en el BMM en el municipio de Tlalnahuayocan, Veracruz.

Por lo anterior, las especies elegidas para la realización de este trabajo fueron las tres especies de encinos dominantes (con los mayores valores de importancia registrados por Pérez García, 1991) en el BMM de Tlalnahuayocan, que coinciden como los encinos más importantes también en la zona

boscosa del Jardín Botánico Clavijero en Xalapa (Ortega, 1981; Tolome, 1993). Estas especies fueron *Quercus acutifolia* Née, *Quercus germana* Cham. & Schlecht. y *Quercus xalapensis* Humb. & Bonpl.

Estudios Ecológicos en Encinos Mexicanos

Antes de describir en detalle a las especies de estudio, es oportuno señalar aquí que existen antecedentes de trabajos autocológicos sobre varias especies de encinos, dado lo comunes que resultan en los paisajes de México, por su amplia distribución, variedad y abundancia. En la relación siguiente se mencionan algunas de las investigaciones más recientes cuyo objetivo fue abordar algún aspecto de la ecología de los encinos. Es notable que la mayor preocupación ha sido la de abordar los aspectos del establecimiento y desarrollo. En el cuadro se mencionan las especies, el subgénero en el que han sido clasificadas, el tema general del estudio, los resultados presentados en forma muy esquemática y resumida, el autor y el sitio en que se realizó el estudio.

| Especie / Grupo | Estudio | Resultados | Autor / Lugar |
|---|--|--|--|
| <i>Q. germana</i> Cham. & Schlecht. blanco | Comportamiento fenológico: -floración -producción de semillas | Efecto de clase diamétrica en -floración: correlación = .92 -prod. semillas: correlación = .95 | Isidro. 1984. Xalapa, Ver. |
| <i>Q. germana</i> Cham. & Schlecht. blanco | Sobrevivencia en varios lapsos (campo) - sobrevivencia plántulas | 100% en 6 meses, 12% en 40 meses | Sosa & Puig, 1987. Tamaulipas |
| <i>Q. sartorii</i> Liebm. rojo | - sobrevivencia plántulas Observaciones en campo: Germinación Depredadores Producción semillas Germinación Depredadores Producción semillas | 80% en 6 meses, 60% 40 meses Media y baja . Banco de plántulas persistentes. Insectos y roedores Irregular y mediana Alta. Banco de plántulas persistentes. Insectos y roedores Regular y alta | |
| <i>Q. crispipilis</i> Trel. rojo | Efecto de 5 diferentes ambientes Remoción de semillas (depred.) Supervivencia de plántulas Supervivencia de juveniles | Alta en temporada; baja en amb. no arbóreos Menor en sitios arbolados por aglomeración Menor en pastizal (por ramoneo y pisoteo vacas) | Quintana & Glez, 1990 Chiapas |
| <i>Q. sartorii</i> Liebm. rojo | Efecto de depredadores y daño mecánico: - sobre semillas - sobre el crecimiento - sobre el establecimiento | - | Maldonado & Silva, 1990 Tamaulipas |

| | | | |
|---|--|--|---|
| <i>Q. rugosa</i> Née blanco | Efecto de sitios y depredadores de semillas - sobre germinación | - | Bonfil & Soberón, 1990 Ajusco, DF |
| <i>Q. rugosa</i> Née /blanco <i>Q. laurina</i> rojo | Efecto de amb. sucesional (B O S) - sobre sobrevivencia | - | Bonfil & Soberón, 1990 Ajusco, DF |
| <i>Q. rugosa</i> Née /blanco <i>Q. crassifolia</i> HBK /rojo | Efecto de almacenamiento (30 días) regimenes de iluminación sobre: - germinación | No hay diferencias Ligera diferencia <i>Q. cras.</i> mayor % germinación | Alfaro & Romero, 1993 Edo. Mex. |
| <i>Q. spp.</i> | Sobrevivencia y crecimiento | Recomendaciones de manejo | Cabrera <i>et al.</i> , 1993. Ajusco, DF |
| <i>Q. crassipes</i> HBK rojo <i>Q. candicans</i> Née rojo | Efecto de oscuridad y 12/12 hs osc/luz y de temperatura y el efecto de quitar pericarpio - germinación (%) | Mejor sin pericarpio y alternancia luz Con pericarpio = 25%; sin =100% | Romero & Camacho 1993 Edo.Mex. |
| <i>Q. rugosa</i> Née blanco | Efecto humedad alta, h. baja, c/s hojarasca nivel luz alto y bajo en: - germinación total - tasa de germinación | No hay diferencia significativa Sí hay diferencia significativa | Sierra&González, 1993 Huichapan, Hgo. |
| <i>Q. laceyi</i> / blanco <i>Q. canbyi</i> Trel. / rojo <i>Q. pungens</i> / blanco <i>Q. virginiana</i> / blanco <i>Q. rysophylla</i> Weath. / rojo <i>Q. polymorpha</i> Cham. et Schl. / blanco | Rizotrono, condiciones seminaturales - germinación - desarrollo | No presentan latencia prolongada Antes de 30 días Raíz de 30 cm en 95 días | Müller-Usling, 1994 Nuevo León |
| <i>Q. crassifolia</i> rojo | Efecto de AG3 y semilla de 3 cm : - germinación - emergencia - establecimiento | Más % y velocidad de germinación Mayor long. de raíz e igual altura y n° de hojas Más % sobrevivencia | Guevara, 1995 DF. |
| <i>Q. rugosa</i> Née blanco <i>Q. laurina</i> rojo | Efecto pérdida cotiledones, tamaño semilla y herbivoría - crecimiento - supervivencia Efecto de tamaño de semilla y herbivoría - crecimiento - sobrevivencia | Más sin pérd. cotil., sem. gde., sin herb. Más sin pérd. cotil., sem. gde., sin herb. Más con semilla grande, sin herbivoría Más con semilla grande, sin herbivoría | Bonfil, 1995b. Ajusco, DF |
| <i>Q. acutifolia</i> /rojo <i>Q. mexicana</i> /rojo | Efecto de tiempo de colecta y almacén en: - germinación | Tiempo de colecta y almacén significativos | Pérez & Rodríguez 1995 Puebla |

| | | | |
|-----------------------|---|--|-------------------|
| <i>Q. crassifolia</i> | Cuantificación de producción de frutos | Montos y épocas diferentes para cada sp. | Zavala, 1996 |
| <i>Q. laurina</i> | Clasif. de tipos de bellotas producidas | Proporciones distintas por sp. | Sierra de Hidalgo |
| <i>Q. mexicana</i> | | | |
| <i>Q. rugosa</i> | | | |
| <i>Q. crassifolia</i> | Densidad de plántulas/edad en varios | Mortal. y reclut. distintos para c/ sp. | Zavala, 1996 |
| <i>Q. crassipes</i> | tipos de vegetación | cuantif. daño, tasa crec. y supervivencia | Sierra de Hidalgo |
| <i>Q. glabrescens</i> | | Mayor mortalidad a edades menores de 4 años. | |
| <i>Q. laurina</i> | Origen ontogénico de plántulas | Variable s. sp. | |
| <i>Q. mexicana</i> | Evaluación de repoblamiento natural | Sí es posible, basado en producción de plántulas | |
| <i>Q. repanda</i> | | a partir de semillas o de rebrotes de raíz | |
| <i>Q. rugosa</i> | | (distinto para c/sp.) | |

LAS ESPECIES DE ESTUDIO

Los encinos pertenecen al género *Quercus* L. de la familia Fagaceae, de afinidad holártica, ampliamente distribuido en México. El fruto de los encinos se desarrolla característicamente en una nuez, refiriéndolo como bellota; comúnmente es substituído en la literatura por el nombre de semilla. No se debe olvidar que el pericarpio de dicha nuez es la cubierta externa de un fruto y que es muy diferente a una testa de semilla que, en este caso, es muy delgada y suave (Zavala y García, 1996).

La Figura 1 muestra un esquema de la bellota o nuez producida por *Quercus rugosa*, donde se observa que la semilla está contenida dentro del fruto.

El género *Quercus* está ampliamente representado en México; de hecho, ningún otro país tiene un número tan grande de especies. Se encuentran en prácticamente todos los estados de la República, excepto en Yucatán. Zavala & García (1996) consideran que hay cerca de 140 especies. En el norte de México las especies crecen a altitudes comparativamente bajas, en las montañas áridas, pero también se les encuentra a elevadas altitudes en grandes extensiones, tales como la Sierra Madre. En el sur de México los encinos casi están confinados a las montañas altas, pero algunas cuantas especies viven a nivel del mar (Standley, 1922. P. 171). El género *Quercus* ha sido dividido en varios subgéneros; entre los que agrupan a las especies de estudio tenemos a: *Lepidobalanus* o encinos blancos y a *Erythrobalanus* o encinos rojos o negros (Zavala, 1996).

| | | | |
|-----------------------|--|---|-----------------------------------|
| <i>Q. crassifolia</i> | Cuantificación de producción de frutos | Montos y épocas diferentes para cada sp. | Zavala, 1996 |
| <i>Q. laurina</i> | Clasif. de tipos de bellotas producidas | Proporciones distintas por sp. | Sierra de Hidalgo |
| <i>Q. mexicana</i> | | | |
| <i>Q. rugosa</i> | | | |
| <i>Q. crassifolia</i> | Densidad de plántulas/edad en varios tipos de vegetación | Mortal. y reclut. distintos para c/ sp. cuantif. daño, tasa crec. y supervivencia | Zavala, 1996 Sierra de Hidalgo |
| <i>Q. crassipes</i> | | Mayor mortalidad a edades menores de 4 años. | |
| <i>Q. glabrescens</i> | | | |
| <i>Q. laurina</i> | Origen ontogénico de plántulas | Variable s. sp. | |
| <i>Q. mexicana</i> | Evaluación de repoblamiento natural | Sí es posible, basado en producción de plántulas a partir de semillas o de rebrotes de raíz (distinto para c/sp.) | |
| <i>Q. repanda</i> | | | |
| <i>Q. rugosa</i> | | | |

LAS ESPECIES DE ESTUDIO

Los encinos pertenecen al género *Quercus* L. de la familia Fagaceae, de afinidad holártica, ampliamente distribuido en México. El fruto de los encinos se desarrolla característicamente en una nuez, refiriéndolo como bellota; comúnmente es substituído en la literatura por el nombre de semilla. No se debe olvidar que el pericarpio de dicha nuez es la cubierta externa de un fruto y que es muy diferente a una testa de semilla que, en este caso, es muy delgada y suave (Zavala y García, 1996).

La Figura 1 muestra un esquema de la bellota o nuez producida por *Quercus rugosa*, donde se observa que la semilla está contenida dentro del fruto.

El género *Quercus* está ampliamente representado en México; de hecho, ningún otro país tiene un número tan grande de especies. Se encuentran en prácticamente todos los estados de la República, excepto en Yucatán. Zavala & García (1996) consideran que hay cerca de 140 especies. En el norte de México las especies crecen a altitudes comparativamente bajas, en las montañas áridas, pero también se les encuentra a elevadas altitudes en grandes extensiones, tales como la Sierra Madre. En el sur de México los encinos casi están confinados a las montañas altas, pero algunas cuantas especies viven a nivel del mar (Standley, 1922. P. 171). El género *Quercus* ha sido dividido en varios subgéneros; entre los que agrupan a las especies de estudio tenemos a: *Lepidobalanus* o encinos blancos y a *Erythrobalanus* o encinos rojos o negros (Zavala, 1996).

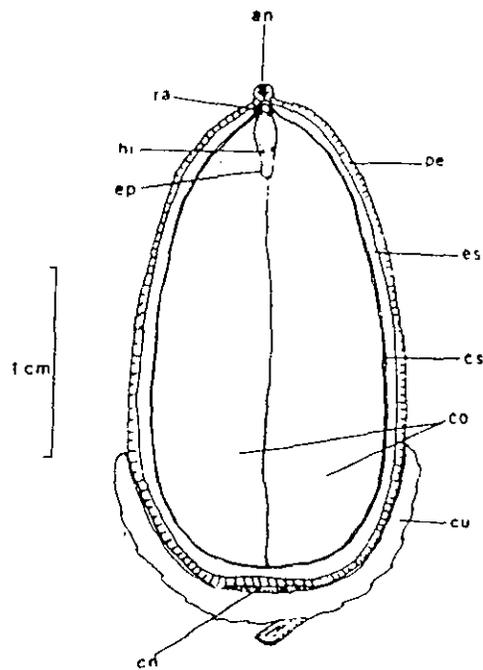


Figura 1. Corte longitudinal de una bellota madura de *Quercus rugosa* (an = ápice de la nuez; cn = cicatriz de la nuez, punto de unión entre la nuez y la cúpula; co = cotiledones; cs = cubierta de la semilla o testa; es = espacio; pe = pericarpio; cu = cúpula o involúcro; ep = epicótilo; hi = hipocótilo; ra = radícula) (Zavala & García, 1996).

"En general, las bellotas de los encinos blancos maduran en el año en que ocurre la fertilización (bellotas anuales, ciclo reproductivo de un año) ...; las de los rojos requieren de dos años para madurar (bellotas bianuales, ciclo reproductivo de tres años)..." (Zavala y García, 1996).

Subgénero *Lepidobalanus*

Quercus germana Cham. et Schlecht. Linnaea 5: 78. 1830.

Esta especie se encuentra en Veracruz y en San Luis Potosí; la localidad tipo es Xalapa,

Veracruz (Standley, 1922). También se encuentra en Tamaulipas, Puebla e Hidalgo (Zavala, 1995).

"Árbol caducifolio con vástagos glabros algo delgados; hojas alternas oblongas, de tamaño medio (4 cm de ancho, 10 cm de largo), algo obtusas, base redondeada, glabras, con el envés ligeramente glauco, cortamente peciolada, con poca crenación dentada hacia la punta y nervadura marcada en el envés; bellota subglobosa, de 25 mm de diámetro¹, estrechamente incluida, la copa esférica con escamas agudas algo gruesas, carinadas, adpresas". (Standley, 1922 p. 181). Mide en el estado adulto hasta 25 o 30 m de alto. Sus hojas son alternas, limbo con el envés glabro y glauco. Las flores se encuentran en amentos y las bellotas están dispuestas por pares sobre un gueso pedúnculo de 10 a 20 mm de largo (Puig, 1993).

La fructificación es irregular bi o trianual. Sus bellotas son dispersadas y depredadas por roedores. Es muy común y característica del bosque mesófilo. Es considerada como una de las especies dominantes (Puig, 1993).

Subgénero *Erythrobalanus*

Quercus acutifolia Née, Anal. Cienc. Nat. 3: 267., 1801.

Localidad tipo: arriba (above (sic)) del Río Mescala, en el camino a Acapulco desde la ciudad de México (Standley, 1922. p. 197)

"Árbol pequeño perenne con vástagos algo delgados y yemas glabras cafés de 3 mm de diámetro y 6 mm de largo; hojas grandes (de 5 a 7 cm de ancho, de 15 a 20 cm de largo), glabras, o la nervadura principal puberulenta en el haz y las axilas fasciculadas por debajo, lance-ovadas, agudas o atenuadas, la base casi por completo redondeada, provistas de pecíolos algo largos, aserradas aristadamente, o casi lobadas, con senos esféricos; fruto desconocido" (Standley, *ibidem*). Conocido como "Aguatle." (Martínez, 1987).

¹Standley señala que el tamaño de la bellota es de 15 mm, lo que no corresponde con las encontradas en el sitio de estudio, las cuales llegan a medir hasta 25 mm o más, en algunas ocasiones, lo cual está más acorde con la descripción más reciente de Puig (1993).

"..Bellota anchamente ovoide, de 14-16 (*y hasta*) (-25) mm de largo, de 12-14 (*y hasta*)² (-20) mm de diámetro, de color castaño pálido, incluida un tercio de su largo en la cúpula" (González, 1986. p 27)

Esta especie se encuentra en el bosque de pino encino y en el bosque mesófilo de montaña, en laderas de barrancas y lugares protegidos, asociado a *Carpinus*, *Juglans*, *Magnolia schiedeana*, *Podocarpus* y otras especies de *Quercus*. Su época de floración abarca de diciembre a enero y la de fructificación de junio a agosto (González, 1986).

Su distribución es amplia y abarca localidades en Jalisco, Michoacán, Oaxaca, Estado de México y Veracruz (González, 1986), en altitudes entre los 1250 y 2500 msnm, y en Chiapas, Guerrero y Tlaxcala (Zavala, 1995; INEGI,1995).

Subgénero *Erythrobalanus*

Quercus xalapensis Humb. & Bonpl. Pl. Aequin. 2: 24. 1809.

Veracruz; localidad tipo: Xalapa.

"Árbol decíduo algo grande, vástagos moderadamente glabros y yemas agudas glabras de color café de 2 a 3 mm de diámetro y 5 mm de largo; hojas grandes (de 4 a 8 cm de ancho, de 10 a 15 cm de largo), glabras, o con algunos fascículos axilares en el envés, ampliamente u ovoidemente lanceoladas, agudas, típicamente agudas en la base o decurrentes sobre un esbelto pecíolo, setaceamente aserradas con el margen un poco indentado; bellota redonda ovoide, de 18 mm de diámetro, 20 mm de largo, incluida hasta la mitad, la copa redondeada con escamas algo sueltas, romas" (Standley, 1922. P. 197). Conocido como "Roble de duela", "encina roble" o "Barrilillo" o "Encino capulincillo" (Martínez, 1987).

La distribución de esta especie se amplía hasta Tamaulipas, Puebla y Chiapas, además de Veracruz (Zavala, 1995; INEGI, 1995), únicamente en el este y sureste de México (Puig, 1993). Hay

² Las cursivas son mi interpretación de la información contenida en los paréntesis:

registros a los 1350 y a los 1600 msnm (INEGI, 1995).

Esta especie puede medir hasta 25 m de alto. Presenta hojas simples alternas. Es menos frecuente que *Q. germana* en el BMM y es más abundante en el bosque de encinos (Puig, 1993).

LOS SITIOS DONDE SE REALIZÓ EL ESTUDIO

Área de Colecta de Bellotas

El sitio se encuentra en un área dominada por bosque mesófilo de montaña en la localidad de Sta. María Xolostla, municipio de Tlaxiahuacan, en la zona central del Estado de Veracruz, a una altitud de 1450 msnm, cuyas coordenadas son: 19° 32' LN y 96° 58' 20" LW (figura 2). Se eligió esta localidad pues de la comunidad de esta área ya existía el antecedente de estudio de su estructura y composición (Pérez-García, 1991).

La localidad se ubica en las laderas orientales húmedas de las faldas del Cofre de Perote, las cuales, a esta altitud, reciben vientos húmedos, provenientes del Golfo de México. Estos vientos hacen prevalecer una humedad relativa del aire muy elevada, que favorece la formación de niebla, típica de estos bosques. La precipitación anual es de 1492.4 mm y la temperatura media anual es de 18° C. Con base en los datos registrados por la Estación Meteorológica más cercana (Xalapa), el clima que presenta es del tipo C(fm) W"b(i) g según la clasificación de Köppen, modificada por García (1973), esto es, templado húmedo con lluvias uniformemente repartidas durante el año y poca oscilación térmica anual. Mayo es el mes más caliente y enero el más frío (Tejeda *et al.*, 1989) con base en los datos registrados por la Estación Meteorológica más cercana (Xalapa) (figura 3).

El suelo es de tipo Andosol húmico, con Acrisol órtico (Carta edafológica SPP, 1984. cit. por Zamora, 1992).

registros a los 1350 y a los 1600 msnm (INEGI, 1995).

Esta especie puede medir hasta 25 m de alto. Presenta hojas simples alternas. Es menos frecuente que *Q. germana* en el BMM y es más abundante en el bosque de encinos (Puig, 1993).

LOS SITIOS DONDE SE REALIZÓ EL ESTUDIO

Área de Colecta de Bellotas

El sitio se encuentra en un área dominada por bosque mesófilo de montaña en la localidad de Sta. María Xolostla, municipio de Tlalnahuayocan, en la zona central del Estado de Veracruz, a una altitud de 1450 msnm, cuyas coordenadas son: 19° 32' LN y 96° 58' 20" LW (figura 2). Se eligió esta localidad pues de la comunidad de esta área ya existía el antecedente de estudio de su estructura y composición (Pérez-García, 1991).

La localidad se ubica en las laderas orientales húmedas de las faldas del Cofre de Perote, las cuales, a esta altitud, reciben vientos húmedos, provenientes del Golfo de México. Estos vientos hacen prevalecer una humedad relativa del aire muy elevada, que favorece la formación de niebla, típica de estos bosques. La precipitación anual es de 1492.4 mm y la temperatura media anual es de 18° C. Con base en los datos registrados por la Estación Meteorológica más cercana (Xalapa), el clima que presenta es del tipo C(fm) W"b(i) g según la clasificación de Köppen, modificada por García (1973), esto es, templado húmedo con lluvias uniformemente repartidas durante el año y poca oscilación térmica anual. Mayo es el mes más caliente y enero el más frío (Tejeda *et al.*, 1989) con base en los datos registrados por la Estación Meteorológica más cercana (Xalapa) (figura 3).

El suelo es de tipo Andosol húmico, con Acrisol órtico (Carta edafológica SPP, 1984. cit. por Zamora, 1992).

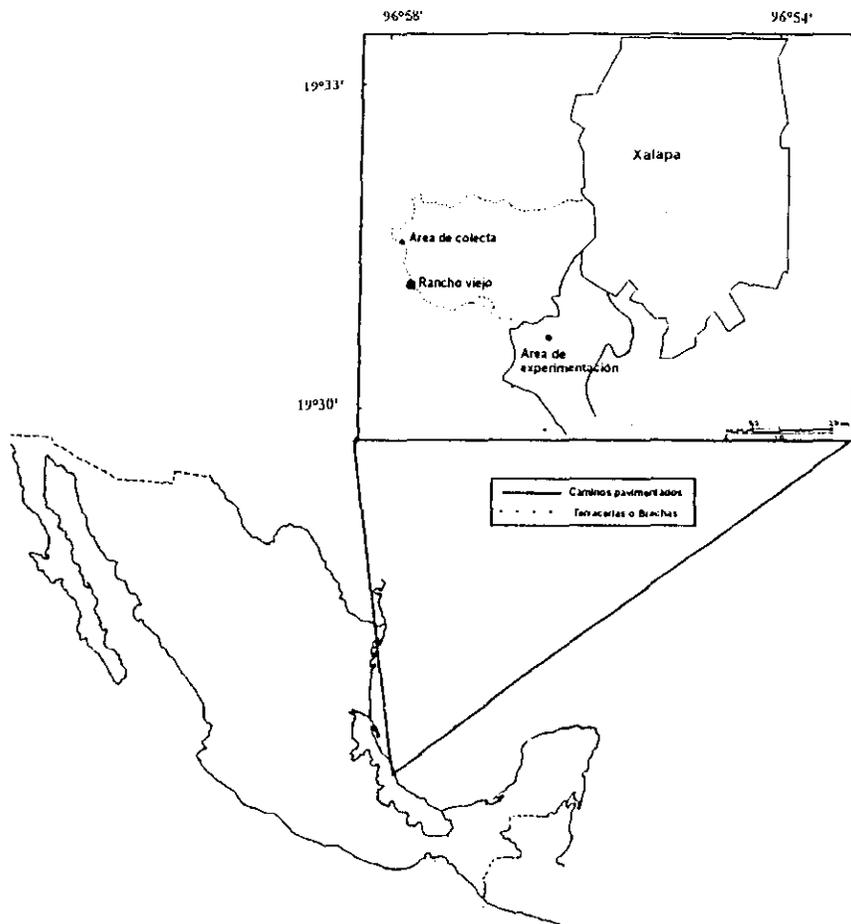


Figura 2. Localización de las áreas de colecta y de experimentación.

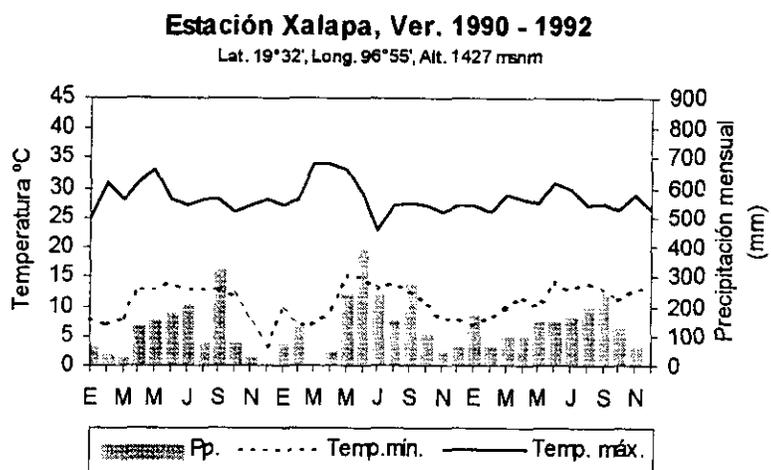


Figura 3. Representación meteorológica de la precipitación y temperaturas máxima y mínima mensuales en Xalapa, Ver., durante 1990, 1991 y 1992.

Área de Germinación y Crecimiento

El área en que se realizó el experimento se localiza a 3 km de distancia de la localidad de la colecta de bellotas y conserva características fisiográficas y de vegetación muy similares a las del sitio de colecta de bellotas.

Los sitios en que se efectuaron los experimentos se encuentran en el área boscosa, aledaña al bosque y externa al mismo, dentro de los límites del Jardín Botánico Francisco Clavijero, del Instituto de Ecología, A.C. Éste está ubicado en el km 2.5 al sur de la ciudad de Xalapa, en las coordenadas 19°31'40" LN y 96°56'20" LW, a una altitud de 1300 msnm. Aún cuando el Jardín se encuentra a una altitud menor que Sta. Ma. Xolostla, también está enclavado en la vertiente oriental del Cofre de Perote (Zolá, 1987). El clima es templado húmedo, con una precipitación anual de 1514 mm (ver figura 3). La vegetación de esta zona es de BMM y ha sido descrita por Ortega (1981) y por Delgado *et al.* (1989).

Este sitio fue elegido por dos razones:

1. Conserva un área de BMM, aledaña a un área deforestada y sembrada con pasto, que es una condición representativa del patrón de ambientes que resultan de la fragmentación del BMM en la zona.
2. Es un área protegida y vigilada, donde pueden llevarse a cabo experimentos en condiciones muy parecidas a las naturales con bajo riesgo de perder, o encontrar alteradas, las unidades experimentales.

OBJETIVO

Determinar el efecto de varios ambientes representativos de una comunidad fragmentada del BMM de Veracruz sobre algunos rasgos del establecimiento de tres especies dominantes (germinación de tres especies, y crecimiento y supervivencia de una de ellas) para explorar la capacidad regenerativa de la comunidad en el gradiente interior - exterior del bosque.

Área de Germinación y Crecimiento

El área en que se realizó el experimento se localiza a 3 km de distancia de la localidad de la colecta de bellotas y conserva características fisiográficas y de vegetación muy similares a las del sitio de colecta de bellotas.

Los sitios en que se efectuaron los experimentos se encuentran en el área boscosa, aledaña al bosque y externa al mismo, dentro de los límites del Jardín Botánico Francisco Clavijero, del Instituto de Ecología, A.C. Éste está ubicado en el km 2.5 al sur de la ciudad de Xalapa, en las coordenadas 19°31'40" LN y 96°56'20" LW, a una altitud de 1300 msnm. Aún cuando el Jardín se encuentra a una altitud menor que Sta. Ma. Xolostla, también está enclavado en la vertiente oriental del Cofre de Perote (Zolá, 1987). El clima es templado húmedo, con una precipitación anual de 1514 mm (ver figura 3). La vegetación de esta zona es de BMM y ha sido descrita por Ortega (1981) y por Delgado *et al.* (1989).

Este sitio fue elegido por dos razones:

1. Conserva un área de BMM, aledaña a un área deforestada y sembrada con pasto, que es una condición representativa del patrón de ambientes que resultan de la fragmentación del BMM en la zona.
2. Es un área protegida y vigilada, donde pueden llevarse a cabo experimentos en condiciones muy parecidas a las naturales con bajo riesgo de perder, o encontrar alteradas, las unidades experimentales.

OBJETIVO

Determinar el efecto de varios ambientes representativos de una comunidad fragmentada del BMM de Veracruz sobre algunos rasgos del establecimiento de tres especies dominantes (germinación de tres especies, y crecimiento y supervivencia de una de ellas) para explorar la capacidad regenerativa de la comunidad en el gradiente interior - exterior del bosque.

HIPÓTESIS 1

Las tres especies germinarán en mayor proporción en la sombra, dentro del bosque, dado que es el ambiente más rico en humedad y es donde pueden encontrarse las especies en forma natural, dispersándose las semillas por gravedad en mayor volumen y donde pueden observarse en mayor proporción plántulas creciendo cerca de los progenitores.

HIPÓTESIS 2

Las especies con bellotas relativamente chicas (*Quercus xalapensis* y *Q. acutifolia*) tendrán comportamiento germinativo similar entre ellas, germinando en mayor proporción y en más ambientes que *Quercus germana*, cuya semilla es más voluminosa y pesada. La germinación de esta especie será mayor dentro del bosque, pues afuera y en el borde se expone, por su gran tamaño, a una hidratación insuficiente para disparar la germinación.

HIPÓTESIS 3

Las tres especies de encino, aún cuando coexisten en el BMM cuando adultas, compartiendo la dominancia, presentan nichos de regeneración diferentes, es decir, existe una diferenciación en algunos rasgos de establecimiento que incluyen los requerimientos de germinación, establecimiento, y crecimiento ulterior.

HIPÓTESIS 4

En las condiciones de borde se presentarán respuestas en crecimiento y supervivencia mayores que en las de los otros estados (interior y exterior del bosque); en el borde se da un 'pulso' de recursos, lumínicos y de temperatura, que las plántulas pueden aprovechar y que son muy limitados en el interior del bosque, y excesivos en el exterior.

HIPÓTESIS 5

La mayoría de las plántulas no sobrevivirán fuera del bosque por mucho tiempo, dado que el ambiente físico es más extremo, y la presión por deshidratación es mucho mayor que en el interior y borde del bosque.

HIPÓTESIS 6

La capacidad regenerativa de la comunidad, respecto a los rasgos de establecimiento de las tres especies de encino dominantes, se limita al borde dada su incapacidad de establecerse fuera del bosque. El borde representa la oportunidad, mediante la oferta de condiciones favorables, de que las tres especies se desarrollen allí y constituyan puntos de 'expansión' gradual hacia afuera de los fragmentos, al ir modificando las condiciones y convirtiéndolas en interior del bosque. El aumento en la condición de borde del BMM no representa una amenaza para la existencia de las especies nativas.

MÉTODO

Con el fin de explorar el desempeño de tres especies de encinos dominantes del BMM en ambientes, resultantes de la fragmentación, se realizaron los siguientes experimentos:

- a) Un experimento de germinación de tres especies de encinos, con tres tratamientos *in situ* (interior, borde y exterior del bosque, denominados en lo sucesivo Bosque, Orilla, Sol), y cuatro repeticiones de cada uno.
- b) Un experimento sobre el crecimiento de una de las especies, bajo los mismos tres tratamientos *in situ*:

HIPÓTESIS 5

La mayoría de las plántulas no sobrevivirán fuera del bosque por mucho tiempo, dado que el ambiente físico es más extremo, y la presión por deshidratación es mucho mayor que en el interior y borde del bosque.

HIPÓTESIS 6

La capacidad regenerativa de la comunidad, respecto a los rasgos de establecimiento de las tres especies de encino dominantes, se limita al borde dada su incapacidad de establecerse fuera del bosque. El borde representa la oportunidad, mediante la oferta de condiciones favorables, de que las tres especies se desarrollen allí y constituyan puntos de 'expansión' gradual hacia afuera de los fragmentos, al ir modificando las condiciones y convirtiéndolas en interior del bosque. El aumento en la condición de borde del BMM no representa una amenaza para la existencia de las especies nativas.

MÉTODO

Con el fin de explorar el desempeño de tres especies de encinos dominantes del BMM en ambientes, resultantes de la fragmentación, se realizaron los siguientes experimentos:

- a) Un experimento de germinación de tres especies de encinos, con tres tratamientos *in situ* (interior, borde y exterior del bosque, denominados en lo sucesivo Bosque, Orilla, Sol), y cuatro repeticiones de cada uno.
- b) Un experimento sobre el crecimiento de una de las especies, bajo los mismos tres tratamientos *in situ*.

A) Experimento de Germinación

Los sitios de germinación (tratamientos) fueron establecidos considerando los límites que Williams-Linera (1993) determinó como condiciones de interior del bosque, de borde y de exterior para el BMM de Veracruz:

a. Interior de BOSQUE, se consideraron a los sitios localizados a más de 20 m de distancia de la orilla, dentro del bosque. En lo sucesivo se denominarán BOSQUE.

b. ORILLA o borde del bosque: son sitios dentro del bosque (a distancias entre 0 a 15 m) y aledaños al jardín con pasto. Se hará referencia a ellos como ORILLA.

c. Afuera del bosque al SOL, se refiere a cualquier sitio sin vegetación arbórea o arbustiva. En este estudio la zona se encuentra cercada con tela de alambre. Se denominará sitio en SOL.

Se colectaron más de 200 bellotas de cada una de las siguientes especies: *Quercus acutifolia* Nee, de *Quercus xalapensis* Humb. & Bonpl. y de *Quercus germana* Cham. & Schlecht. en el BMM de Sta. María Xolostla, del Mpio. de Tlalnelhuayocan, Ver. en una salida en diciembre de 1990. Las bellotas fueron colectadas de, por lo menos, tres individuos adultos de cada especie, la cual es una muestra válida para pruebas de germinación (Vázquez-Yanes, com. pers.). Para asegurar que estuvieran maduras se colectaron directamente del suelo y se verificó que no tuvieran ningún deterioro aparente. Se les retiró la cúpula, cuando no se les caía espontáneamente. Fueron puestas a germinar en el mes de enero de 1991, 15 días después de su recolección.

De las bellotas colectadas fueron desechadas las que presentaban un evidente deterioro como orificios, ataque de hongos, etc. Las restantes, inmediatamente antes de ser sembradas, fueron sometidas a la prueba de sumersión en un recipiente con agua con el fin de detectar las que estaban huecas: las semillas que flotaron fueron desechadas, mientras que las que se fueron al fondo se consideraron como viables (Hartman & Kester, 1981). Esta sencilla prueba no puede ser considerada como concluyente para determinar la viabilidad de las semillas, sin embargo, sí proporciona un criterio para desechar las que presentan algún deterioro interno no aparente, como la infiltración de larvas que horadan el interior creando una cámara vacía (lo que hace que la semilla flote).

Las bellotas fueron asignadas al azar a cada una de las repeticiones (4 o 5, según la especie).

Cada repetición consistió de un lote de semillas en diferentes cantidades, de acuerdo a la especie. Las semillas fueron sembradas en un patrón regular, a tres cm unas de otras, aproximadamente, semicubiertas por el algodón para mantener una humedad uniforme alrededor de su superficie, en una canastilla plástica calada. El tamaño de los lotes dependió de la disponibilidad de bellotas en el sitio de colecta, la viabilidad de las mismas (de acuerdo a la prueba de sumersión) y la capacidad de las canastillas de germinación. Estas canastillas medían 30 cm de ancho x 40 cm de largo y 7 cm de alto. El fondo de cada una fue preparado como una cama de germinación consistente en 10 capas de periódico y una de algodón de dos cm de grueso. Se dispusieron así para asegurar un drenaje lento, impedir la pérdida de las semillas y mantener la humedad del algodón.

Cada una de las repeticiones fue asignada al azar a cada uno de los tres tratamientos. Las canastillas fueron colocadas directamente sobre el suelo, tapadas por una lámina de plástico transparente para impedir el acceso de las ardillas.

En seguida se indica la cantidad de nueces sembrada por especie, por tratamiento:

| Especie | Nº de tratamientos (ambiente) | Nº de semillas/ tratamiento | Nº de repeticiones / tratamiento | Nº de semillas/ canastilla | TOTAL (Nº de semillas) |
|---------------------------|-------------------------------------|-----------------------------------|--|----------------------------------|------------------------------|
| <i>Quercus acutifolia</i> | 3 | 180 | 5 | 36 | 540 |
| <i>Quercus germana</i> | 3 | 80 | 4 | 20 | 240 |
| <i>Quercus xalapensis</i> | 3 | 120 | 4 | 30 | 360 |

Las camas fueron revisadas cada tercer día, o diariamente, según se requiriera, con el fin de mantenerlas húmedas por medio del riego, con agua común, y para registrar la germinación de las semillas. Se consideró como germinación a la emergencia de la radícula a través del pericarpio de la nuez.

Las variables de respuesta fueron:

- a. *Capacidad germinativa* expresada como porcentaje de germinación. Se considera como la proporción de semillas que germinaron en cada canastilla en un lapso de tres meses.
- b. *Tiempo de latencia* (Côme, cit. por González-Zertuche et al., 1996). Tiempo de inicio de la

respuesta en germinación, es decir, el lapso comprendido entre la siembra y la aparición de la primera semilla germinada.

c. *Tiempo en que se alcanza 50% de semillas sembradas germinadas* (t_{50}) (Thompson cit. por González-Zertuche *et al.*, 1996). Permite establecer la relación entre la capacidad y el tiempo de germinación y distinguir bajo qué tratamiento la germinación fue más rápida.

d. *Tiempo en que se alcanza 50% de semillas germinadas* (Gt_{50}) (Went cit. por González-Zertuche *et al.*, 1996). Se determina cual es la repetición y tratamiento que presenta la mayor capacidad de germinación y se toma como referencia de la germinación máxima que presenta la especie. A partir de este dato se establece el lapso en que el 50% de ese máximo germinó en cada repetición. Este índice provee una medida de localización de la mediana.

e. *Tiempo promedio de germinación* (Côme, cit. por González-Zertuche *et al.*, 1996). Este índice relaciona el número de semillas germinadas en forma directa con el tiempo y el número de semillas germinadas por día. Es una medida del tiempo promedio que requieren las semillas para germinar:

$$T = \frac{\sum (n_i t_i)}{\sum n_i}$$

donde: T = Tiempo promedio de germinación

n_i = número de semillas germinadas el día i ,

t_i = número de días transcurridos desde la siembra

f. *Coefficiente de uniformidad de la germinación* (Nichols *et al.*, cit. por González-Zertuche *et al.*, 1996), que mide el inverso de la varianza en el tiempo de germinación.

$$CUG = \frac{\sum n_i}{\sum [(g - t_i)^2 n_i]}$$

donde: CUG = Coeficiente de uniformidad de la germinación

g = tiempo promedio de germinación

t_i = número de días después de la siembra

n_i = número de semillas germinadas el día i .

g. *Periodo de germinación*. Se refiere al tiempo transcurrido entre la aparición de la primera y la última semilla germinada en el lapso observado de 90 días.

Diseño y análisis estadístico del experimento

El diseño fue completamente aleatorizado con tres tratamientos (bosque, orilla y sol) y cuatro o cinco repeticiones (según la especie) (Méndez, 1976).

El método de análisis, por separado, de cada variable de respuesta fue el Análisis de Varianza (ANOVA) considerando como tratamiento a los ambientes de germinación, con una confianza del 95%. Se aplicaron ANOVAs de una vía para analizar el efecto de los tratamientos a cada especie por separado (respecto al porcentaje de germinación) y de dos vías, considerando a las tres especies en el mismo análisis. En el caso en que los datos estaban dados en porcentaje se hizo la transformación a arco seno para cumplir con los supuestos de normalidad y de homocedasticidad del ANOVA. Se utilizó la prueba de diferencia significativa honesta de Tukey (HSD) en caso de que se rechazara la Hipótesis nula de igualdad de medias de las poblaciones, respecto a cada uno de los tratamientos.

B) Experimento sobre Crecimiento y Supervivencia

Con objeto de explorar el comportamiento de establecimiento de encinos en su etapa temprana se siguió el crecimiento de una de las tres especies estudiadas en su germinación. El experimento se realizó también *in situ* en el Jardín Botánico Clavijero, en los mismos tres sitios que el experimento de germinación previo, procurando realizarlo en condiciones, lo más parecido posible, a las naturales.

Se sembraron 140 semillas germinadas de *Quercus acutifolia* en vasos grandes de unicel con suelo, proveniente del sitio de colecta, homogenizado, del mes de febrero al mes de marzo de 1991. Cuando las plántulas emergidas (92 en total) ya presentaban un primer par de hojas, fueron sorteadas y asignadas al azar, equitativamente, a cada uno de los tres tratamientos para su crecimiento posterior, el cual fue seguido durante 6 meses, de marzo a septiembre de 1991. Los vasos con las plántulas en cada sitio fueron instalados sobre el suelo y mantenidos a una humedad constante, revisándolos diariamente o cada tercer día, según se requiriera.

Se registraron cada dos meses las siguientes variables de respuesta:

a. *Número de hojas*. Número de hojas en la plántula en diferentes tiempos de registro.

b. *Area foliar*. Se determinó por el método de número de puntos intersectados por la silueta de la lámina de cada hoja dibujada en papel, en la que se sobrepuso un acetato con una cuadrícula de 1 cm por cuadro, previa calibración de la escala más precisa para este tamaño de hojas.

c. *Altura del tallo*. Se midió con un escalímetro graduado en mm.

d. *Peso fresco y seco*. Cuando se llegó la fecha programada de cosecha las plántulas fueron trasladadas al laboratorio donde se sacaron del vaso con todo y raíz y se les quitó todo residuo de tierra. Fueron pesadas, una por una, en una balanza de precisión, separando los órganos de la planta: raíz, tallo, hojas, cotiledones y testa.

La determinación del peso seco se realizó en virtud de que los tejidos de cada una de las plantas cosechadas pueden mantener diferente grados de hidratación, por lo que, al comparar los valores de peso fresco se pudieran obtener apreciaciones incorrectas. Por tanto, una vez completamente deshidratadas, sus valores pueden compararse (Suárez & Carmona, 1998).

Las plantas fueron secadas en horno a 70°C hasta alcanzar un peso constante.

e. *Asignación de biomasa*. Este valor se obtuvo al promediar los pesos de cada órgano de todos los individuos de cada tratamiento y tiempo de cosecha.

El crecimiento fue analizado siguiendo los métodos clásicos propuestos por Hunt (1978), que permiten separar el estudio del crecimiento en cada etapa y tratamiento, así como compararlo con el de otras especies, bajo una base uniforme. Se estimaron:

f. *Tasa de crecimiento relativo promedio (R)* (tasa promedio de producción de materia seca por unidad de peso seco de las plantas en un tiempo dado) que representa la eficiencia con que las plantas de un mismo tratamiento y tiempo de cosecha producen nuevo tejido. Proporciona una integración del desempeño combinado de los diferentes órganos de la planta:

$${}_{1,2}R = \frac{\log_e {}_2W - \log_e {}_1W}{{}_2T - {}_1T}$$

donde: ${}_{1,2}R$ es la tasa de crecimiento relativo promedio entre el tiempo dos y el tiempo uno,

${}_2W$ se refiere al peso total promedio de los individuos en el tiempo (T) 2

${}_1W$ se refiere al peso total promedio de los individuos en el tiempo (T) 1

g. *Area foliar específica promedio (SLA)*, es el área foliar promedio por unidad de peso foliar en un

tiempo dado. Es una medida de la densidad de la hoja, que suele estar asociada inversamente con la fertilidad de los ambientes (Huante *et al.*, 1995)

$${}_{1,2}SLA = \frac{({}_1L_A / {}_1L_W) + ({}_2L_A / {}_2L_W)}{2}$$

donde: ${}_{1,2}SLA$ es el área foliar específica promedio entre el tiempo 2 y el tiempo 1

${}_1L_A$ = área foliar promedio de los individuos en el tiempo (T) 1

${}_1L_W$ = peso foliar promedio de los individuos en el tiempo (T) 1

${}_2L_A$ = área foliar promedio de los individuos en el tiempo (T) 2

${}_2L_W$ = peso foliar promedio de los individuos en el tiempo (T) 2

h. Relación raíz/vástago (RV o Root/Shoot). Se refiere a la proporción del peso seco de cada planta asignado a tejido subterráneo y a tejido aéreo. Es un indicador bastante sensible del desempeño de plantas creciendo en diferentes ambientes. En ambientes secos y de escasos nutrimentos suele ser alto, al contrario que en ambientes más húmedos y ricos (Huante *et al.*, *op cit.*)

i. Sobrevivencia de individuos desde la siembra de nueces hasta la cosecha. Se refiere a la proporción de individuos vivos, del total que había al inicio, que fueron pasando de un intervalo de registro a otra

j. Clase de daño cualitativo a las plántulas. Se registró el tipo de deterioro visible que mostraban las plántulas a lo largo de su desarrollo “en forma cualitativa”. Se registraron los signos de herbivoría, depredación y de enfermedades (ataque de hongos), eventos que pueden determinar las posibilidades de supervivencia de los individuos. Se registró, cuando se presentaba, el daño provocado por insectos y ardillas, sin determinar la intensidad del mismo. El criterio para calificar los efectos dañinos se detalla en seguida:

Ardillas. Este daño se manifiesta en la forma de mordiscos grandes a las semillas o cotiledones, remoción de la plántula y del sitio o el trozamiento completo de los tallos.

Insectos herbívoros. Este daño se manifiesta como pequeños orificios en los tejidos de las plantas y marcas de cicatrices de otro color.

Hongos. El daño por hongos se detectó en etapas tempranas de la plántula por la infestación de la radícula, su ennegrecimiento y, a veces, la muerte de la planta. En otros casos el ataque por hongos se presentó en los tejidos aéreos, aún cuando no representara una amenaza a la supervivencia.

Marchitamiento. Con síntomas de deshidratación, desde ligera a la muerte. A las plantas completamente secas se les consideró como muertas en el análisis.

Todos los datos anteriores fueron anotados en una ficha de registro individual conteniendo la información referente a cada individuo en cada uno de los tres registros bimestrales.

Diseño y análisis estadístico del experimento

Al igual que para la germinación el diseño fue completamente al azar bajo los mismos tres tratamientos. Cada variable se analizó por separado.

Se realizaron análisis estadísticos para establecer, con una confianza del 95%, si se presentaban diferencias significativas entre las variables de respuesta de los tratamientos y, en su caso, determinar cuáles de éstos eran mayores que los otros. Se exploró también la interacción estadística entre las especies y el ambiente. Para el análisis se hizo una distinción entre las variables continuas (altura, peso seco, área foliar, etc.) y las discretas, como conteos (por ejemplo, el número de hojas por plántula o el tipo de daño) y proporciones. A las variables continuas se les aplicó el Análisis de Covarianza, considerando como tratamiento a los ambientes de crecimiento (bosque, orilla y sol) y como covarianza a los tiempos de cosecha (dos, cuatro o seis meses). En la comparación de medias, posterior a un ANCOVA que arrojara diferencias significativas como efecto de los tratamientos se utilizó la prueba de diferencia significativa honesta de Tukey (HSD). Cuando se trató de analizar variables binomiales (como los porcentajes de sobrevivencia) se hicieron transformaciones para cumplir los supuestos y aplicar ANOVA y ANCOVA. En el caso de las variables discretas como conteos (por ejemplo, el número de hojas por plántula o el número de individuos con cada tipo de daño) que no se ajustaron a una distribución normal, se aplicaron ANOVAs no paramétricos por rangos de Kruskal-Wallis. En caso de rechazarse la H_0 de no diferencia entre las medianas, éstas se contrastaron mediante la comparación múltiple entre medianas tipo Tukey (Zar, 1996).

C) Condiciones Microclimáticas

En cada uno de los tres sitios a lo largo del 28 de abril de 1998 se registró la marcha de las siguientes variables microclimáticas: porción fotosintéticamente activa (par), temperaturas del aire y del suelo y humedad relativa del aire y del suelo. El objeto fue contar con un marco de referencia

de los contrastes que pueden existir entre los sitios.

La marcha de registro de datos inició a las 7:30 h y terminó a las 18:30 h, con determinaciones para la mayoría de las variables, cada media hora. El registro se inició a dicha hora con el fin de considerar la humedad del rocío de las primeras horas de la mañana. En cada sitio se procuró tomar varios registros de cada variable con el fin de considerar la variabilidad de los datos; sin embargo, éste estuvo sujeto al instrumental disponible para la medición. Las variables registradas fueron:

a. Temperatura atmosférica. Se efectuó el registro de una sola marcha por sitio con tres Data Logger LI-COR L-1000 cada media hora. Se determinó a cinco cm del suelo.

b. Temperatura del suelo. Se registró sólo una marcha por sitio con tres Data Logger LI-COR L-1000 cada media hora, a tres cm de profundidad.

c. Humedad atmosférica. Se midió con un psicrómetro de onda hecho girar durante 30 segundos. Se determinó a 1.5 m arriba del suelo. Se tomaron cuatro registros en cada sitio, cada dos horas.

d. Humedad del suelo. Se registró con un medidor de humedad del suelo Aquaterr Modelo 200, cuyo sensor está localizado en el extremo de una varilla metálica que se entierra en el suelo, a cinco cm de profundidad. Se tomaron cuatro registros en cada sitio, cada dos horas

e. Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR). Se registró con un Data Logger LI-COR L-1000, conectado a dos sensores por sitio, colocados al nivel del suelo. La radiación se midió en $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$.

Diseños experimentales y análisis estadísticos

Las marchas de las variables climáticas fueron analizadas una por una comparando los efectos de los tratamientos mediante el ANOVA, bajo distintos diseños experimentales, de acuerdo a la cantidad de repeticiones disponibles de cada variable, con una confianza del 95%. Cuando se contaba con una o dos repeticiones (variables: temperatura del suelo y del aire; y PAR, respectivamente) se aplicó ANOVA en bloques, completamente al azar, considerando a cada hora como un bloque y a los sitios como tratamientos. En el caso de las variables humedad del suelo y del aire, de las cuales se tuvieron cuatro repeticiones, el ANOVA fue completamente aleatorizado. En las comparaciones de medias *post hoc* se utilizó la prueba de diferencia significativa honesta de Tukey (HSD). Los programas de cómputo con que se analizaron los datos fueron STATISTICA, GLIM 4 y Excel 5.

RESULTADOS

A) Experimento de germinación de tres especies de encinos

Capacidad Germinativa

Quercus acutifolia germinó en igual proporción en el bosque que en la orilla y ambos tratamientos resultaron significativamente mayores que el de sol (Figura 4). La misma tendencia pudo apreciarse en *Q. xalapensis*, salvo que en esta especie la germinación de la orilla no se diferencia ni de la del bosque, ni de la del sol; mas sí se observó un efecto significativo del bosque respecto del sol. En *Q. germana* la capacidad de germinación no es diferente entre los tres tratamientos, mas en el bosque y en la orilla tienden a ser mayores que en el sol. Es así que las tres especies mostraron tendencias similares en sus respuestas a los tratamientos en cuanto a porcentaje de germinación. En ninguna de las tres especies hay diferencias significativas en el porcentaje de germinación entre bosque y orilla y éste es menor en el sol en *Q. germana* y significativamente menor en *Q. acutifolia* y *Q. xalapensis* (Cuadro 1).

Cuadro 1. Cantidad de semillas de tres especies de encino en tres ambientes de fragmentación de un bosque mesófilo de montaña de Veracruz. Se detalla el porcentaje de germinación promedio entre repeticiones y su error estándar. Se incluye el resultado de las F y p de las pruebas de ANOVA. El asterisco indica que se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos.

| | <i>Quercus acutifolia</i> * | <i>Quercus germana</i> | <i>Quercus xalapensis</i> * |
|-------------|--------------------------------|------------------------------|-------------------------------|
| | $F_{(2,9)} = 12.77; p = 0.001$ | $F_{(2,9)} = 2.69; p = 0.12$ | $F_{(2,9)} = 4.79; p = 0.038$ |
| TRATAMIENTO | $\bar{x} \pm e.e.$ | $\bar{x} \pm e.e.$ | $\bar{x} \pm e.e.$ |
| BOSQUE | 30.9 ± 1.6 | 47.5 ± 9.2 | 84.2 ± 2.8 |
| ORILLA | 30.1 ± 5.6 | 52.5 ± 7.2 | 73.3 ± 7.5 |
| SOL | 11.1 ± 1.5 | 30 ± 4.6 | 58.3 ± 6.3 |

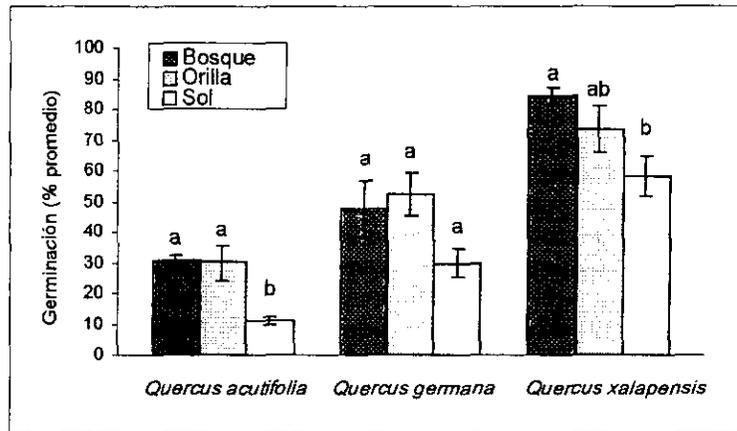


Figura 4. Porcentajes de germinación de tres especies de *Quercus* bajo los tratamientos: bosque, orilla y sol, en un bmm del centro de Veracruz. El porcentaje de germinación se obtuvo de los porcentajes en cada repetición, así como el error estándar. Las letras muestran los resultados del ANOVA y la prueba de Tukey (HSD), donde a es significativamente mayor que b ($a > b$) y $p < 0.05$.

Curvas de Germinación, Tiempo de Latencia y t_{50}

El efecto de los tratamientos sobre la germinación no sólo se refleja en la cantidad de semillas germinadas, sino también en el tiempo en el que germinan. En la Figura 5 se muestran las curvas de germinación, las cuales están dadas por la evolución en el porcentaje acumulado de la germinación en función del tiempo. Muestran la máxima capacidad de germinación y el número de días en que se alcanza. También puede apreciarse el tiempo de latencia o lapso entre la siembra y la aparición de la primera semilla germinada. Se señala, en su caso, el tiempo en que el 50% de las semillas sembradas germina (t_{50}). Cada gráfico representa a una de las especies.

En las curvas se observa que la respuesta germinativa en el sol es menor y casi siempre más lenta que en los otros tratamientos. *Q. acutifolia* germina en menor proporción que *Q. germana* y ésta menos que *Q. xalapensis*. De hecho esta última especie es la única que en todos los tratamientos rebasa el 50 de germinación de las semillas sembradas. La que parece tener la respuesta germinativa inicial más rápida es *Q. germana*. En *Q. acutifolia* la respuesta germinativa cesa más tardíamente que en las otras especies, las cuales detienen su actividad antes de los 30 días. Con el fin de evaluar cuantitativamente las tendencias observadas en la figura 5, éstas se tradujeron a medidas analíticas de la germinación, las cuales fueron denominadas genéricamente como variables de respuesta.

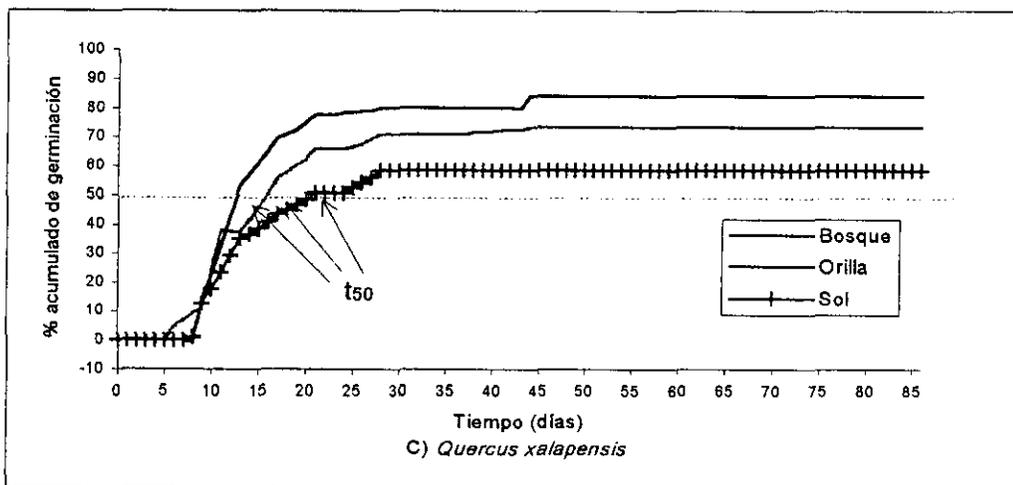
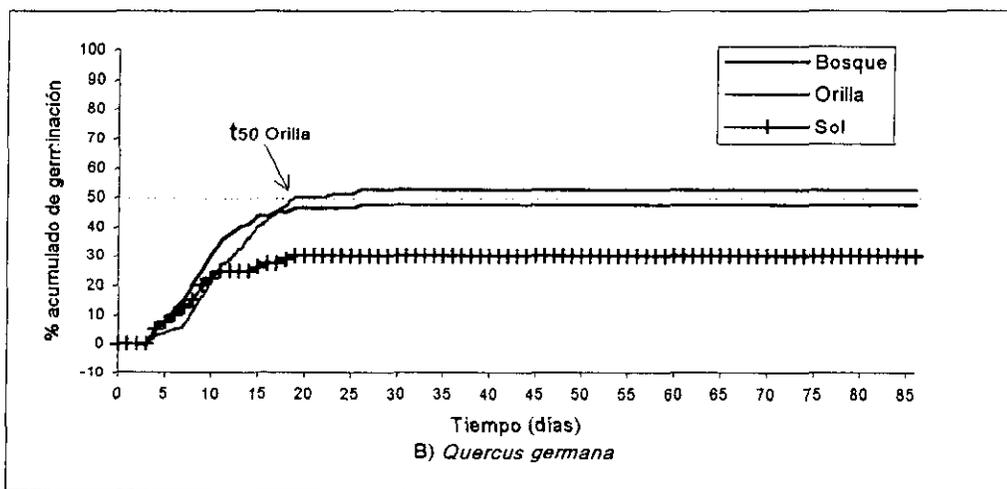
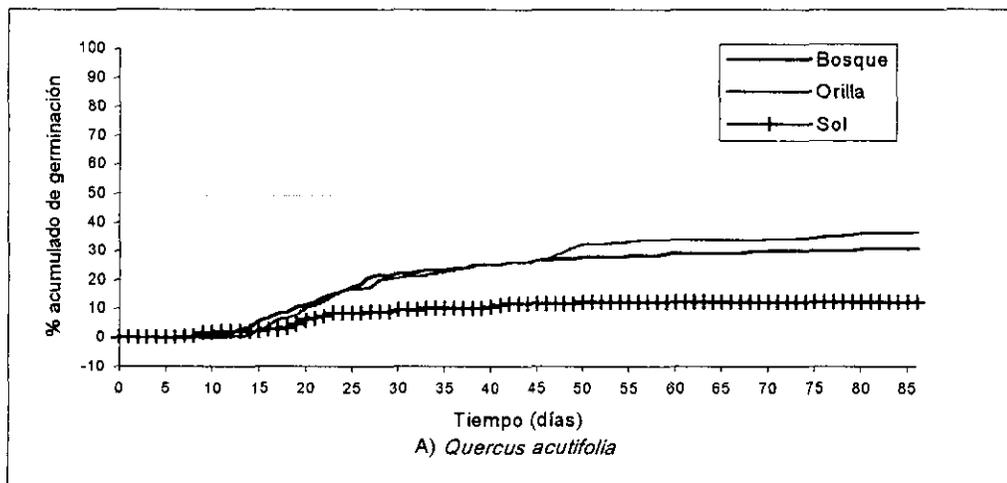


Figura 5. Curvas de germinación de tres especies de encino en tres ambientes de fragmentación de un BMM: a) *Quercus acutifolia*, b) *Q. germana* y c) *Q. xalapensis*. Se aprecian los tiempos de latencia y se indican con flechas los tiempos en que el 50% de las semillas sembradas germinaron ($t_{50\%}$) en los casos en que ocurrió. $t_{50\%}$ sólo pudo evaluarse en *Q. xalapensis* y no se observó efecto de los tratamientos mediante ANOVA ($F_{(2,9)} = 3.24$; $p < 0.087$).

Otras Variables de Respuesta de Germinación

Efecto de los tratamientos bosque, orilla y sol

En la orilla todas las respuestas germinativas evaluadas fueron iguales que en el bosque y tres de esas seis respuestas fueron significativamente más lentas y altas que en el sol (Cuadro 2). En el caso de Gt_{50} (tiempo en que el 50% de las semillas germinadas germina) y de T (promedio de germinación), el bosque y orilla resultaron ejercer un efecto acelerador. Los valores de tiempo de latencia y de uniformidad de la germinación (CUG) resultaron iguales para todos los tratamientos. En el cuadro 2 se reportan los resultados del ANOVA de dos vías (tres especies x tres tratamientos). La comparación de medias de Tukey (HSD) se presenta en la Figura 6, en caso del rechazo de la hipótesis nula sobre la igualdad del efecto de los tratamientos ($p < 0.05$).

Cuadro 2. Efecto de la especie, los tratamientos y la interacción especie x ambiente sobre los valores promedio de las variables de germinación en tres especies de encino de un bmm de Veracruz, resultado de ANOVAS de dos vías (tres tratamientos x tres especies). Se encuentran subrayados los efectos significativos ($p < 0.05$). La comparación de medias se presenta en la Figura 6.

| VARIABLE | EFECTO | | | | | |
|-----------------|---------|--------------------|---------------------------|-------------------|--------------------|---------------|
| | ESPECIE | | AMBIENTE (Tratamiento) | | ESPECIE X AMBIENTE | |
| | F | p | F | p | F | p |
| % Germinación | 58.30 | <u><0.00001</u> | 14.40 | <u>0.0004</u> | 0.49 | 0.7436 |
| Tiempo Latencia | 27.77 | <u><0.0004</u> | 0.06 | 0.9401 | 1.00 | 0.4240 |
| Gt_{50} | 11.62 | <u><0.0002</u> | 11.67 | <u><0.0002</u> | 0.68 | 0.6095 |
| T | 96.75 | <u><0.0001</u> | 6.78 | <u>0.0037</u> | 3.49 | <u>0.0195</u> |
| CUG | 13.31 | <u><0.0001</u> | 0.67 | 0.5209 | 0.14 | 0.9643 |
| Período | 6.14 | <u>0.0058</u> | 4.51 | <u>0.0195</u> | 0.68 | 0.6110 |

Efecto de las especies

En ninguna de las variables analizadas se tuvo una respuesta significativamente equivalente por

parte de las tres especies (Cuadro 2, segunda y tercera columna y Figura 15). En las cuatro variables cuya respuesta está dada en tiempo *Q. acutifolia* resulta más lenta que las otras dos especies. *Q. germana* y *Q. xalapensis* resultan iguales en los tiempos de latencia y en Gt50, mientras que en el tiempo promedio (T) y en el período de germinación, *Q. germana* es la que menos días emplea. Esta brevedad se refleja consecuentemente en el coeficiente de uniformidad (CUF) que es significativamente más alto para esta especie, lo que indica que presenta mayor uniformidad en la respuesta. La tendencia detectada es que *Quercus acutifolia* presenta los valores más altos en la mayoría de las variables de germinación lo que, en términos muy generales, indica que emplea más tiempo en germinar. Las excepciones se dan, notablemente, en el porcentaje de germinación y en el coeficiente de uniformidad, lo que es explicable ya que su germinación fue significativamente menor que las de las otras especies y menos uniforme ($p < 0.05\%$).

Efecto de la interacción especie por tratamiento

En los ANOVAs de dos vías se exploró también el efecto de la interacción estadística de los tres tratamientos con las tres especies. Sólo en el análisis del promedio de germinación (T) la probabilidad fue menor a 0.05% y se encontraron diferencias significativas en 16 de 36 interacciones (Cuadro 3). *Q. germana* se segrega de las otras especies respecto a esta variable; en todos los tratamientos resultó diferente de *Q. acutifolia* y, en seis de nueve casos, de *Q. xalapensis*

Cuadro 3. Resumen de la prueba de comparación de medias de Tukey (HSD) de la variable promedio de germinación (T), resultado de un ANOVA de dos vías en que se explora el efecto de la interacción estadística de tres especies de encino bajo tres tratamientos ($F(4,30) = 3.46$ y $p < 0.0195$). *Q.acut.* = *Q. acutifolia*, *Q.germ.* = *Q. germana* y *Q.xal.* = *Q. xalapensis*; B = bosque, O = orilla y S = sol. Los subrayados indican diferencias significativas entre poblaciones.

| | Q.acut.B | Q.acut.O | Q.acut.S | Q.ger.B | Q.ger.O | Q.ger.S | Q.xal.B | Q.xal.O | Q.xal.S |
|----------|----------|----------|---------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| Q.acut.B | | 0.3340 | 0.1100 | <u>0.00015</u> | <u>0.00015</u> | <u>0.00015</u> | <u>0.00023</u> | <u>0.00024</u> | <u>0.00022</u> |
| Q.acut.O | | | <u>0.0004</u> | <u>0.00015</u> | <u>0.00015</u> | <u>0.00015</u> | <u>0.00015</u> | <u>0.00015</u> | <u>0.00015</u> |
| Q.acut.S | | | | <u>0.0005</u> | <u>0.0044</u> | <u>0.0002</u> | 0.1340 | 0.1440 | 0.1176 |
| Q.ger.B | | | | | 0.9910 | 0.9900 | 0.4000 | 0.3840 | 0.4398 |
| Q.ger.O | | | | | | 0.9300 | 0.9100 | 0.8960 | 0.9279 |
| Q.ger.S | | | | | | | 0.2170 | 0.2040 | 0.2420 |
| Q.xal.B | | | | | | | | 1.000 | 1.000 |
| Q.xal.O | | | | | | | | | 1.000 |
| Medias | 27.66 | 32.29 | 21.85 | 10.99 | 12.95 | 10.15 | 15.89 | 15.96 | 15.75 |

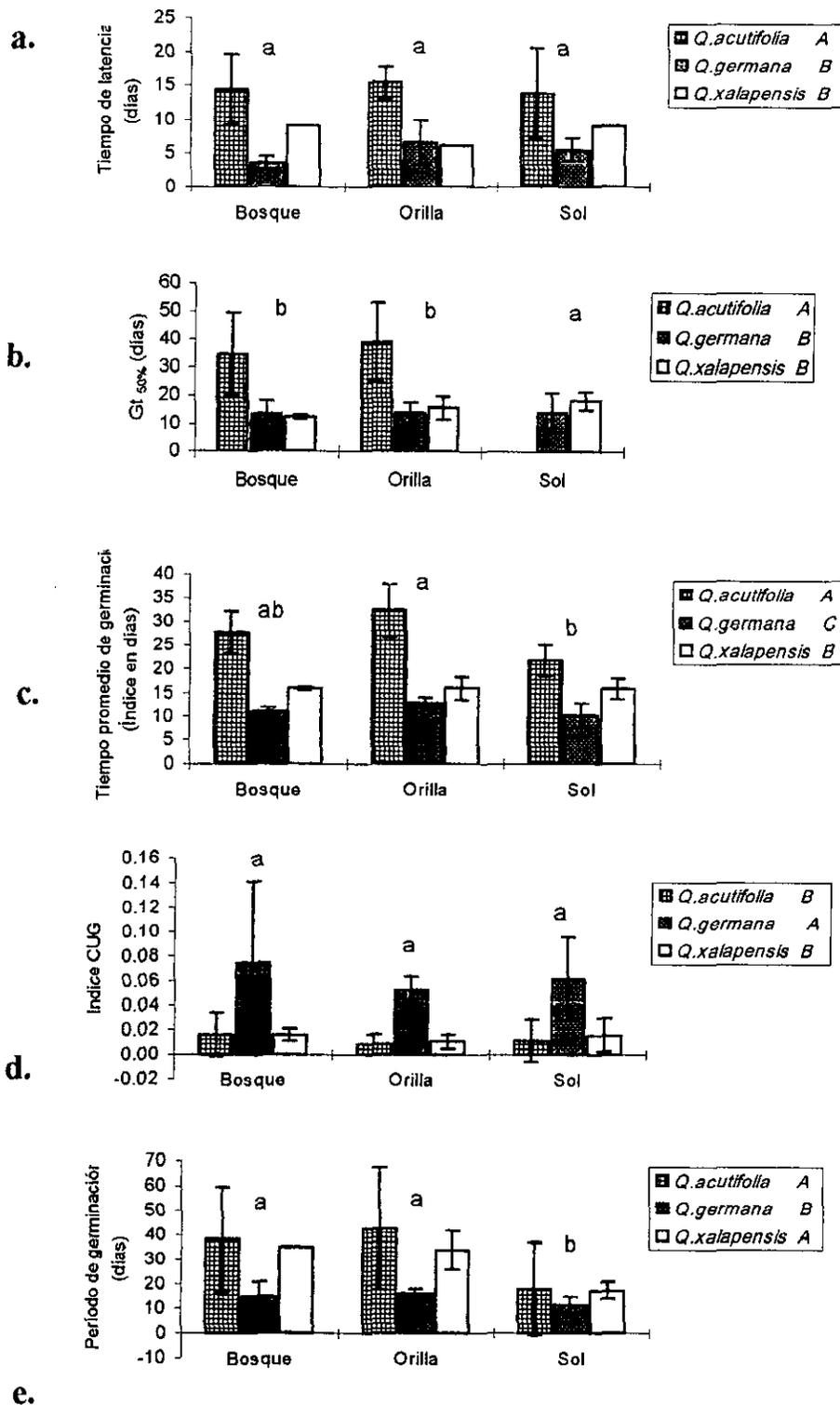


Figura 6. Variables de respuesta de germinación de tres especies de encino de un BMM. a) Tiempo de latencia, b) Tiempo en que se alcanza 50% de semillas germinadas ($Gt_{50\%}$), c) Tiempo promedio de germinación, d) Coeficiente de Uniformidad y e) Período de germinación. Las barras representan valores promedio y las líneas la desviación estándar. En letras minúsculas se señala la similitud de poblaciones en cuanto a tratamientos y en mayúsculas en cuanto a especie, con una $p < 0.05\%$ y $A > B$ y $a > b$.

Período de Germinación

Las semillas se estuvieron revisando hasta 80 días después de la instalación del experimento, este tiempo es mucho mayor que el recomendado (28 días de acuerdo a Ellis, *et al.*, 1985). Lo anterior fue para asegurarse de registrar aún algún pulso adicional de germinación, el cual no se detectó en ninguna de las especies. Lo que sí se notó es que los períodos de respuesta son sensiblemente diferentes para cada especie (Figura 6).

La especie que dura germinando durante más tiempo es *Q. acutifolia*, la cual lo hace por un período del doble del de *Q. xalapensis* y del triple del de *Q. germana*, aún cuando el porcentaje de germinación no llegue ni al 33%.

El comportamiento de esta variable se estudió mediante ANOVA de dos vías, de la misma forma que las anteriores, y se estableció que *Q. germana* presenta un período de germinación más corto que los de *Q. acutifolia* y *Q. xalapensis*, los cuales resultaron significativamente iguales (Cuadro 2). Del mismo modo, se determinó al analizar en conjunto a las tres especies, que no hay diferencias entre bosque y orilla, mientras que en el tratamiento sol los períodos de germinación son significativamente más cortos (Cuadro 2).

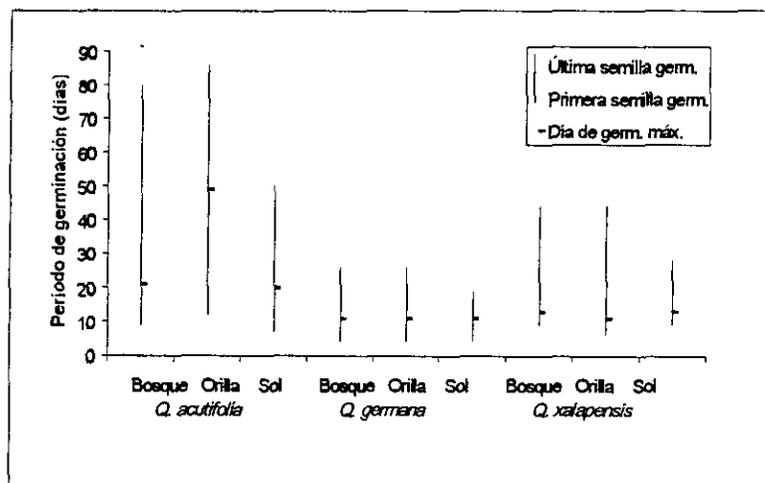


Figura 7. Duración del período de germinación de tres especies de encino de un BMM en tres ambientes de fragmentación. Cada línea representa gráficamente el lapso transcurrido desde la aparición de la primera semilla germinada hasta la última, en el experimento. La señal intermedia en cada línea indica el día en que el mayor número de semillas germinó.

B) Crecimiento de *Quercus acutifolia*

La evolución del crecimiento de las plántulas de *Q. acutifolia* fue seguido durante seis meses. Cada dos meses se registraron variables de tamaño (Figuras 8 y 9), así como variables de peso (Figuras 9, 10 y 11), y se estimaron ecuaciones de crecimiento (Figuras 13, 14 y 15). La tendencia general es que las plántulas del bosque y las de la orilla tuvieron expresiones de crecimiento muy similares, siendo generalmente más bajas que las del sol. Las únicas excepciones fueron la biomasa de hojas y el área foliar, las cuales fueron estadísticamente equivalentes bajo los tres tratamientos, y el área foliar específica, que fue mayor en el bosque que en los otros sitios (Cuadro 4 y 5).

Variables de Tamaño: Altura, Area Foliar y Número de Hojas

Respecto al crecimiento reflejado en la altura, área foliar y número de hojas se observó que en los primeros dos meses existe un incremento similar en los tres ambientes. Éste puede detenerse, o incluso disminuir, en los meses siguientes, como en el caso de la altura y del número de hojas por individuo en el bosque. Otra tendencia es que el crecimiento muestre un aumento ligero en comparación con el de los primeros meses, como ocurre con la altura y el área foliar en la orilla. O

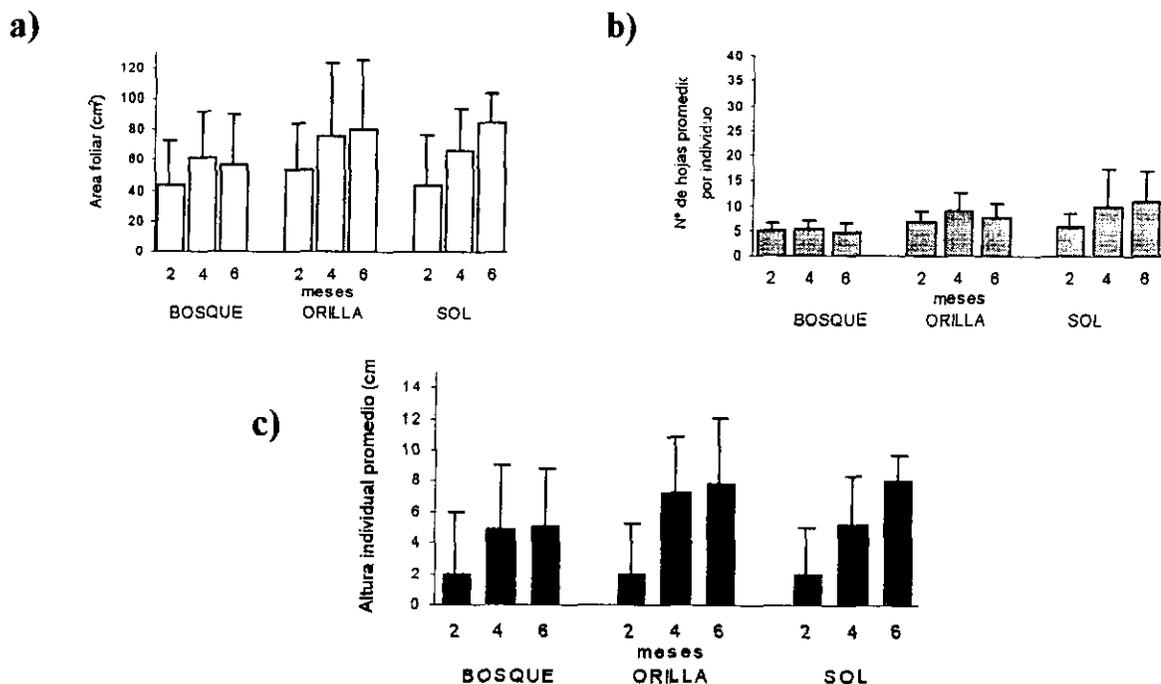
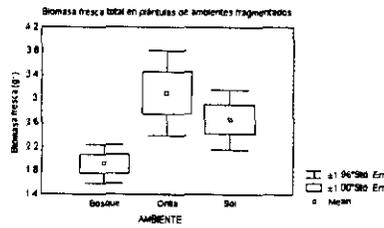
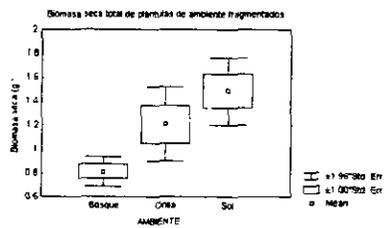


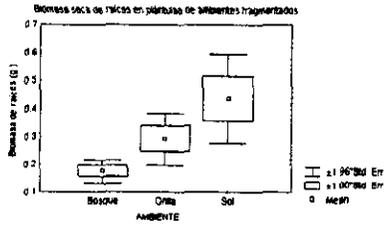
Figura 8. Evolución temporal (cero a seis meses) de las variables de tamaño en plántulas de *Q. acutifolia* en tres ambientes de fragmentación de un bmm de Veracruz a) área foliar, b) altura y el c) número de hojas ($\bar{x} + DE$).



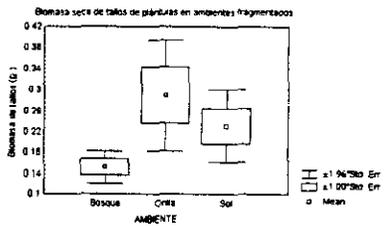
Peso fresco total



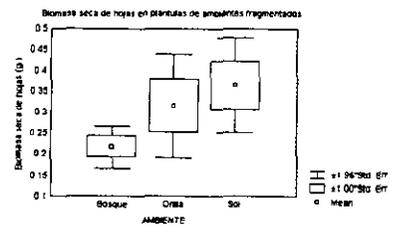
Peso seco total



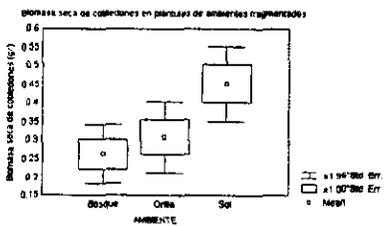
Peso seco de raíces



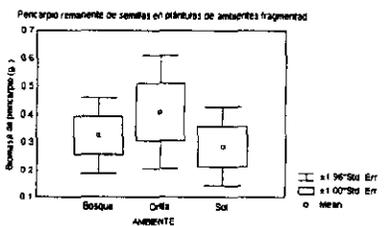
Peso seco de tallos



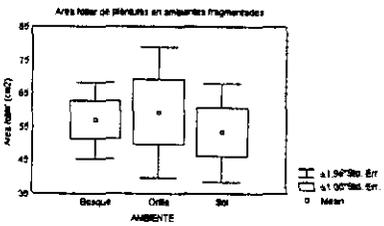
Peso seco de hojas



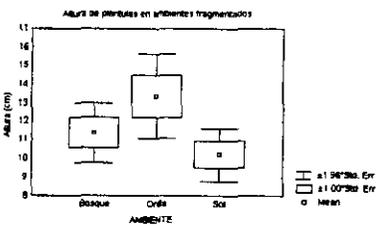
Peso seco de cotiledones



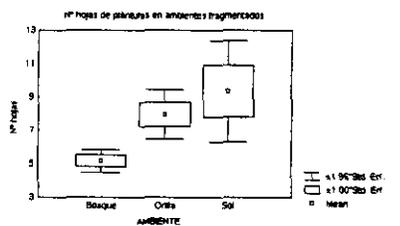
Peso seco de pericarpio



Area foliar



Altura



Número de hojas

Figura 9. Dispersión relativa de los datos de las variables de crecimiento de *Q. acutifolia*, en tres ambientes de un bmm de Veracruz, representada por gráficos de cajas y alambres (alambres = intervalo de confianza al 95%, cajas = error estándar, punto cuadrado = media). Cada uno de los gráficos presenta una variable de crecimiento y los caracteres gráficos en los mismos corresponden a los ambientes de fragmentación: bosque, orilla y sol.

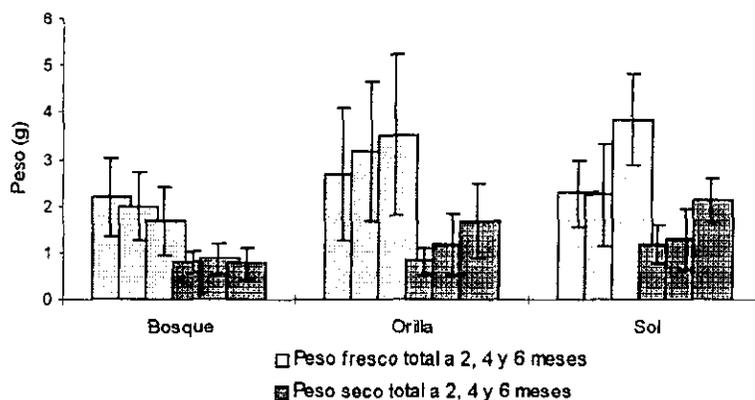


Figura 10. Peso fresco y seco de plántulas de *Q. acutifolia* en tres ambientes de fragmentación de un bmm ($\bar{x} \pm DE$). Cada conjunto de tres barras del mismo color representa el valor promedio de las plántulas a un tiempo de cosecha diferente, i.e. 2, 4 y 6 meses, respectivamente. Se incluye el peso de los cotiledones.

bien, puede observarse un incremento similar sostenido a lo largo de todo el período de estudio, como en el área foliar individual y la altura en el ambiente con sol.

Variables de peso

El peso seco de las plántulas fue mayor en los ambiente orilla y sol respecto al interior del bosque (Figura 10). Dada la similitud en la fluctuación de las variables de biomasa de las plántulas se determinó si existía alguna relación significativa entre los valores de peso fresco y seco. Lo anterior

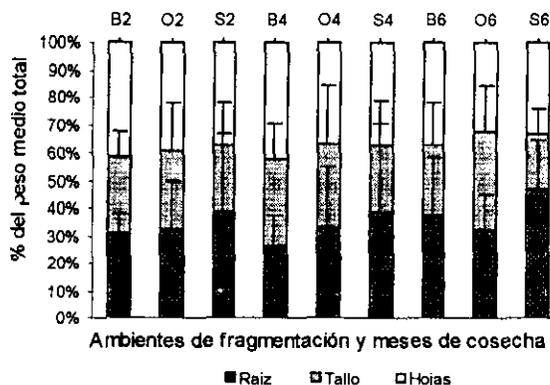
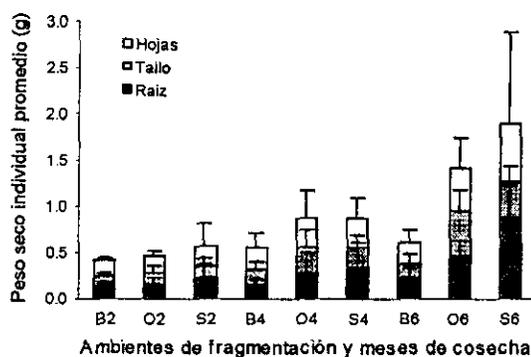


Figura 11. Peso seco asignado a los diferentes órganos de las plántulas de *Q. acutifolia* en tres ambientes de fragmentación (bosque (B), orilla (O), sol (S)) y tres tiempos de cosecha (2, 4 y 6 meses) en un bmm de Veracruz ($\bar{x} \pm DE$).

Figura 12. Proporción de asignación del peso seco total a cada órgano de plántulas de *Q. acutifolia* en tres ambientes de fragmentación (B, O, S) del bmm en tres edades de cosecha: 2, 4 y 6 meses (% + DE).

se hizo con el fin de establecer la mejor forma de aproximación al análisis de estas variables. Se encontró que presentan un coeficiente de correlación de 0.94, con una $p < 0.0008$. Por tanto, los análisis subsecuentes de comparación de biomásas se llevaron a cabo con los datos de peso seco. No obstante, algunos análisis se repitieron con los valores de biomasa fresca, mas los resultados fueron los mismos.

Entre tratamientos el peso asignado a cada parte de la plántula mostró desde el principio tendencias que se fueron acentuando a lo largo del crecimiento de las plántulas (Figuras 11 y 12). En el sol las plántulas parecen presentar mayor proporción de su peso en sus raíces, mientras que las de la orilla la concentran más en tallos.

La mayoría de las observaciones señaladas antes fueron corroboradas por los análisis estadísticos (Cuadro 4). En tres de cuatro variables, en que se evaluó el peso de partes de las plántulas, el ambiente tiene un efecto segregador, siendo diferentes las plántulas de sol de las de interior del bosque. Las plántulas de la orilla en algunos casos se parecen más a las del sol y, en otros, a las del bosque. Sólo el peso seco de hojas es igual en todos los ambientes. Otra variable relacionada con hojas es el área

Cuadro 4. Resultados del análisis de covarianza (ANCOVA) y comparación de medias (prueba de Tukey (HSD)) practicados a los datos de cada variable de crecimiento (covariable = edades en que fueron registrados los datos: 2, 4 y 6 meses; variable independiente = ambiente; variable dependiente = cada variable de crecimiento por separado). Se incluyen los estadísticos F y las probabilidades para los ANCOVA. Las letras a y b señalan conjuntos de poblaciones significativamente distintas, donde $a > b$, a una probabilidad < 0.05 .

| Ambiente | Peso seco total (g) | Peso seco de raíces (g) | Peso seco de tallos (g) | Peso seco de hojas (g) | Área foliar (cm ²) | Altura (cm) | Nº de hojas |
|----------|-------------------------------------|-------------------------------------|------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|
| | $F_{(2,55)} = 10.9$ $P < 0.0001$ | $F_{(2,55)} = 10.4$ $P < 0.0001$ | $F_{(2,55)} = 6.5$ $P < 0.0029$ | $F_{(2,55)} = 4.06$ $P < 0.0226$ | $F_{(2,55)} = 0.18$ $P < 0.8372$ | $F_{(2,55)} = 3.17$ $P < 0.0497$ | $F_{(2,55)} = 5.06$ $P < 0.0096$ |
| Bosque | 0.81 b | 0.18 b | 0.15 b | 0.22 a | 56.91 a | 11.37 a b | 5.18 b |
| Orilla | 1.21 a | 0.29 a b | 0.29 a | 0.31 a | 59.35 a | 13.34 a | 7.94 a b |
| Sol | 1.48 a | 0.43 a | 0.23 a b | 0.36 a | 53.35 a | 10.19 b | 9.35 a |

foliar, cuyos resultados son consistentes con los de no diferencia en peso seco de hojas. Respecto a variables sobre hojas, el número de hojas es afectado por el ambiente en que las plántulas crecen, al

igual que el área foliar específica (Cuadro 5).

Ecuaciones de Crecimiento

Tasa de crecimiento relativo promedio (R)

Cada uno de los ambientes a los cuales crecieron las plántulas parece haber tenido un efecto en la tasa de crecimiento relativo (Figura 13). En el bosque y en el sol los dos primeros meses las plántulas alcanzaron un tamaño (0.75 y 1.47g de peso seco promedio, respectivamente), que en los dos meses siguientes decreció (a 0.73 y 1.14g), lo cual se refleja en R como una tasa de decrecimiento (-0.50 y -0.041 $gg^{-1}2m^{-1}$); y luego, de los 4 a los 6 meses, se incrementó (0.011 y 0.085 $gg^{-1}2m^{-1}$). Aun cuando las plantas de ambos ambientes muestran el mismo comportamiento, el nivel en que los hacen es muy diferente, ya que las plántulas del sol pesan cerca del doble que las de bosque. La tendencia contraria fue presentada por las plántulas de la orilla, las cuales de los 2 a los 4 meses presentaron tasa de crecimiento positivo (0.28 $gg^{-1}2m^{-1}$, de hecho, la tasa más alta registrada en este estudio), y de 4 a 6 meses, negativo (-0.02 $gg^{-1}2m^{-1}$), que es muy cercana a cero crecimiento. En la Figura 13 se muestra también la tasa de crecimiento de los 2 a los 6 meses, en la cual se resumen las tendencias señaladas antes, mostrando que las plántulas del bosque presentan crecimiento negativo en contraste con las de sol y orilla; las de orilla presentan la más alta tasa de crecimiento. Es notable la amplia

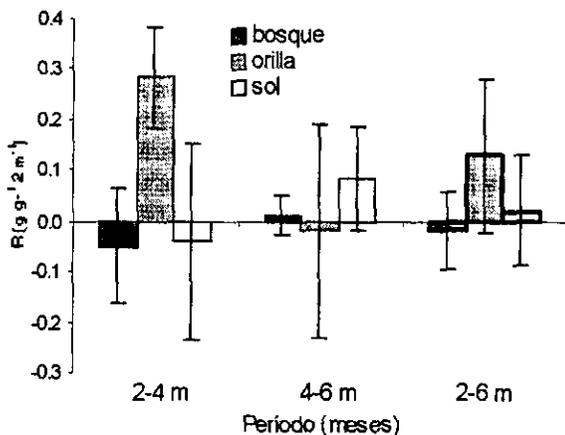


Figura 13. Tasa de crecimiento relativo promedio (R) en plántulas de *Q. acutifolia* en tres ambientes de fragmentación de un bmm ($\bar{x} \pm DE$). El período (t) comprende dos meses en los dos primeros grupos de columnas; en el tercer grupo abarca 4 meses, *i.e.* de 2 a 6 meses.

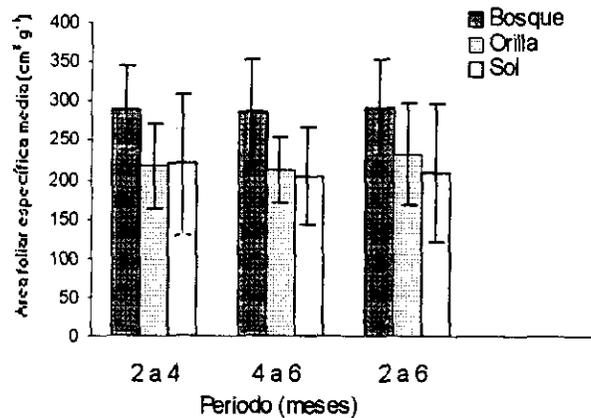


Figura 14. Área foliar específica promedio (SLA) en plántulas de *Q. acutifolia* en tres ambientes de un bmm de Veracruz ($\bar{x} \pm DE$).

dispersión de los datos, que explica que no se hayan encontrado diferencias significativas entre los

tratamientos (Cuadro 5).

Cuadro 5. Resultados del análisis de covarianza (ANCOVA) y comparación de medias (prueba de Tukey (HSD)) practicados a los datos de cada ecuación de crecimiento (covariable = edades en que fueron registrados los datos: 2, 4 y 6 meses; variable independiente = ambiente; variable dependiente = resultados de cada ecuación de crecimiento). Se incluyen los estadísticos F y las probabilidades para los ANCOVA. El asterisco indica la variable cuyas medias son distintas estadísticamente. Las letras a y b señalan los efectos de tratamientos significativamente diferentes ($a > b$), a una probabilidad < 0.05 .

| Tasa de crecimiento relativo promedio | | | Área foliar específica SLA* | | | Relación raíz/vástago R/V | | |
|---------------------------------------|--------|-------|----------------------------------|---------|---------|----------------------------------|--------|------|
| $F_{(2, 23)} = 2.62; p < 0.09$ | | | $F_{(2, 23)} = 4.78; p < 0.02^*$ | | | $F_{(2, 23)} = 2.13; p < 0.1414$ | | |
| Bosque | Orilla | Sol | Bosque | Orilla | Sol | Bosque | Orilla | Sol |
| -0.020 | 0.132 | 0.022 | 290.4 a | 220.5 b | 211.7 b | 0.56 | 0.54 | 0.85 |

Área foliar específica promedio (SLA)

Es notable la influencia del ambiente sobre el área foliar específica (Figura 14). Entre las plántulas de la orilla y el sol no parece haber diferencias significativas ($F_{(2, 23)} = 4.78; p < 0.02$), mientras que las del bosque resultaron mayores que las de los otros ambientes respecto a SLA. Lo anterior implica que por cada unidad de área foliar, las plántulas del bosque asignan menor biomasa que los otros ambientes.

Relación raíz / vástago (R/V)

En todos los casos la relación R/V fue menor de uno, lo que implica que las plántulas están asignando más tejido a la parte aérea que a la subterránea. No hay una tendencia clara en la evolución de esta asignación a lo largo del período de estudio, ni se detectó evidencia estadística de diferencias (Cuadro 6). Sin embargo, los gráficos sugieren un gradiente creciente irregular en el cociente del

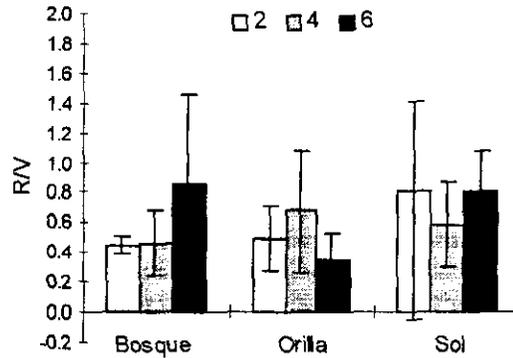


Figura 15. Relación raíz/vástago (R/V) en plántulas de *Q. acutifolia* de dos, cuatro y seis meses de edad en tres ambientes de fragmentación de un bmm en Veracruz ($\bar{x} \pm DE$).

interior al exterior del bosque (excepto en las plántulas del bosque de seis meses, que registraron un cociente similar al del ambiente soleado) (Figura 15).

Sobrevivencia

Se analizó la sobrevivencia de las etapas iniciales de desarrollo de las plántulas, a partir de la semilla germinada y hasta su cosecha a los dos, cuatro o seis meses. El porcentaje de supervivencia, es considerado como la proporción de individuos vivos en cada período respecto de los individuos existentes al inicio. Durante esta fase la sobrevivencia fue similar entre el interior y el exterior del bosque, siendo aparentemente menor en el borde. En todos los ambientes, a lo largo de los dos primeros meses, se presenta una mayor mortalidad que en los siguientes dos bimestres, cuando la plántula tiene más edad (Figuras 16 y 17). La evolución de la supervivencia fue considerada también desde el enfoque global, calculado a partir de la siembra de la semilla, pasando por la germinación y hasta la cosecha (Cuadro 6, última columna). A pesar de la tendencia a presentarse menor sobrevivencia en la orilla (no significativa) en el período de plántula, la supervivencia global en dicho sitio parece mayor que en los otros. En efecto, parece ser, por lo menos, 50% mayor que en el bosque y tres veces más alta que en el sol. Sin embargo, no se detectaron diferencias significativas, atribuibles a los ambientes (ANOVA ($F_{(2,18)} = 2.35$; $p < 0.138$)). El ANCOVA no detectó diferencias significativas en la sobrevivencia, atribuibles a los ambientes de crecimiento ($F_{(2,23)} = 0.79$; $p = 0.47$;

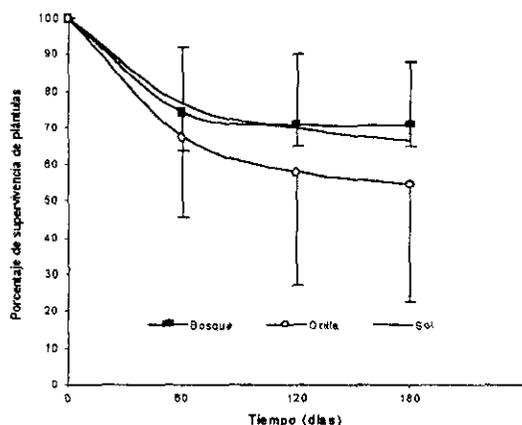


Figura 16. Supervivencia bimestral de plántulas de *Q. acutifolia* en tres ambientes de fragmentación de un bmm de Veracruz (% + ó - Desv. Est). La figura está en escala normal, en que son más claras las tendencias de cada curva, que en escala log.

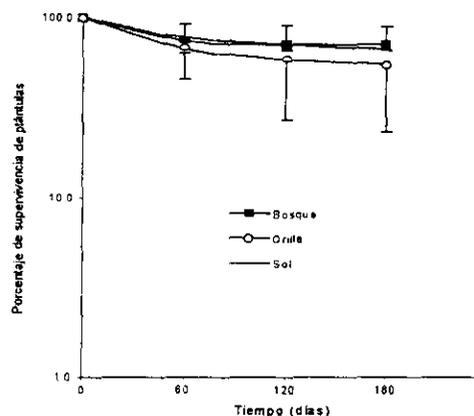


Figura 17. Supervivencia bimestral de plántulas de *Q. acutifolia* en tres ambientes de fragmentación de un bmm de Veracruz (% + ó - Desv. Est.).

covariable = mes de cosecha, variable independiente = ambiente). Tampoco el ANOVA de dos vías, respecto al tiempo de cosecha ($F_{(2,18)} = 0.11$; $p < .899$; variables independientes = ambiente y tiempo de cosecha).

Cuadro 6. Supervivencia en plántulas de *Q. acutifolia* desarrolladas en diferentes ambientes de fragmentación en un bmm de Veracruz. Los valores reportados son porcentajes ± DE. En la última columna se reporta, asimismo, la supervivencia de semilla a plántula, considerando el % de germinación y el de supervivencia a seis meses, en forma conjunta.

| Ambiente | Supervivencia bimestral de plántulas | | | | Supervivencia global De semilla a plántula de 6 meses |
|----------|--------------------------------------|-------------|-------------|-------------|---|
| | 0 días | 60 días | 120 días | 180 días | |
| Bosque | 100 | 74.2 ± 10.4 | 71.0 ± 5.9 | 71.0 ± 5.9 | 10.9 ± 3.9 |
| Orilla | 100 | 67.7 ± 22.2 | 58.1 ± 31.1 | 54.8 ± 32 | 15.0 ± 2.9 |
| Sol | 100 | 76.7 ± 14.9 | 70.0 ± 20.2 | 66.7 ± 21.4 | 5.6 ± 2.4 |

Daño

Dada la magnitud del impacto de diferentes agentes de deterioro sobre las plántulas se registraron las principales clases de daño que se presentaron durante el período de estudio. Cabe señalar que una plántula puede presentar varios tipos de deterioro simultáneamente. En general, la

cantidad de plántulas que manifestaron cada uno de los tipos de daño no es diferente entre los tratamientos, siendo distintos los agentes que los provocan en cada caso (Cuadro 7). Una excepción es el borde, en donde la mayoría de las plantas están afectadas por algún elemento, a diferencia de las de los otros ambientes. El marchitamiento y la depredación por ardillas son los daños más frecuentes, afectando juntos a más de dos tercios de los individuos. Únicamente se detectaron diferencias significativas entre ambientes respecto a la cantidad de plantas sanas, sin daño, y las atacadas por insectos. En el primer caso el ambiente sol presenta mayor cantidad de individuos sanos y el bosque la menor herbivoría por insectos.

Cuadro 7. Cantidad de plántulas de *Q. acutifolia* dañadas en tres ambientes de fragmentación de un bmm de Veracruz. Con uno y dos asteriscos se indican las variables que mostraron diferencias significativas entre sus medianas en respuesta a los diferentes ambientes (ANOVA por rangos de Kruskal-Wallis y comparación múltiple de medianas tipo Tukey; a > b).

| Sitio | Total de plántulas sembradas n = 92 | Total de plántulas dañadas | Total de plántulas sin daño * | Total de plántulas muertas | Tipo de daño | | | |
|--------|--|----------------------------|----------------------------------|----------------------------|--------------|----------------|-----------|--------|
| | | | | | Ardillas | Insectos ** | Marchitas | Hongos |
| Bosque | 31 | 20 | 11 b | 9 | 14 | 0 b | 11 | 3 |
| Orilla | 31 | 26 | 5 b | 14 | 13 | 7 a | 13 | 0 |
| Sol | 30 | 15 | 15 a | 10 | 10 | 8 a | 15 | 2 |
| Total | 92 | 61 | 31 | 33 | 37 | 15 | 39 | 5 |

*H (2, N=9) = 5.95, p = 0.050; $\chi^2 = 6.3$, g.l. = 2, p = 0.043.

**H (2, N=9) = 6.01, p = 0.049; $\chi^2 = 6.3$, g.l. = 2, p = 0.043.

C) Condiciones Microclimáticas

El registro de las marchas climáticas se efectuó durante un sólo día (28 de abril) en 1998, siete años después de que se llevaron a cabo los experimentos de germinación y crecimiento. No obstante, se lograron instalar los sensores en exactamente los mismos sitios en que se condujeron los experimentos antes. La época del año en que se llevó a cabo el registro del clima coincide con la de los experimentos. La intención de registrar las marchas, aun después de tanto tiempo fue la de contar con un marco de referencia de la variación y contraste de las variables físicas entre tratamientos.

En general, la marcha de cada una de las variables climáticas registrada muestra que las condiciones físicas del bosque y de la orilla son muy similares, mientras que las del ambiente soleado se contrastan con las primeras. Todas las marchas muestran oscilaciones aproximadamente paralelas,

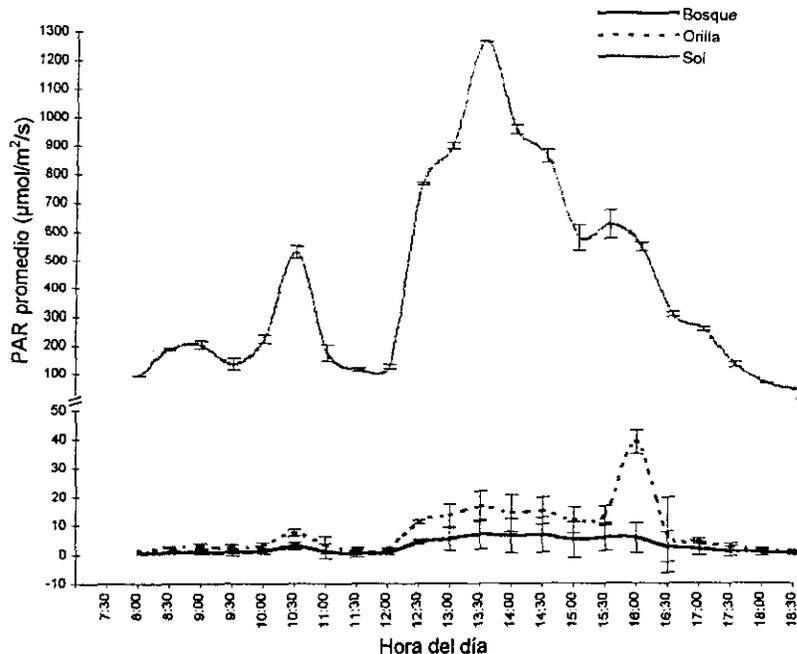


Figura 18. Marcha de registros diurnos de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) en tres ambientes: bosque, orilla y sol, en un bmm del centro de Veracruz, durante 10 h ($\bar{x} \pm \text{DE}$).

mas a diferentes niveles, separándose notablemente las del ambiente sol. En las Figuras 18, 19 y 20 se muestran los valores promedio de cada variable y su variación, a diferentes horas del 28 de abril de 1998. mas a diferentes niveles, separándose notablemente las del ambiente sol. En las Figuras 18, 19 y 20 se muestran los valores promedio de cada variable y su variación, a diferentes horas del 28 de abril de 1998.

La Figura 18 muestra la marcha de la porción fotosintéticamente activa (PAR), presentada

con a) los datos crudos y b) transformados a logaritmos. En el caso de los datos crudos se reconoce muy poca variación a lo largo del día y no se distinguen las diferencias entre la marcha del bosque la de la orilla. La intención de presentar los datos transformados a logaritmos es la de distinguir entre

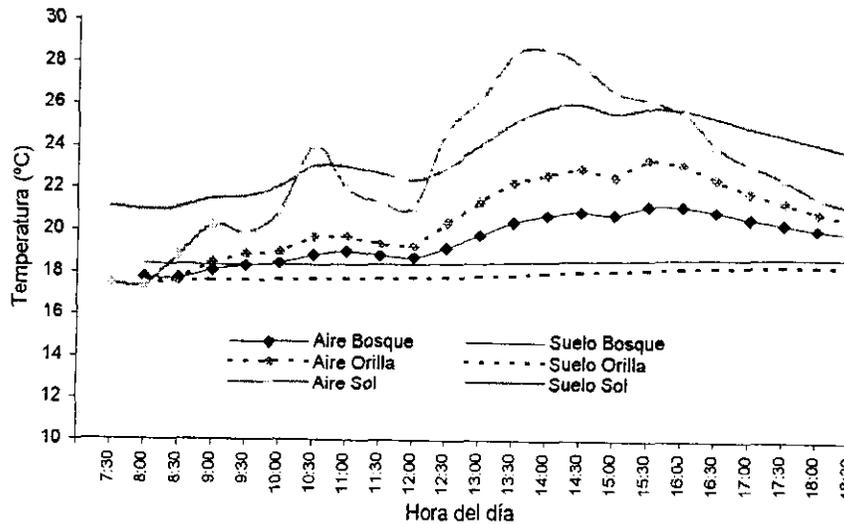


Figura 19. Registros diurnos de temperaturas del suelo y del aire durante diez horas en tres ambientes de un fragmento del bmm en el centro de Veracruz: bosque, orilla y sol.

las marchas del bosque de la orilla. En el caso de los registros transformados se aprecia la misma tendencia en los tres tratamientos. Se aprecia un aumento gradual en la PAR a lo largo de las primeras horas de la mañana, luego hay una disminución entre las 11:00 y las 2:00 h y se incrementa hasta un máximo a las 13:30 para sol y bosque. El punto máximo en orilla se alcanzó a las 16:00 h (1217 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$).

Con respecto a la marcha de las temperaturas de suelo y aire (Figura 19), se aprecia un patrón similar a la de la PAR, coincidiendo la depresión de las 11:00 h. Al amanecer las temperaturas son bajas (entre 17.5 y 21.5 °C), se van incrementando a lo largo del día, con algunas oscilaciones, llegando al punto máximo a las 15:30 hr y decreciendo más gradualmente. Esta tendencia no se aprecia en la marcha de la temperatura del aire en el sitio asoleado, cuyo punto máximo ocurre entre las 13:30 y 14:00 h. Cabe señalar que parece haber más variabilidad en los registros realizados al sol, tanto para las temperaturas del suelo, como para las del aire.

La humedad del suelo y del aire son altas al inicio del día y disminuyen gradualmente hasta alcanzar su punto mínimo a las 15:00, después se incrementan ligeramente hacia las 19:00 h,

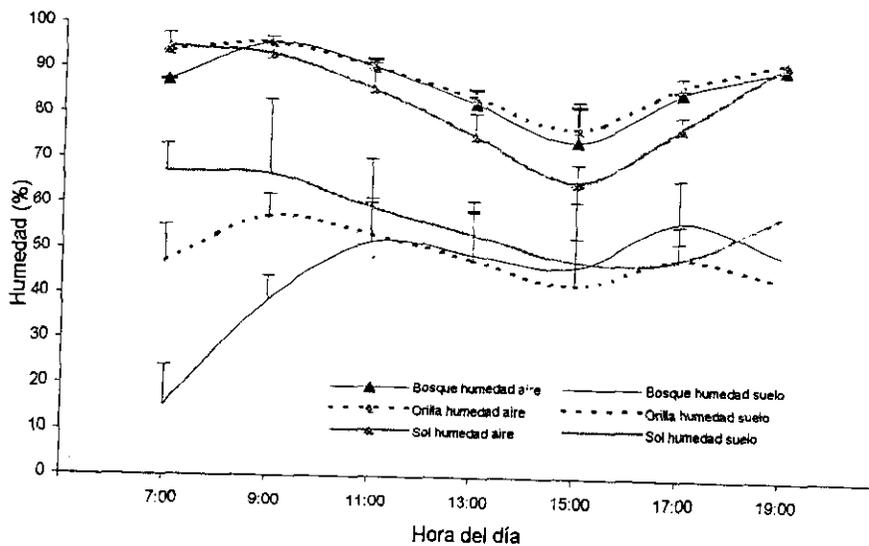


Figura 20. Marcha diurna de registros de la humedad relativa del suelo y del aire en tres ambientes (bosque, orilla y sol) de un fragmento del bmm del centro de Veracruz, durante 10 horas ($\bar{x} + 1$ D.E.).

alcanzando un nivel similar al del inicio del día en el caso de la humedad del aire y variable según el tratamiento en el suelo (Figura 20). Una excepción notable es el de la humedad del suelo, que es máxima a las 7:00 h (67.1%) y decrece a lo largo del día, alcanzando el mínimo a las 17:00 h (48.5%) y aumentando nuevamente hacia el fin del día (58.4%). Por otro lado, el bosque inicia el día con una humedad muy baja (15.35%) que se incrementa hasta las 11:00, disminuye ligeramente y alcanza el máximo a las 17:00 h (56.9%); luego se reduce a 49.6%, a las 19:00 h.

Análisis Estadísticos

La comparación de las marchas de cada una de las variables en los tres tratamientos fueron consistentes unas con otras. En cuatro de cinco comparaciones se encontró evidencia de que los sitios orilla y bosque resultaron estadísticamente equivalentes, y significativamente menores que el tratamiento sol. Sólo la humedad del aire es igual entre los tres sitios. Los resultados de los ANOVAs practicados se muestran en el Cuadro 8.

Cuadro 8. Variables climáticas analizadas mediante ANOVAs en fragmento de bmm bajo tres tratamientos B = bosque, O = Orilla y S = Sol. Los asteriscos señalan las variables para las cuales se detectaron diferencias significativas entre los tratamientos. La comparación de las medias se hizo con pruebas (HSD) de Tukey; a > b.

| Variable analizada | Diseño experimental | F | P | Comparación de medias |
|-----------------------|----------------------------|----------------------|-----------|---|
| PAR | Bloques al azar | $F_{(2,66)} = 0.99$ | 0.00008* | B = 2.90 b O = 8.09 b S = 425.07 a $\mu\text{mol/seg/m}^2$ |
| Temperatura del aire | Bloques al azar | $F_{(2,63)} = 15.96$ | 0.000002* | B = 19.59 b O = 20.67 b S = 23.27 a $^{\circ}\text{C}$ |
| Temperatura del suelo | Bloques al azar | $F_{(2,63)} = 228.5$ | 0.000002* | B = 18.47 b O = 17.92 b S = 23.73 a $^{\circ}\text{C}$ |
| Humedad del aire | Completamente aleatorizado | $F_{(2,69)} = 0.99$ | 0.2045 | B = 87.67 a O = 89.67 a S = 85.08 a % humedad |
| Humedad del suelo | Completamente aleatorizado | $F_{(2,69)} = 0.99$ | 0.0006* | B = 43.20 b O = 48.97 b S = 58.10 a % humedad |

PAR, Temperatura del Aire y del Suelo

Estas variables se comportaron en la forma esperada, siendo mayores en sol, intermedias en orilla y más bajas dentro del bosque. Los registros de bosque y orilla resultaron significativamente similares y menores en conjunto de los del sol (Cuadro 8).

Humedad del Suelo y del Aire

Los datos de humedad se apartaron de lo esperado (Cuadro 8). La humedad del suelo en el microambiente sol es significativamente mayor que la de los otros dos sitios. Se esperaba una alta humedad en el sol a principio del día por el rocío y a medida que avanzara el día, iría disminuyendo con la influencia de la mayor radiación solar, lo que resultaría globalmente en un suelo más seco que el del bosque o de la orilla. Esta tendencia no fue detectada y una explicación posible está en la ubicación topográfica de los ambientes. En el sitio estudiado los ambientes orilla y bosque se encuentran en la ladera de un cerro, mientras que el sitio insolado se encuentra ladera abajo, a unos cuantos metros en un sitio plano, a corta distancia de un río. Probablemente el río proporciona humedad, por capilaridad al sitio soleado. El sitio soleado resulta más húmedo por la contribución de dos posibles fuentes de humedad: la proveniente del río por capilaridad y la que se infiltra de las laderas del cerro vecino y se deposita en los sitios más bajos donde, en este caso, se ubica el sitio soleado.

La humedad atmosférica resultó estadísticamente similar en todos los tratamientos. Se esperaba una atmósfera más hidratada en el interior del bosque, que se deshidrataría gradualmente hasta fuera de él. Esta tendencia sólo se muestra ligeramente después del mediodía, en que la humedad relativa del sol baja hasta 70%, mas no se diferencia significativamente de los otros ambientes (Figura 20). El área soleada es el ambiente con más humedad del suelo y también el que presenta la mayor temperatura, por lo que habiendo una fuente más o menos inagotable de agua (el río), el sitio, aún cuando se está calentando mucho, no se deseca pues está evaporando activamente, en forma equiparable a la del bosque y orilla. En estos ambientes los varios estratos de plantas son capaces de obtener agua de depósitos profundos y evapotranspirarla a lo largo del día igualando al ambiente sol, aún cuando la presión de la temperatura no es tan intensa como en este ambiente.

DISCUSIÓN

A) Experimento de Germinación

Efecto de los Tratamientos

La germinación de las tres especies puede darse en los tres ambientes, aún cuando los detalles de la capacidad y la velocidad del proceso varíen de un ambiente y de una especie a otra (Figura 5). El ambiente en que se presentó una germinación menor en una especie y significativamente menor en las otras dos fue el de insolación completa (sol). En esta condición se apreció una rápida pérdida de humedad en el sustrato de las canastillas, que tenía que ser repuesta con más frecuencia que en los otros ambientes.

De hecho, se aplicaba agua diariamente al tratamiento sol, cada tercer día al de orilla y sólo dos veces por semana al de bosque, con el fin de mantener un nivel de hidratación similar, lo cual sólo se lograba después del riego. Lo anterior pudo haber afectado en forma importante los resultados. Este hecho, provocado tal vez por la mayor temperatura del aire y del suelo en el sol, pudieron favorecer una relativa deshidratación diaria en este sitio, limitando a períodos intermitentes el efecto promotor de la humedad en la germinación en las tres especies. Por otro lado, la humedad del suelo, que resultó ser significativamente mayor que la de los otros ambientes, pudo no haber influido sobre las canastillas de germinación, pues éstas permanecieron relativamente aisladas del mismo.

En cuanto al régimen lumínico, éste pudo ejercer un efecto similar en bosque y orilla y mayor que en sol, relacionándose en forma paralela con lo registrado en la marcha de la porción fotosintéticamente activa (Figura 18 y 19). En ésta el ambiente sol recibe una proporción significativamente mayor que la orilla y el bosque, los que resultaron iguales (Cuadro 8). Sin embargo, no puede afirmarse concluyentemente que este factor sea el responsable de las tendencias detectadas en el porcentaje de germinación, ya que otras variables como la temperatura del aire y del suelo, y la humedad del suelo mostraron una evolución similar. En los datos que la literatura reporta para otras especies de *Quercus* se señala que en la tasa y éxito de la germinación los factores determinantes son la temperatura y la humedad del suelo (Bowersox, 1992), independientemente del régimen de radiación (Pope, 1992). Sin embargo, el gradiente bosque - orilla - sol es complejo y multivariado (Murcia, 1995) y debe considerarse la sensibilidad a la luz de cada especie en particular. Por otro lado,

no pueden atribuirse a un sólo factor las respuestas encontradas, dado que no se tuvo control sobre todos los factores.

En las tres especies hubo consistencia en la proporción de semillas germinadas, siendo estadísticamente similar la influencia del ambiente de bosque y el de la orilla. Lo anterior no implica que sea despreciable la germinación que ocurre en el sitio soleado, sin embargo, ésta resultó significativamente menor. Lo anterior corrobora la Hipótesis 1, referente a que preferentemente el mayor monto de germinación ocurriría bajo la sombra, a lo que se agrega que bajo el borde también.

Respecto a otras variables de germinación analizadas, basadas en respuestas temporales medidas en días (Cuadro 2), se determinó que el borde ejerce un efecto retardador significativo en dos de las tres variables analizadas (T y Gt50). El bosque y el sol resultan iguales y más aceleradores. Lo anterior resulta difícil de explicar, pues el borde representa una condición microclimáticamente igual al bosque y menos húmeda y caliente que la de sol. Es posible que la explicación sea diferente para cada uno de los dos ambientes (sol y bosque). En el sol el porcentaje de germinación fue más bajo respecto a los otros tratamientos y el final del período de germinación se alcanza muy rápido, después del cual las semillas se mostraron completamente deshidratadas, livianas e inviábiles. En el caso del bosque ocurrió exactamente lo contrario: estaban tan humedecidas que aparecieron con frecuencia infestadas de hongos, podridas. En el borde, prevaleció la situación intermedia manteniéndose el sustrato relativamente humedecido, lo que no favoreció ni la deshidratación, ni la pudrición, por lo que las semillas tuvieron un período propicio más largo para germinar (Figura 7). Así, en bosque y en sol las semillas sólo contaron con un lapso corto para germinar, lo que en el bosque ocurrió en mayor proporción.

La otra variable medida en días, el tiempo de latencia, no presentó evidencia de diferencias entre tratamientos, lo cual podría ser atribuido a que las condiciones iniciales de humedecimiento fueron similares. De hecho, esta parece ser la variable que mejor explica tanto las diferencias en el largo plazo, como las similitudes entre los ambientes, en el plazo inmediato, aún cuando los regímenes de iluminación y temperatura fueron distintos.

Una variable más que no pudo ser evaluada cabalmente fue el t_{50} , o tiempo en que el 50% de las semillas sembradas germina. Lo anterior se debió a que sólo *Q. xalapensis* alcanzó este porcentaje en los tres tratamientos (ver curvas de germinación en Figura 5), siendo más precoz en el bosque,

intermedia en orilla y más tardía en sol. Esta variable no depende de la capacidad total de germinación, como Gt_{50} , sino de las semillas sembradas, por lo que refleja más directamente las velocidades de germinación, siempre y cuando se alcance este porcentaje de respuesta.

Mecanismos de Estimulación o Inhibición de la Germinación

En los ambientes naturales donde fueron colectadas las bellotas se pudieron detectar numerosas semillas germinadas debajo y cerca de la copa del árbol progenitor, las que aparentemente germinan manteniéndose semicubiertas con tierra u hojarasca y con sólo embeberse de agua. Dado el monto de la germinación, en dos de las tres especies estudiadas se sospechó que hubiera algún mecanismo que impidiera la respuesta germinativa, como una latencia endógena, inducida o reforzada (Harper, 1977). Estas especies son *Q. acutifolia* y *Q. germana*, cuyos porcentajes de germinación máximo fueron 36.7% y 52.5%. El no haber alcanzado el 100% de germinación puede atribuirse a un daño exógeno inducido por hongos y depredadores, o bien, a un deterioro de las semillas por retraso entre el tiempo de colecta e hidratación para germinación, atribuible a inhibidores de la germinación.

El primer caso ocurre cuando las semillas permanecen en ausencia de las condiciones necesarias para la germinación. Así, las bellotas son presa fácil de descomponedores y depredadores, vertebrados e invertebrados, lo que las deteriora hasta el punto de impedir su germinación posterior (Bonfil, 1995; Ramírez & Hernández, 1995; Villalón, 1995).

El segundo caso sucede cuando, en el intervalo entre la liberación de bellotas maduras y la germinación, los frutos pierden humedad y viabilidad (Hartmann & Kester, 1981). Lo anterior sucede particularmente cuando se encuentran expuestas en el suelo, donde el deterioro es rápido debido a la influencia de extremos de temperatura, aún en lapsos menores que una estación de crecimiento (Hodges & Gardiner, 1992). Se ha demostrado en frutos de *Quercus robur* la existencia de varios tipos de sustancias inhibitorias de la germinación que se sintetizan a medida que la semilla envejece. Estos fueron los jasmonatos, el ácido abscísico y el etileno, cuyo efecto sobre la germinación generalmente es inhibitorio (Finch-Savage *et al.*, 1996). Estas sustancias se sintetizan en la semilla a diferentes tiempos de almacenamiento, favoreciendo una pérdida de viabilidad durante la

deshidratación de la misma³.

Las semillas empleadas en este estudio probablemente fueron dispersadas a partir de septiembre (datos de herbario; Gómez & Lozada, 1995; González, 1986), varias semanas antes de su colecta en diciembre y de su germinación en enero. Lo anterior pudo traer como consecuencia una reducción en la viabilidad, como ha sido demostrado en *Q. acutifolia*, en Puebla, en que se obtuvieron porcentajes cada vez menores en germinación cuanto más tiempo transcurrió entre la dispersión y el momento de la germinación (Pérez & Rodríguez, 1995). El caso de *Q. germana* puede ser similar pues la fructificación inició en octubre (Bracho & Puig, 1987); mas no se cuenta con referencia experimental en torno a pérdida de viabilidad por almacenamiento.

Diferencias y Similitudes entre las Tres Especies

Existen algunas diferencias en el comportamiento de germinación entre las diferentes especies estudiadas, ya que todas son capaces de germinar en los tres ambientes y, consistentemente, en menor proporción en el ambiente soleado. Sin embargo, aún cuando parezcan triviales, las diferencias podrían representar factores clave en la sobrevivencia de las especies. Müller-Usling (1994) en su revisión de los tiempos de germinación de seis especies de encino de Nuevo León, al tiempo de la cosecha y después de almacenamiento, encontró que los tiempos de germinación de cada especie se mantienen constantes, por lo que concluye que éstos podrían estar genéticamente determinados y tener un valor de sobrevivencia, explicando que constituye "...una programación interna que es específica para las diferentes especies (Müller-Usling, 1994: 170)". A lo largo del experimento se registraron rasgos que distinguieron a las tres especies respecto a las características de su semilla y germinación (Cuadro 2 y Figura 6).

Ninguna de las variables de germinación analizadas mostró un comportamiento equivalente para las tres especies.

En las cuatro variables cuya respuesta está dada en tiempo, *Q. acutifolia* resulta

³ Por otro lado, es posible, mediante la aplicación de hormonas, estimular la germinación, cuando se ha perdido viabilidad. En semillas de *Q. polymorpha* el almacén en frío (9°C, 60% humedad) durante 5 meses redujo el porcentaje de germinación hasta 23.5%, este porcentaje pudo ser elevado (hasta 98%) mediante el tratamiento de semillas con escarificación mecánica o la aplicación de ácido giberélico (AG3) en diversas concentraciones (Villalón, 1995).

significativamente más lenta que las otras dos especies, y presenta el menor porcentaje de germinación. Lo anterior puede ser inherente a la especie o atribuirse a algún mecanismo endógeno que impide la germinación. Una alternativa es que las semillas ya tengan varios meses de haber sido producidas y sus respuestas se deban a la pérdida de viabilidad por deterioro, por edad. El índice de uniformidad únicamente informa que es significativamente menos uniforme que *Q. germana* en sus respuesta germinativa.

Q. germana es la más expedita en todas las variables relacionadas con velocidad en la germinación, además de que lo hace en un patrón muy uniforme, aún cuando sólo germinaron poco más de las mitad de las semillas. Esto puede explicarse en función del tamaño de la semilla, que es significativamente mayor (13.74 cm^3) que los de las otras dos especies (1.5 y 2.02 cm^3 , para *Q. acutifolia* y *Q. xalapensis*, respectivamente). Lo anterior permite suponer que, por su tamaño, esta semilla es más apetecible para los depredadores, quienes encuentran el recurso alimenticio más concentrado y lo depredan con mayor intensidad (Teoría del forrajeo libre (Begon *et al.*, 1990)). Por tanto, el contar con tiempos de germinación rápidos, podría favorecer la evasión temporal de los depredadores. En cuanto al ataque de los descomponedores a semillas de distintos tamaños, puede sugerirse que una semilla grande tiene mayor probabilidad de infestación por hongos que varias semillas pequeñas reuniendo un volumen equivalente. Las semillas de *Q. acutifolia* son 9.16 veces de menor volumen que las de *Q. germana*, y las de *Q. xalapensis*, 6.8 veces. La probabilidad de ataque por la misma cantidad de hongos en una semilla grande es contagiosa y mayor que en varias semillas pequeñas. Una vez más, en una semilla grande una forma de evadir también a los descomponedores es a partir de una germinación rápida.

Q. xalapensis es una especie que presenta una capacidad germinativa muy superior a las de las otras dos especies, por tanto no se sospecha de la existencia de ningún mecanismo endógeno que inhiba su germinación. Esta especie se parece más a *Q. germana* que a *Q. acutifolia* en los parámetros temporales de germinación, de hecho mostró un comportamiento similar en el tiempo de latencia y en Gt_{50} , por lo que es de respuesta rápida. No obstante, el intervalo de tiempo que dura la respuesta de germinación, antes de mostrar algún signo de deterioro por hongos, es significativamente mayor que el de *Q. germana* e igual que el de *Q. acutifolia*. Lo anterior diferencia a dichas especies, y no contradice la explicación esgrimida antes para la rapidez de *Q. germana*.

Nichos de regeneración

Un enfoque compatible con el hecho de que cada especie presente particularidades únicas en su germinación es el de Grubb (1986). Este autor sugiere que, a pesar de las diferencias de nicho que presentan las especies de plantas adultas (en formas de vida, fenología, demandas de microhabitats, entre otros), existen numerosas especies cuyos nichos parecen sobreponerse pues se desarrollan en sitios muy parecidos. Es así que la diferenciación en los rasgos del establecimiento puede ser de enorme importancia para permitir la coexistencia. Grubb (1977) se ha referido a este conjunto de caracteres como “nicho de regeneración”, que incluye la producción efectiva de semillas, las características de la dispersión en tiempo y espacio, y los requerimientos de germinación y establecimiento, y aún de crecimiento ulterior.

Aún cuando los datos de las tres especies de encino estudiadas son muy limitados respecto a la regeneración, los señalamientos de Müller Usling y los de Grubb parecen aplicables para explicar el establecimiento. Las tres especies, coexistiendo en el mismo sitio y aportando una biomasa considerable al ecosistema, se diferencian sutilmente en los tamaños de semilla, tiempos, duración y porcentajes de germinación. Es así que los datos sugieren que la hipótesis tres, referente a un nicho de regeneración diferente para cada especie, podría ser correcta.

Tamaño de la semilla y periodicidad de años semilleros

Las semillas de *Q. germana* son más voluminosas que las de *Q. acutifolia* y *Q. xalapensis*, al menos en una proporción de entre 7 y 9:1, respectivamente. Esta diferencia sugiere que existen repercusiones en la biología reproductiva de las especies y apoya la interpretación de los nichos de regeneración diferentes. En efecto, Sork (1992) ha discutido la importancia adaptativa que puede tener el presentar una semilla de gran tamaño en encinos, como la de *Quercus germana*. Ella señala que es común en las poblaciones de encinos de semilla grandes que los años semilleros estén alternados con años en que no haya producción de frutos, ya que el gasto de energía invertido en dichas semillas agota su disponibilidad para años subsecuentes. *Quercus germana* es la única de las tres especies de la que se pudo obtener información sobre la periodicidad de la fructificación de sus poblaciones (Sosa & Puig, 1987; Tolome, 1993), y ésta ocurre cada dos ó tres años .

Jansen (1971) y Sork (*op cit*), refiriéndose a encinos, explica que la evolución de la periodicidad en la producción de bellotas puede interpretarse como un mecanismo que permite evadir

la depredación. Esto se logra mediante la saciación de los consumidores de semillas en años de producción masiva. Lo anterior ha sido corroborado por evidencia experimental en *Quercus robur* por Crawley *et al.*, (1995) en Inglaterra.

Distribución geográfica

A pesar de que las tres especies coexisten en la misma localidad, en el análisis de su distribución natural no hay mucha sobreposición. Mientras *Q. germana* presenta una distribución limitada al BMM de la sierra Madre Oriental, *Q. acutifolia* puede hallarse también en Guerrero y Michoacán, en la Sierra Madre Occidental y otros estados cercanos a Veracruz. Por otro lado, *Q. xalapensis* extiende también su área de distribución en tierras de altitud intermedia en la sierra de Jalisco. Lo anterior sugiere una independencia de las tres especies, donde su existencia conjunta no es más que una coincidencia en su área de distribución y que las particularidades de su nicho de regeneración les permite coexistir en el BMM del centro de Veracruz.

No obstante, es notable el caso de los encinos del BMM en México que, en cada comunidad, puedan encontrarse en ensambles de diferentes especies. Dichas especies pueden presentar límites discretos o continuos entre ellas y tener diferencias fisiológicas no aparentes en el estado adulto. En Coacoatzintla, Ver., por ejemplo, pueden encontrarse dos asociaciones diferentes de BMM, adyacentes, en laderas del mismo cerro en diferente orientación (Smith, 1995). En cada una prevalecen cuatro especies de encino distintas a las de la otra, siendo dominante el género *Quercus* en ambas comunidades. Por otro lado, las tres asociaciones estudiadas por Pérez García (1991) de BMM en Tlalnelhuayocan, Banderilla y Chiconquiaco, presentan también diferentes ensambles de especies que representan una importante proporción de la biomasa del bosque. En todos los casos, cada una de las especies tiene áreas de distribución geográfica diferentes que posiblemente obedecen no sólo a que sus nichos de regeneración sean distintos, sino también a sus tolerancias ecológicas también lo sea. Este podría ser un enfoque muy interesante para la realización de trabajos futuros en torno a cuáles son las 'leyes' que gobiernan el ensamble de especies (Lawton, 1987) de encino en asociaciones del BMM y de otros tipos de vegetación.

Consecuencias del Tamaño y Apetecibilidad: Rápida Germinación o Muerte

El tamaño de las semillas de las especies estudiadas puede ser considerado intermedio (entre

el amplio intervalo de tamaños de semillas revisado por Harper *et al.* (1970)):

| | Peso seco (gr) | Medida (cm) | Vol. |
|----------------------|-----------------|-----------------|--------------------|
| | $X \pm e.e.$ | (largo x ancho) | (cm ³) |
| <i>Q. germana</i> | 13.3 \pm 1.14 | 3.7 x 3.5 | 13.74 |
| <i>Q. xalapensis</i> | 3.4 \pm 0.76 | 2.0 x 1.8 | 2.02 |
| <i>Q. acutifolia</i> | 3.1 \pm 0.25 | 1.9 x 1.5 | 1.50 |

En general, los encinos contienen una cantidad de nutrimentos almacenados relativamente alta (constituídos principalmente por carbohidratos (Moreno-Casasola, 1996)), por lo que se puede explicar el que sean muy apetecibles para los depredadores (Crawley, 1992; Begon *et al.*, 1993).

Los encinos son muy susceptibles al ataque de hongos, dada la alta humedad característica del suelo y la atmósfera en el BMM, que favorece una rápida descomposición. Esto hace que su permanencia viable en el banco de semillas del suelo sea muy corta, como lo han observado Picket & McDonell (1989) en varias especies dominantes de bosques templados; por lo que una respuesta adaptativa se da en la forma de una germinación expedita y una permanencia más o menos larga en el banco de plántulas. Esta última propiedad se encuentra asociada con frecuencia a especies con semillas de gran tamaño, cuyas reservas contribuyan al mantenimiento de la plántula por un tiempo prolongado (Foster & Janson, 1985; Sork, 1992) o favorezcan un crecimiento mayor en altura, diámetro, área foliar y biomasa (Bonfil, 1995b). Este parece ser el caso de las especies estudiadas, especialmente de *Quercus germana*, cuya semilla es considerablemente más voluminosa que las de las otras dos. Además, *Q. germana* presenta la mayor precocidad en la germinación, así como el periodo significativamente más corto de germinación, lo cual corrobora la hipótesis 2, de diferencias entre las especies.

Más aún, por su comportamiento y el de otras especies de *Quercus* y de *Castanea*, puede considerarse que estas especies son recalcitrantes⁴ (Ellis *et al.*, 1985; Zavala y García, 1996) el cual

⁴ El comportamiento recalcitrante en semillas (almacenadas) significa que no pueden deshidratarse sin dañarse por debajo de un contenido alto de humedad (a veces 98%, generalmente hasta el 60 o 70%), al contrario de las semillas con comportamiento ortodoxo que pueden desecarse sin daño hasta menos del 5% de humedad relativa. Las

es un rasgo común en las especies dominantes, características de los estados avanzados de la sucesión (Harper *et al.*, 1970; Gómez-Pompa *et al.*, 1976). Sin embargo, otras fagáceas como *Fagus* y *Nothofagus*, características de estados maduros del bosque, presentan un comportamiento ortodoxo, no recalcitrante.

Aún cuando pareciera muy ventajoso contar con gran cantidad de reservas almacenadas en la semilla, que podrían traducirse en una relativa independencia más prolongada del ambiente externo, el costo puede ser alto en términos del riesgo de depredación o de pudrición. También parece serlo respecto a la dificultad en obtener agua suficiente para la germinación, debido a su baja relación superficie:volumen (Harper *et al.*, 1970), que en el caso de las semillas de encino se agudiza, ya que su forma es redondeada, lisa y sin ornamentos que pudieran incrementar su superficie. Harper y colaboradores (*op cit*) señalan que probablemente las semillas grandes por los problemas derivados de la dificultad de obtener agua son dispersadas en un estado no deshidratado, lo que entorpece su sobrevivencia a largo plazo en el suelo y facilita su descomposición.

Un rasgo negativo adicional de una semilla grande lo constituye la baja capacidad de dispersión y la dificultad de que caiga en oquedades o grietas del sustrato, que pudieran protegerla de los depredadores; por ejemplo, la bellota de *Quercus robur* debe ser enterrada en parte en el suelo para que no se deshidrate y muera, o sea atacada por depredadores (Watt, 1919 & Shaw, 1968 cit. por Harper, *op cit*).

consecuencias de este comportamiento se suelen reflejar en rápidas pérdidas de longevidad potencial (viabilidad en condiciones de almacenamiento óptimo) (Vázquez-Yanes & Rojas, 1996).

B) Experimento de Crecimiento de *Quercus acutifolia*

Variables de Crecimiento

La intención de comparar varias expresiones del crecimiento de las plántulas a lo largo de seis meses fue el de detectar posibles diferencias que pudieran atribuirse al efecto del ambiente de cada uno de los tres tratamientos. En términos generales se esperaba que hubiera un patrón coincidente en la mayoría de las variables, sin embargo, ésto no fue tan aparente. Las diferencias halladas son discutidas e interpretadas en forma integral y en función de la supervivencia y biomasa en cada tipo de ambiente.

Altura

Se observó una mayor elongación de los tallos en los ambientes sombreados (Figura 8). Al no haber luz suficiente los tallos a la sombra tienden a elongarse en comparación con los del ambiente expuesto al sol, como observaron Humphrey & Swaine (1997a) para *Quercus petraea* y *Q. robur*, en Escocia. La evidencia encontrada apoya esta hipótesis (Cuadro 4). No se detecta una respuesta correspondiente al gradiente de intensidad de radiación Bosque - Orilla - Sol (de menor a mayor).

Área foliar, número de hojas y área foliar específica

Con respecto al área foliar, no se encontraron diferencias significativas atribuibles a los tratamientos. Lo anterior puede atribuirse posiblemente a la amplitud de los valores de área foliar encontradas, que en un mismo ambiente mostraron variación hasta de un orden de magnitud (Figura 8 y Cuadro 4). La tendencia esperada era que hubiera más superficie de la lámina en ambientes sombreados, lo que permitiría a la plántula ampliar la limitada captación de radiación en esos ambientes, como ha sido detectado para otras especies (Mitchell & Woodward, 1988). No obstante, si se considera que el número de hojas sí es significativamente más bajo en bosque que en sol, se cumple con lo esperado ya que en menor número de hojas se distribuye la misma área foliar, lo que implica que la lámina foliar es más grande en el interior, e intermedias en el borde.

El número de hojas es una variable que se considera complementaria al área foliar para explicar cómo se encuentra dispuesta espacialmente el área fotosintética. El área foliar específica proporciona información adicional sobre la consistencia de la hoja. Se observó que en el bosque las hojas además de estar en menor número y ser más amplias son también significativamente menos

pesadas que en los otros dos ambientes (Cuadro 5). Esto concuerda con lo reportado por Hodges & Gardiner (1992), respecto a que las plántulas de varias especies leñosas, cuando se desarrollan bajo la sombra, pueden favorecer el crecimiento foliar como una manera más efectiva de captación y utilización del recurso lumínico. Estos autores reportan la aclimatación del follaje en encinos que crecían a intensidades bajas de luz, registrando mayor tasa de fotosíntesis neta, así como menor tasa de respiración y niveles más altos de clorofila por unidad de área foliar, respecto del que se desarrolló en el sol (Loach, 1967, cit. por Hodges & Gardiner, 1992).

Un factor que podría contribuir a explicar la menor cantidad de hojas observada en el bosque es la herbivoría. Se observó que los herbívoros son capaces de retirar hojas completas, cotiledones, y tallos de las plántulas, mas no fue evaluada la cantidad de hojas removidas en cada ambiente. En el bosque y en el borde la cantidad de hojas con daño resultó más importante que en el sol (Cuadro 7).

Biomasa total

Se tenía la expectativa de que la biomasa de las plántulas fuera mayor en el ambiente de la orilla, ya que existe disponibilidad de mayor radiación solar que en el bosque, y abasto suficiente de nutrimentos y agua (Hipótesis 4). Lo encontrado muestra que el peso seco de las plántulas, como expresión de su crecimiento, en el ambiente de sol y de orilla son significativamente mayores que en el bosque (Figura 9). En la orilla, al haber mayor disponibilidad de radiación que en el bosque, hay mayor acumulación de tejido. Sin embargo, esta tendencia no se mantiene en las plántulas desarrolladas bajo luz completa y la influencia del ambiente de borde y de sol es similar en la acumulación de biomasa (Cuadro 4). Lo anterior se debe a que un aumento en la radiación está aparejado con un incremento en temperatura, transpiración y deshidratación. Así, el aumento en productividad primaria bruta ocurrida en el sol se pudo haber compensado con un gasto mayor en absorción de agua del suelo. Estos resultados son similares a los obtenidos por Humphrey & Swaine (1997a) en otros encinos.

Lo anterior no permite refutar que la Hipótesis 4, respecto a que en el ambiente de borde hay mayor peso seco que en el bosque, sea cierta, mas la respuesta de las plántulas en el borde es similar a la que se observa en el ambiente sol.

Las plántulas en orilla o sol presentaron mayor biomasa que el bosque (Figuras 11, 12 y

Cuadro 4).

Tasa de crecimiento relativo promedio

En esta especie el crecimiento se da en pulsos en los distintos ambientes, siendo muy importante el período de dos a cuatro meses en orilla y el de cuatro a seis en el sol. Dentro del bosque las plántulas no acumularon biomasa (Figura 13). No obstante, las tendencias observadas en la gráfica no fueron confirmadas por el análisis estadístico y no se detectaron diferencias significativas entre los ambientes (Cuadro 5).

Aún así es notable que en el resumen mostrado por el tercer grupo de columnas de la Figura 13, en el período de dos a seis meses, se aprecia una notable falta de crecimiento en el bosque. Esto pudo deberse a que en el bosque no se detectaron intensidades de luz por encima de $30 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{seg}$. Este nivel es el que Hodges & Gardiner (1995) registraron como mínimo necesario para lograr un balance positivo en la asimilación de carbón por *Quercus rubra*, en E.U. (punto de compensación de luz), aunque es de esperar que existan diferencias fisiológicas entre las especies de encino. Varios autores (recopilados por Hodges & Gardiner (*op cit.*)) han mostrado que los encinos, en general, se desarrollan mejor a intensidades intermedias de luz. Por otro lado, el punto de saturación para la fotosíntesis suele ser muy bajo y el máximo crecimiento ocurre entre el 27 y el 53% de radiación.

En la orilla se observó la máxima tasa de crecimiento global, la cual puede atribuirse a que en este sitio prevalecen las intensidades de radiación más favorables. Éstas resultan intermedias entre las del interior y el exterior del bosque, a pesar de que no se observaron diferencias significativas en PAR entre la orilla y el interior. No obstante, en la orilla la marcha de esta variable todo el tiempo se mantuvo por encima de la del bosque (Figura 18b)(Cuadro 8). Es posible que existan diferencias sutiles en PAR entre bosque y orilla, significativas desde el punto de vista de la planta, que expliquen que en la orilla se haya dado el mayor crecimiento, aún cuando estadísticamente sean insignificantes. En efecto, en la figura 18b es notable que, por lo menos, durante una hora la intensidad de luz fue mayor de $30 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}^{-1}$ (llegando la máxima hasta 100.3 y $257.8 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}^{-1}$ en lecturas sucesivas) lo que nunca sucedió dentro del bosque, y pudo haber tenido un efecto sobre el crecimiento de las plántulas (Cuadro 6). Es así, que el valor máximo de crecimiento ocurre en el borde, lo que es consistente con lo observado por Bernabé *et al.* (1993), en dos especies de helechos arborescentes: *Sphaeropteris horrida* y *Alsophila firma* en el BMM de Veracruz. Ella determinó que en el borde

ambas especies crecieron cuatro veces más que en bosque. Dicha tendencia ya había sido señalada también por Williams (1990) para plántulas de árboles en Panamá.

A lo largo del experimento hubo un fenómeno que pudo afectar en forma importante los valores de biomasa y, por tanto, repercutir en las estimaciones de crecimiento relativo en todos los ambientes y que no fue controlado, el de la influencia de los herbívoros. Este aspecto se aborda en forma más amplia en el apartado de daño.

Asignación de Biomasa a Diferentes Órganos

La plasticidad de las plantas en cuanto a su crecimiento vegetativo les permite, en términos generales, desplegar expresiones fenotípicas adaptativas a las condiciones locales de su área de distribución (Mitchell & Woodward, 1988; Kolb & Steiner, 1990). En este sentido se estudió la biomasa seca asignada a diferentes órganos y se compararon estadísticamente los patrones en los tres ambientes.

Biomasa seca de raíces, tallos y relación raíz/vástago.

En este trabajo se determinó que las plántulas de *Q. acutifolia* en el ambiente soleado asignan una mayor cantidad de biomasa a la parte aérea que a raíces. Se esperaba que la biomasa de raíces fuera significativamente mayor en el ambiente soleado, pues se menciona que los encinos de ambientes secos y los que existen en condiciones de competencia por agua en ambientes húmedos tienden a presentar raíces más largas, lo que les permite obtener agua de niveles más profundos del suelo más eficientemente (Kolb & Steiner, 1990; Müller-Usling, 1994). Sin embargo, esta tendencia no había sido demostrada para individuos de la misma especie creciendo en ambientes con diferentes regímenes hídricos (Humphrey & Swaine, 1997a).

Lo anterior es inconsistente con los datos de humedad del suelo que fueron registrados en el ambiente soleado (Figura 20), que muestran que la humedad es mayor en este ambiente que los de los otros dos (Cuadro 8). Sin embargo, es posible que esta humedad pudiera no haber afectado al suelo contenido dentro de las macetas de unicel en que estuvieron sembradas las plántulas, ya que éstas se mantuvieron relativamente aisladas del piso, salvo por un pequeño orificio de medio cm de diámetro que se practicó en las macetas para facilitar el drenaje. Es probable que la humedad relativa del suelo dentro de las macetas fuera menor que la del suelo del sitio soleado, ya que en las macetas la influencia del río no existe y las temperaturas son significativamente más altas en este ambiente;

incluso la mayoría de los individuos se mostraban deshidratados al grado que su peso fresco fue muy similar al peso seco registrado cuando se cosecharon.

La biomasa asignada a tallos resultó ser significativamente menor para las plántulas del bosque respecto a las de los otros ambientes, lo cual contradice lo esperado, pues los tallos fueron más altos en los ambientes borde y bosque, probablemente por la escasez de luz. Lo que significa es que el peso seco asignado a tallos no estuvo muy relacionado con la altura de las plántulas. Entonces en el bosque existen plantas altas más ligeras, en la orilla igualmente altas pero significativamente más vigorosas y las del sol son más bajas pero de tallos más pesados. El primer caso representa sólo elongación por la escasez de luz, el segundo crecimiento con acumulación de biomasa y el tercero primordialmente acumulación de tejido.

Respecto a la relación raíz/vástago, no se detectaron diferencias significativas entre ambientes (Cuadro 5). En ninguno de los casos el cociente fue mayor a uno, lo que significa que las plántulas de *Quercus acutifolia* asignan más recursos a la biomasa aérea que a la subterránea (Figura 15). Lo anterior es inconsistente con las observaciones de Hodges & Gardiner (1995) para plántulas de uno y dos años de *Quercus pagoda* en E.U., creciendo en viveros con diferentes niveles de sombra artificial, ya que en éstas el valor de la biomasa subterránea excede al de la aérea. Ellos explican que en los estados iniciales las plántulas aún dependen de las reservas cotiledonarias y no tanto de la fotosíntesis, por lo que el crecimiento de la raíz se ve favorecido sobre el de la biomasa aérea. Es posible que esto no se haya observado en virtud de que el bmm es un ambiente relativamente más húmedo que los encinares típicos, que son más bien secos.

Se observó una tendencia en el cociente a incrementarse del interior del bosque hacia el exterior, lo cual se explica suponiendo la existencia de un gradiente de humedad paralelo, que no pudo demostrarse estadísticamente. Humphrey & Swaine (1997a), señalan lo complejo de las interacciones y compromisos que existen en las asignaciones de recursos a plántulas de encino, ya que esperaban raíces más largas en ambientes más soleados, característicos de claros grandes, y encontraron lo contrario. Ellos lo atribuyeron a que en invierno se entabla, en ambientes sombreados, una intensa competencia de raíces con *Pteridium aquilinum* por lo que las plantas que invierten más en raíces que en tejido aéreo salen beneficiadas; sin embargo, esta tendencia no es concluyente en el presente estudio.

En resumen, las tendencias encontradas en plántulas en el estudio, a pesar de que no siempre fueron significativas, son las siguientes. Cuando exista significancia estadística se señalará con un asterisco; las aseveraciones sin asterisco sólo señalan tendencias en los datos.

1. Las plántulas del bosque son más altas*, más ligeras*, con leve preponderancia del tejido aéreo sobre el subterráneo viviendo en ambientes con poca luz* y alta humedad del suelo. Su peso es el más bajo* y su crecimiento es muy lento, incluso negativo en los primeros meses. Tienen menor cantidad de hojas*, más amplias* y de menor área foliar específica*.
2. Las del borde son más altas* que las del sol, más pesadas que las del bosque*, relación raíz/vástago equivalentes, creciendo en un ambiente más iluminado y de suelo menos húmedo que el del bosque. Son las plantas más hidratadas* con los más altos valores de crecimiento relativo. Sus hojas presentan condiciones intermedias* de tamaño de lámina entre bosque y sol. Son las más atacadas por agentes de deterioro*.
3. Las plántulas de sol, finalmente, son tan pesadas como las del borde y más que las del bosque*, son las más bajas* y su raíz es de mayor peso* que la de los otros ambientes, más húmedos. Son individuos ligeramente deshidratados*, y de lento crecimiento. Las hojas son más abundantes*, pequeñas* y coriáceas*. Son las menos afectadas por los agentes de daño*.

Sobrevivencia

Se consideraron dos formas de sobrevivencia: 1. La que abarca únicamente el estado de plántula, hasta la cosecha y 2. La que reconoce desde la siembra de la semilla hasta la cosecha de la plántula, a los seis meses, que denominé sobrevivencia global. En ninguna de las dos evaluaciones de la sobrevivencia se encontraron diferencias significativas entre los ambientes. Tampoco hubo diferencias cuando se consideraron las distintas edades de las plántulas en los ambientes.

La sobrevivencia de diferentes especies de encino en condiciones similares a las de este estudio en el período de los doce primeros meses se muestran en el Cuadro 9. La mortalidad inicial en todas las especies es menos acentuada que en *Q. acutifolia*, la cual es mayor en el borde. Lo anterior contrasta con las observaciones de Bonfil (1995), quien sugiere que es el borde el ambiente más propicio para la sobrevivencia de las especies estudiadas por ella.

En los estudios citados la sobrevivencia disminuye en forma más o menos regular hasta un año, y más tiempo, como lo registra Loftis (1992). Lo anterior sugiere que las curvas de sobrevivencia se asemejan, en términos generales, a las de tipo II, en que el riesgo de morir es aproximadamente similar a lo largo de todo el lapso de vida de la especie. El caso de la sobrevivencia de *Q. acutifolia*, en los primeros meses se detalla en las Figuras 16 y 17. Se observa que hay una mortalidad mayor en los dos primeros meses que en todo el resto del período analizado. Aparentemente, una vez que la plántula se ha establecido, aún cuando esté muy afectada por el deterioro que inducen varios agentes (siguiente apartado) no está tan propensa a morir. Es así que la curva de sobrevivencia a la que se ajusta sería a la tipo III, correspondiente a una mortalidad catastrófica a una edad muy temprana. Sin embargo esta mortalidad no se mantiene, sino que se atenúa, pareciéndose en edades mayores más bien a la de tipo II. Es común que las especies no muestren un ajuste tan fino a las curvas, sino que incluyan mezclas de varias (Begon *et al.*, 1990). Para contar con una comprensión cabal de la sobrevivencia sería necesario hacer observaciones por más tiempo. Es así posible que el lapso estudiado sea insuficiente para documentar esta conclusión.

Dado el objetivo del estudio, centrado en el análisis de las etapas tempranas del establecimiento, los datos resultan valiosos pues ilustran las presiones a que se encuentran sujetos los individuos en esta fase. Además, se hace patente que, por lo menos hasta los seis meses, etapa que es crucial en el establecimiento, las plántulas pueden crecer y sobrevivir indistintamente en los tres ambientes de fragmentación. Este echa por tierra la Hipótesis 5 en la que se esperaba una mayor sobrevivencia en el borde dada la disponibilidad de recursos relativamente mayor.

A esta conclusión llegaron también Quintana & González (1990) en su estudio sobre la sobrevivencia de *Quercus crispipilis* en cinco comunidades sucesionales templadas de Chiapas; encontraron que esta especie codominante de encino es capaz de sobrevivir en los cinco ambientes estudiados: pastizal, matorral, bosque incipiente, bosque medianamente maduro y bosque maduro, hasta 42 meses que duró el estudio. La etapa de sobrevivencia de plántulas (de dos a doce meses de edad) fue menor en los sitios arbolados, a causa del apiñamiento, mientras que en la etapa de juvenil (de 30 a 42 meses) el ambiente en que menos sobrevivieron los individuos fue en el pastizal, por la presión del ganado (ramoneo y pisoteo).¹ La influencia de los depredadores está bastante bien

Cuadro 9. Porcentaje de sobrevivencia de varias especies de encino registrado en condiciones similares al del presente estudio. En los casos en que se cuenta con la información completa se reporta la sobrevivencia a los seis y doce meses.

| ESPECIE | TIPO DE VEGETACIÓN Sitio | BOSQUE | | ORILLA | | SOL | | AUTOR |
|----------------------|-----------------------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|-------------------|
| | | seis meses | doce meses | seis meses | doce meses | seis meses | doce meses | |
| <i>Q. germana</i> | BMM Tamps. | 100 | 98 | | | | | Sosa & Puig, 1987 |
| <i>Q. sartorii</i> | BMM Tamps. | 80 | 67 | | | | | Sosa & Puig, 1987 |
| <i>Q. rubra</i> | BMM E.U. | 87 | 58 | | | | | Loftis, 1992 |
| <i>Q. laurina</i> | BE* D.F. | 79 | 17 | 90 | 75 | 70 | 42 | Bonfil, 1995 |
| <i>Q. rugosa</i> | BE D.F. | 84 | 34 | 98 | 77 | 78 | 49 | Bonfil, 1995 |
| <i>Q. acutifolia</i> | BMM Ver. | 71 | | 55 | | 67 | | Este estudio |

*BE: Bosque de Encino

documentada y ha sido señalada como uno de los factores que mas entorpecen la permanencia de las especies de encino aunque rara vez es capaz de eliminar la regeneración de los mismos (Quintana & González, 1990; Loftis & McGee, 1992; Oak, 1992; Müller-Usling, 1994; Bonfil, 1995; Fischer & López Aguillón, 1995; Humphrey & Swaine, 1997b).

En el análisis de la sobrevivencia global, tratando de integrar el porcentaje de germinación y de sobrevivencia juntos, no se encontró evidencia de diferencias atribuible a los ambientes. Sin embargo, el borde presenta valores tres veces mayores que los del sol y del doble de los del bosque, lo que sugeriría que este ambiente globalmente presenta mejores oportunidades en el establecimiento temprano de la especie.

Daño

Se reconoció la cantidad de plántulas deterioradas y se distinguió entre los diferentes agentes de daño. Únicamente se encontraron evidencias de efecto de los ambientes en la cantidad de plántulas sin daño (mayor en sol) y en la cantidad de plántulas atacadas por insectos (menor en bosque). En el ataque de ardillas, infestación por hongos y marchitez, los ambientes no se distinguieron uno del

otro. Los resultados de los análisis evaluados en conjunto sugieren que el ambiente más afectado por agentes de deterioro es el borde, ya que es el que presenta mayor daño por insectos y el que tiene menor cantidad de plántulas sanas (Cuadro 7).

Ardillas ubicuas

La cantidad de individuos afectados por ardillas (37 de 92) fue de más del doble que el número atacado por otras especies y en cantidad de daño sólo fue similar a la cantidad de marchitas. No hubo diferencias entre ambientes. Lo anterior revela que las ardillas no confinan su actividad depredadora al interior del bosque, o a la orilla, sino que logran aventurarse fuera del mismo, para encontrar su alimento. Cabe señalar que el tipo de daño observado pudiera haber sido causado por otro roedor, sin embargo, en el transcurso del estudio sólo se observaron ardillas (*Sciurus aureogaster*), aunque fueron apreciaciones cualitativas. Esta observación es consistente con los registros de fauna mastozoológica en fragmentos de la selva lacandona en Chiapas, sometidos al sistema de roza-tumba-quema, en que se registró en todos los ambientes resultantes una composición faunística similar (Medellín & Equihua, 1998). En cualquier caso, la presión de roedores es igualmente importante fuera que dentro del bosque, y este apartado merece más atención en estudios posteriores. Los resultados muestran discrepancias con otros autores que han señalado a los sitios abiertos como menos propensos a los ataques de roedores que el interior del bosque (Pope, 1992).

El daño por ardillas se extiende casi a la mitad de los individuos en cualquiera de los ambientes. El efecto que éstas ejercen puede ser importante en el crecimiento pues prefieren los cotiledones, que constituyen los almacenes de energía del individuo que se está estableciendo. Las ardillas mordisquean o retiran los cotiledones de la plántula, la cual puede permanecer viva, pero creciendo a una tasa mucho más lenta (Bonfil (1995), en experimentación con *Quercus rugosa* y *Q. laurina* del centro del país). Aún cuando no se detectaron diferencias entre ambientes respecto al daño, el impacto potencial de la pérdida de los cotiledones en el crecimiento pudo ser más importante en el bosque. En este ambiente se registró una pérdida de biomasa, lo cual se explica considerando la escasez de radiación y el daño de las ardillas.

Se ha señalado que la depredación de hojas de encino es de una magnitud considerable en los ambientes sombreados, ya sea por el efecto de venados o de guajolotes silvestres (en el caso de especies en Nuevo León y California) (Müller-Usling, 1994). En la localidad de estudio estos dos

herbívoros no existen y tampoco hay ganado; sin embargo, algunas observaciones cualitativas muestran que las ardillas ejercen un daño mecánico en las ramas cortas terminales de los encinos, quebrándolas, ya que con frecuencia pueden encontrarse en el piso ramas quebradas por ardillas.

Insectos en el borde

En otros estudios se ha detectado que en el borde hay una mayor incidencia de herbívoros y, consecutivamente, de depredadores (Andrén & Angelstam, 1988), lo cual sí pudo ser apoyado por evidencia significativa en este estudio (Cuadro 7). Se observó que los insectos folívoros afectan principalmente a las plántulas reduciendo su área foliar. Esta situación de alta herbivoría por insectos se dio en forma similar significativa en la orilla y en el sol, donde también se registró la mayor producción de biomasa, dando por resultado plantas más vigorosas que en el bosque. Lo que sugiere este hecho es que en el borde hay mayor disponibilidad relativa de recursos, como radiación y humedad, para el crecimiento la que es convertida en tejido vegetal, que luego es aprovechada por herbívoros.

Plántulas sin daño en el ambiente soleado

En el ambiente soleado se detectó daño por uno u otro agente, mas la cantidad de plántulas afectadas fue significativamente menor que en el borde y en el bosque. Lo anterior implica que la mayoría de las veces un sólo individuo presenta varios tipos de daño. Una vez deteriorada la plántula por algún agente otro puede atacar. Sin embargo, la probabilidad de permanecer libre de daño es la más alta en este ambiente. Esto es consistente con las observaciones de Humphrey & Swayne (1997b), quienes encontraron mayor defoliación por lepidópteros dentro del bosque que fuera de él.

C) Encinos, Fragmentación y Capacidad Regenerativa del BMM en Veracruz

En este apartado se discute la situación de los fragmentos del BMM del centro de Veracruz y el papel que los encinos pueden jugar en la preservación de la comunidad. La información con que se cuenta ha sido reseñada en los diferentes apartados de esta tesis y puede agruparse en dos rubros: las experiencias emanadas de este estudio respecto a los rasgos de establecimiento de tres especies dominantes y las investigaciones ecológicas realizadas en encinos en otros sitios, enfatizando los realizados en el BMM. Finalmente, la exploración se centrará en la discusión de la capacidad regenerativa del BMM desde la perspectiva del establecimiento de los encinos.

Encinos

Las tres especies de encinos estudiadas presentaron rasgos distintivos en su germinación lo que sugiere una diferenciación en sus nichos de regeneración. Esta similitud es patente cuando se comparan con los muy distintos rasgos de establecimiento de otras especies del BMM, como *Hoffmania strigillosa* (herbácea del bosque maduro), *Magnolia dealbata* (arbórea) o *Alsophila firma* y *Lophosoria quadripinnata* (helechos arborescentes).

Las especies de encino que coexisten en una misma localidad suelen ser bastante parecidas ecológicamente y, por lo menos algunas de las de México, parecen no estar muy bien definidas taxonómicamente como resultado de los entrecruzamientos. Esto puede deberse, en parte, a la sobreposición de sus áreas de distribución y a su compatibilidad genética (Zavala & García, 1996).

En términos generales, los encinos presentan cierta plasticidad fenotípica que permite que la misma especie se establezca en varios microambientes lumínicos y de humedad en la misma localidad (este estudio, Whitney & Runkle, 1981; Ramírez & González, 1992; Gratani, 1996; Kapelle & Leal, 1996; Humphrey & Swaine, 1997., entre otros). Además, presentan respuestas fotosintéticas bastante parecidas entre las varias especies que coexisten en un sitio y tienen más similitudes entre sí que con otras especies del bosque caducifolio de E.U., como *Acer rubrum* (Barton & Gleeson, 1995).

Las especies de encinos que coexisten juntas suelen presentar variaciones sutiles en algunos de los rasgos de su biología reproductiva. Respecto a la producción de semillas, algunas presentan años semilleros alternados con años de poca o nula producción y otros presentan una producción regular (Sork, 1992; Zavala & García, 1996). Suele haber también amplia variación en cuanto al

tamaño de las semillas y las particularidades de su germinación (porcentaje, tiempo, duración, época, (Müller Usling, 1994)), aún cuando los aspectos de su polinización, dispersión y ruptura de la latencia ocurren en forma semejante. Por lo anterior, puede considerarse que, aún tomando en cuenta sus similitudes ecológicas, presentan nichos de regeneración diferentes (Grubb, 1986). En este estudio se ha presentado evidencia en este sentido que permite segregar a *Quercus germana* de *Q. acutifolia* y *Q. xalapensis*, al menos en algunos de los rasgos de su germinación.

Las semillas de los tres encinos, en general, son de tamaño intermedio a grande, como ocurre comúnmente a las especies típicas del interior del bosque (Harper *et al.*, 1970), presentan una germinación expedita. Cuando no germinan rápidamente pierden su viabilidad y son presa fácil de hongos, insectos y vertebrados, en virtud de lo concentrado de los nutrimentos que contienen. A la luz de los estudios revisados, la depredación ciertamente ocurre en un nivel muy alto, hasta del 100% en años no semilleros (Crawley, 1992), no obstante, pueden apreciarse en el BMM plántulas de diferentes edades, presuntamente ‘escapadas’ de la depredación, constituyendo un potencial importante de regeneración del bosque en la forma de un banco de plántulas, más que de semillas (Sosa & Puig, 1987).

Fragmentación del Bosque Mesófilo

Los parches remanentes de BMM que se encuentran en los alrededores de Xalapa varían en tamaño, existiendo los que sólo consisten de uno o pocos individuos arbóreos (*sensu* Williams *et al.*, 1995), hasta los que abarcan varias hectáreas de extensión. Croda (1992) trabajó en fragmentos de dos, cuatro, una y media, siete, cinco y seis hectáreas, mientras que Williams *et al.* (1995), midió algunos entre las cinco y las quince ha. Esto muestra que el patrón de fragmentación que se presenta en el BMM de la región no puede clasificarse tajantemente como de grano fino, ni como de grano grueso (Lord & Norton, 1990), ya que presenta porciones de diferentes dimensiones, lo que tendrá repercusiones distintas en el tipo de especies que puedan dispersarse y sobrevivir. Es de esperar que tanto las especies especialistas (favorecidas por la fragmentación gruesa) que prevalecen en porciones características del interior del bosque, como las generalistas (a las que el tamaño del área no las afecta tanto) puedan sobrevivir en la matriz de fragmentos de diferentes tamaños.

Las tres especies pueden considerarse como generalistas en virtud de que pueden germinar en cualquiera de las tres ambientes estudiados, lo que implica tolerancia a las diferencias significativas

en iluminación, temperatura y humedad. Más aún, se demostró una tolerancia a las mismas tres condiciones en el crecimiento de *Quercus acutifolia* sin que hubiera evidencia de diferencias en supervivencia atribuibles a cada ambiente. Dado lo anterior pueden clasificarse como especies relativamente sin respuesta al borde (*sensu* Sisk & Margules, 1993).

Pese a las tolerancias mostradas a los ambientes por las especies se encontraron diferencias significativas en su desempeño. La evidencia reunida sugiere que los mejores ambientes para germinación en las tres especies fueron el bosque y el borde. Mientras que las plantas más vigorosas, respecto a acumulación de biomasa individual, se desarrollaron en el borde y en el sol. La mayor acumulación de biomasa en el borde se dio aun descontando las pérdidas por herbivoría de insectos, que fueron más cuantiosas en ese ambiente. El ambiente soleado es el mejor respecto a la cantidad de plántulas libres de deterioro. Por tanto, ninguno de los ambientes representa un obstáculo, sino más bien constituyen ambientes adecuados para el desarrollo de la especie. Los datos sugieren que el borde es el ambiente que mejores oportunidades presenta para la germinación de las especies estudiadas y el crecimiento de *Quercus acutifolia*.

Capacidad Regenerativa del BMM

Potencialidades de los encinos dentro, en el borde y afuera del bosque

El conocer los rasgos de establecimiento de las especies dominantes que, en conjunto, constituyen la mitad de la biomasa de la comunidad permite hacer suposiciones sobre la capacidad regenerativa de la misma. En este contexto, la capacidad de regeneración de la comunidad se referirá a la capacidad de las principales especies del bosque de reinvidir áreas que antes tuvieron cobertura forestal.

La evidencia disponible indica que la capacidad regenerativa de la comunidad, respecto a los rasgos de germinación de las tres especies de encino dominantes y de crecimiento de una de ellas, no se limita a ninguno de los ambientes en particular, aunque es mejor en el borde, cuando se analizan en conjunto las variables de germinación, crecimiento, supervivencia y deterioro.

El borde representa la oportunidad, mediante la oferta de condiciones favorables, de que las tres especies germinen allí y posiblemente sigan su crecimiento (como lo hace *Quercus acutifolia*). Lo anterior puede constituir puntos de 'expansión' gradual hacia afuera de los fragmentos, al ir modificando las condiciones y convirtiéndolas en interior del bosque, lo que apoya la Hipótesis 6.

El hecho de que los encinos presenten estas características de establecimiento puede constituir una oportunidad para la preservación del BMM. Lo anterior podría esperarse dadas las numerosísimas relaciones que los encinos entablan con otras especies y los 'servicios' que prestan a nivel de ecosistema. La abundancia de interacciones micotróficas puede repercutir sobre el establecimiento y desarrollo de otras especies de plantas ya que, mediante este mutualismo, la calidad nutricional del suelo se mejora. Por otro lado, la cuantiosa producción y caída de hojas del BMM, a la que los encinos contribuyen con cerca del 50% (Tolome, 1993), mantiene el suelo cubierto de materia orgánica, favoreciendo la estructuración del mismo, protegiéndolo de la erosión e impidiendo su mineralización. Finalmente, la facilidad de germinación en cualquiera de los ambientes posibilitaría el avance del bosque.

Sin embargo, el hecho de que los encinos tengan tantas relaciones no es la única razón por la que puedan contribuir a la conservación del bosque, ya que revisando la información reportada para la propagación de otras especies del bosque mesófilo, no es común que presenten un tipo de germinación tan expedita. En general, la información sobre los requerimientos ecológicos de la propagación de especies arbóreas nativas de etapas avanzadas de la sucesión sugiere que la mayoría de ellas suele presentar problemas. Tal es el caso de *Talauma mexicana* (Brito, com. pers.), o de *Tillia mexicana* (Vergara, com. pers.) que producen muy pocas semillas fértiles cada año; o el de *Magnolia dealbata* (Iglesias & Vovides, 1995) cuyos requerimientos de germinación son muy difíciles de manipular a gran escala. Además de los casos mencionados antes, también se ha reportado la dificultad de propagar especies de otras formas de crecimiento como *Hoffmania strigilosa* (Ponce de León, 1987), *Lophosoria quadripinnata*, *Alsophila firma* o *Sphaeropteris horrida* (Bernabé, 1993).

Es así que, estando los encinos tanto en el interior, como en el borde y fuera del bosque, la comunidad cuenta con una capacidad de mantenimiento de sí misma en los sitios en que permanece el bosque. Por otro lado, al tener el potencial de establecimiento en el borde y sol, puede funcionar como 'avanzada' en la regeneración del mismo en las áreas en que ha sido desplazado.

Papel de los encinos en la reducción del aislamiento de los fragmentos

Un punto más que merece mención en torno a la potencialidad de los encinos como promotores de la expansión de la comunidad es el de su posible papel en la reducción paulatina de

la distancia entre los fragmentos, aumentando la conectividad entre los mismos y favoreciendo la preservación de las especies del BMM.

El papel que podrían jugar las lenguetas o pequeñas islas de BMM, constituidas principalmente por encinos contribuiría, dada su importancia alimenticia, a favorecer la movilidad de la fauna entre los remanentes. Esto es de enorme importancia pues se ha observado (Grasshoff-Bokdam, 1997) que la dispersión, tanto zoócora como anemócora, mejora significativamente cuando los remanentes están más 'conectados'. Matlack (1994) en E.U., ha corroborado lo anterior al encontrar que las plantas que prevalecen en remanentes muy apartados y antiguos presentan diferentes mecanismos de dispersión, preferentemente en este orden: endozoocoria > ectozoocoria > anemocoria > mirmecocoria > ningún mecanismo dispersor, señalando la relevancia de los animales en el acarreo de semillas a sitios muy alejados. Grasshoff - Bokdam (1997) incluso, ha constatado que algunas especies de plantas sólo crecen en el interior del bosque en virtud de su incapacidad de dispersarse fuera de él, no tanto por que la calidad del habitat circundante lo impida.

Realidades: competencia, depredación y lento crecimiento

A pesar de que se cuenta con información valiosa sobre algunos rasgos del establecimiento de especies del BMM se desconocen otros que pueden ser importantes en la regeneración de la comunidad. Tanto Quintana & González (1990), Humphrey & Swaine (1997a), como varios autores de la compilación de Loftis & McGee (1992) han señalado la importancia de algunos factores que pueden limitar la supervivencia de las plántulas de encino. En primer lugar se refieren a la interferencia que, en estados tempranos, parecen ejercer otras especies de más rápido crecimiento que compiten con las plántulas de encino, suprimiéndolas en muchos de los casos (éstas pueden ser, entre otras varias, el *Liriodendron tulipifera* y *Acer saccharum* en el bosque decídúo de E.U. o *Pteridium aquilinum* en Escocia). Otras de las presiones que están bien documentadas como amenazantes para la supervivencia de semillas y plántulas de encino son la depredación y el ramoneo de las hojas, ejercida por ardillas y otros roedores, en el primer caso, y por ganado, guajolotes silvestres y venado, en el segundo (Müller Usling, 1994; Zavala, 1996; Quintana & González, 1990). Por tanto, a pesar de lo favorable que se ha mostrado el desarrollo de encinos para el reestablecimiento de la comunidad, estos elementos pueden comprometer seriamente el papel que pudieran jugar.

Una desventaja adicional del lento crecimiento de los encinos, en comparación con el de otras especies es el que los dueños de los predios no suelen interesarse en favorecerlos por lo remoto que consideran su aprovechamiento como leña, carbón o madera (Dorantes, com. pers.; Rzedowski, 1978).

Direcciones Futuras en la Investigación

Se ha discutido ampliamente si los fragmentos son más o menos diversos o hasta qué grado mantienen la misma composición de especies respecto a áreas no fragmentadas. Se ha señalado que existen propiedades modificadoras de los mismos remanentes que favorecen o entorpecen la conservación de las especies. Sin embargo, la mayoría de los estudios que buscan validar las aseveraciones son de carácter descriptivo. Pocas veces se realizan experimentos que permitan probar hipótesis de cómo cierto tipo de fragmentos afectan la preservación de determinada especie, o qué medidas fueron tomadas en casos específicos para paliar los efectos de la fragmentación.

En este sentido sería importante explorar si la creación de islas o corredores de BMM, en que figuren encinos y otras especies, resulta favorable para la preservación de otras especies nativas, notablemente epífitas, por ejemplo, u hongos, vía la dispersión por viento o por aves.

Otro aspecto a explorar es el de experimentar qué combinaciones de especies propagadas pueden ser las más exitosas para favorecer la colonización y preservación de especies y servicios propios del BMM. En este sentido existen ya algunos esfuerzos, como el reportado por Murcia (1996), en Colombia, donde se ha utilizado extensivamente la especie arbórea nativa de rápido crecimiento *Alnus acuminata*, y existen rodales puros de hasta 30 años. Ella encontró menor diversidad de especies y una estructura espacial de la comunidad más homogénea en una plantación no manejada que en un bosque sucesional aledaño de la misma edad. Aún cuando *Alnus* presenta un crecimiento muy rápido y una capacidad sobresaliente para desarrollarse en sitios erosionados, parece 'detener' el proceso sucesional en una etapa temprana por un largo período (Cavelier, 1993; Murcia, 1996).

Es de importancia que en los estudios que se realicen en lo sucesivo en torno a la fragmentación no se pierdan de vista los procesos ecosistemológicos que, como lo han detallado Saunders *et al.* (1991), podrían dar pautas importantes sobre las amenazas que se ciernen sobre la integridad de la comunidades bióticas. Ellos mismos (Saunders *et al.*, 1991) y otros (Haila *et al.*,

1993) señalan que la reducción de la influencia del exterior debe darse contextualizando los fragmentos en el paisaje regional. Esto es, si se trata de una ladera muy empinada, donde la amenaza de caída de árboles por efecto de los vientos sea mayor que en un área plana, o si el fragmento es muy accesible a los saqueadores de orquídeas, etc. Deben reconocerse para cada fragmento cuáles son los factores externos particulares que más amenazan a la diversidad y a la integridad de los ecosistemas y detener su acción. En algunos casos el mayor escollo será la presión del ganado, en otros la erosión del suelo o la tala clandestina, u otro. Este enfoque permitirá establecer prioridades de estudio, conservación y restauración de esta tan diversa y dispersa comunidad.

CONCLUSIONES

Las tres especies estudiadas presentaron una germinación significativamente mayor dentro del bosque y en el borde, que en el sol. *Quercus acutifolia* sobrevivió en los tres ambientes en la misma proporción acumulando mayor biomasa en el borde y en el sol. Por tanto, la orilla no parece representar un obstáculo, sino más bien constituir un ambiente adecuado para la germinación de las especies estudiadas.

En las tres especies de encino la germinación se dispara tan solo manteniendo húmeda la semilla en cualquiera de los tres ambientes. Las especies estudiadas que coexisten en el mismo sitio y aparentemente ocupan nichos similares cuando adultas, sin embargo, se diferencian en el porcentaje y otros atributos de la germinación analizados. Estos fueron los tiempos de latencia, promedio de germinación, duración del período germinativo, el coeficiente de uniformidad y otros, lo que se sugiere que pueden presentar nichos de regeneración distintos. *Q. germana*, de semilla más grande, se segrega de las otras dos especies respecto a todos los tiempos de germinación, siendo más expedita y uniforme su respuesta.

La permanencia viable en el banco del suelo de las semillas estudiadas aparentemente es muy corta a juzgar por la rápida pérdida de capacidad germinativa y descomposición registradas. Lo anterior sugiere que una respuesta adaptativa se da en la forma de una germinación rápida, especialmente en *Q. germana*.

La mayor acumulación de biomasa de *Q. acutifolia* se presentó en el borde y fuera del bosque, donde hay mayor disponibilidad de recursos para el crecimiento. En el borde se esperaba una acumulación significativa y mayor que en los otros sitios, la cual no se dio probablemente como resultado de la alta presión de herbívoros, que afectó a casi el total de los individuos (aunque no difirió significativamente entre ambientes).

Se determinó que las plántulas de *Q. acutifolia* pueden sobrevivir indistintamente en los tres ambientes de fragmentación, hasta los seis meses de edad, etapa crucial en el establecimiento de las mismas. El efecto de cada ambiente se manifestó en el crecimiento de las plántulas en algunos rasgos fenológicos significativamente diferentes (en peso seco, asignación de biomasa, altura y área foliar específica). El análisis de las causas de estas diferencias sugiere presiones selectivas locales en cada ambiente. En el bosque los individuos sobreviven a la fuerte presión que implica la insuficiente

radiación, en el borde la principal fuerza selectiva podría ser la depredación por insectos y ardillas, y en el ambiente soleado la deshidratación.

La presión de roedores resultó igualmente importante fuera, dentro del bosque y en el borde, sin embargo, se considera que a este apartado debe dedicarse mayor atención en futuras investigaciones, mediante experimentación y el aumento del tamaño de muestra.

La capacidad regenerativa de la comunidad, respecto a los rasgos de germinación de las tres especies de encino dominantes y el establecimiento de *Quercus acutifolia*, no se limita ni al interior del bosque, ni al borde ya que pueden establecerse aún fuera del bosque, si cuentan con suministro de agua.

LITERATURA CITADA

- Alejandre, J. 1989. Algunos aspectos de la demografía de *Ceratozamia mexicana* Brongn. (Zamiaceae) en un bosque mesófilo de montaña. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología - Xalapa. Universidad Veracruzana. México. 160 pp.
- Alfaro, O. & S. Romero. 1993. Estudio sobre la germinación de *Q. crassifolia* H.B. & *Q. rugosa* Née (Fagaceae). Resúmenes XII Congreso Mexicano de Botánica. Sociedad Botánica de México. Yucatán. P. 30.
- Alvarez, C. 1997. Estudio poblacional de *Fagus mexicana* Martínez en Acatlán, Veracruz. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz. 81 pp.
- Andrén, H. & P. Angelstam. 1988. Elevated predation rates as an edge effect in habitat islands: experimental evidence. *Ecology* 69(2): 544-547.
- Barton, A. & S. K. Gleeson. 1996. Ecosphysiology of seedlings of oaks and red maple across a topographic gradient in eastern Kentucky. *Forest Science* 42(3): 335-342.
- Begon, M., J.L. Harper & C.R. Townsend. 1990. *Ecology*. 2nd. ed. Blackwell Scientific Publication. USA. 943 pp.
- Bernabé, N. 1994. Germinación de esporas y establecimiento de esporofitos de helechos arborescentes (*Alsophila firma*, *Lophosoria quadripinnata* y *Sphaeropteris horrida*) en un bosque mesófilo de montaña del centro de Veracruz. Tesis de Lic. Escuela de Biología. Universidad Autónoma de Puebla. 49 pp.
- Bernabé, N., G. Williams & M. Palacios. 1993. Germinación de esporas y establecimiento de esporofitos de helechos arborescentes en un bosque mesófilo de montaña. Resúmenes XII Congreso Mexicano de Botánica. Sociedad Botánica de México. Yucatán. P. 40.
- Bierregaard, R.O. & Lovejoy, T.E. 1989. Effects of forest fragmentation on Amazonian understory bird communities. *Acta Amazónica* 19:215-241.
- Bond, W.J. 1994. Keystone species. In: Biodiversity and ecosystem function. E.D. Schulze & Mooney, H.A. (Eds.). Springer-Verlag, Germany. P. 237-253.
- Bonfil, C. & J. Soberón. 1990. Regeneración de un bosque de encinos en la Reserva Ecológica del Ajusco D. F. Resúmenes XI Congreso Mexicano de Botánica. Sociedad Botánica de México. P. 227.
- Bonfil, C. 1995a. Establecimiento, sobrevivencia y crecimiento de plántulas de dos especies de encino en el Ajusco, D.F. En: Memorias III Seminario nacional sobre utilización de encinos. J.S. Marroquín (Ed.) Universidad Autónoma de Nuevo León. México. Pp. 350-365. (Reporte científico número especial 15).
- Bonfil, C. 1995b. Tamaño de semilla y desempeño de plántulas de dos especies de encinos: el papel de las reservas cotiledonarias y la herbivoría. Resúmenes XIII Congreso Mexicano de Botánica. Sociedad Botánica de México. Morelos. P. 156.
- Bonfil, C. 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 85(1): 79-87.
- Bowersox, T. 1992. Artificial regeneration of oaks in the uplands. In: Oak regeneration: serious problems, practical recommendations. D.L. Loftis & McGee, Ch. (Eds.) United States Department of Agriculture. Tennessee. P. 250 - 263.
- Bracho, R. & H. Puig. 1987. Producción de hojarasca y fenología de ocho especies importantes del estrato arbóreo. En: El bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas. H. Puig & Bracho, R. (Eds.). Instituto de Ecología, A.C. México. Pp. 81-106.

Cabrera, L., P. Mendoza, V. Peña, C. Bonfil & J. Soberón. 1993. Evaluación de la sobrevivencia de una plantación de encinos en la Reserva Ecológica del Ajusco Medio, D.F. Resúmenes XII Congreso Mexicano de Botánica. Sociedad Botánica de México. México. P. 47.

Castillo-Campos, G. 1991. Vegetación y flora del Municipio de Xalapa, Veracruz. Instituto de Ecología, A.C. México. 148 pp.

Cavelier, J. 1993. Reforestation with the native tree *Alnus acuminata*: effects on phytodiversity and species richness in an upper montane rain forest area of Colombia. In: Tropical montane cloud forests. L. Hamilton, Juvik, J.O. & Scatena, F. (Eds.) United States Department of Agriculture Forest Service. USA. Pp. 78 - 85.

Chacón, S., G. Guzmán, L. Montoya & V. Bandala. 1995. Guía ilustrada de los hongos del Jardín Botánico Francisco Javier Clavijero de Xalapa, Veracruz y áreas circunvecinas. Instituto de Ecología, A.C. México. 142 pp.

Cox, C.B. & P.D. Moore. 1993. Biogeography. Blackwell Scientific Publication. 5th. ed. Great Britain. 326 pp.

Crawley, M.J. 1992. Seed predators and plant population dynamics. In: The ecology of regeneration in plant communities. M. Fenner (Ed.). CAB International. UK. Pp. 1-26.

Crawley, M.J. 1993. GLIM for ecologists. Blackwell Scientific Publication. Cambridge. 379 pp.

Crawley, M.J. & C.R. Long. 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. Journal of Ecology. 83: 683-696.

Croda, G. 1992. Efecto de borde sobre las densidades absoluta y relativa (categorías diamétricas y alturas) y el área basal de árboles en fragmentos de bosque mesófilo de Coacoatzintla, Ver. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología - Xalapa. Universidad Veracruzana. México.

Delgado, J.L., R. Ortega, J. Cadena & J.G. García. 1989. Guía del Jardín Botánico Francisco Xavier Clavijero. INIREB. Xalapa. 3 pp.

Delgado, M.C., S. Valencia, A. García & M.C. Pérez. 1995. Perfiles cromatográficos de flavonoides, terpenos y aceites esenciales de dos especies del género *Quercus* (Fagaceae). Resúmenes XIII. Congreso Mexicano de Botánica. Sociedad Botánica de México. México. P. 114.

Ellis, R.H., T.D. Hong & E.H. Roberts. 1985. Handbook of seed technology for genebanks. Vol. II. International board for plant genetic resources. Italy. 667 pp. (Handbooks for genebanks). No. 3.

Estrada, A., Coates-Estrada, R., Meritt, D., Montiel, S. & Curiel, D. 1993. Patterns of frugivore species richness and abundance in forest islands and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, México. Vegetatio 107/108, 245-257.

Fenner, M. 1992. The ecology of regeneration in plant communities. CAB International. UK. 373 pp.

Fetcher, N., S.F. Oberbauer, G. Rojas & B.R. Strain. 1987. Efectos del régimen de luz sobre la fotosíntesis y el crecimiento en plántulas de árboles de un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. Revista de Biología Tropical 35 (Supl. 1): 97-110.

Finch-Savage, W.E., P.S. Blake & H.A. Clay. 1996. Dessication stress in recalcitrant *Quercus robur* L. Seeds results in lipid peroxidation and increased synthesis of jasmonates and abscisic acid. Journal of Experimental Botany 47 (298): 661-667

Fischer, M. & R. López. 1995. Observaciones sobre la regeneración de dos especies de encinos en Santa Rosa, Iturbide, N.L. En: Memorias III Seminario nacional sobre utilización de encinos. J.S. Marroquín (Ed.) Universidad Autónoma de Nuevo León. México. Pp. 234 - 237. (Reporte científico número especial 15).

Flores, O. & P. Gerez. 1988. Conservación en México. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos & International Conservancy. México. 302 pp.

- Flores, A. 1995. Biología reproductiva de *Ryncholaelia glauca* (Lindl.) Schltr. (Orchidaceae: Laeliinae) en un encinar del centro de Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología - Xalapa. Universidad Veracruzana. México. 50 pp.
- Foster, S.A. & Ch. Janson. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66(3): 773-780.
- Gómez, M. & D. Ayerde. 1995. Estudio fenológico de los encinos (*Quercus* spp.) del municipio de Chilpancingo, Guerrero. *En: Memorias III Seminario nacional sobre utilización de encinos*. J.S. Marroquín (Ed.) Universidad Autónoma de Nuevo León. México. Pp. 350-365. (Reporte científico número especial 15).
- Gómez-Pompa, A. 1966. Estudios botánicos de la región de Misantla, Veracruz. Ed. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México. 173 pp.
- Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes, S. Del Amo & A. Butanda. 1976. Regeneración de selvas. Compañía Editora Continental S.A. México.
- González, L.M. 1986. Contribución al conocimiento del género *Quercus* (Fagaceae) en el estado de Jalisco. Universidad de Guadalajara. México. 240 pp. (Colección Flora de Jalisco). #1.
- González-Zertuche, L. & A. Orozco-Segovia. 1996. Métodos de análisis de dados en la germinación de semillas, un ejemplo: *Manfreda brachystachya*. *Boletín Sociedad Botánica de México* 58: 15-30.
- Grashof-Bokdam, C. 1997. Forest species in an agricultural landscape in the Netherlands: effects of habitat fragmentation. *Journal of Vegetation Science* 8: 21-28.
- Gratani, L. 1996. Leaf and shoot growth dynamics of *Quercus ilex* L. *Acta Oecologica* 17(1): 17-27.
- Grime, J.p. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Wiley. England.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107-145.
- Grubb, P.J. 1986. Problems posed by sparse and patchily distributed species in species-rich plant communities. *In: Community Ecology*. Ed. J. Diamond & Case, T.J. Harper & Row Pub. USA. 207-226 pp.
- Guevara, M., R. Hernández, M.S. Orozco & E. Angeles. 1995. Estudio de algunos aspectos de la germinación, emergencia y establecimiento de *Quercus crassifolia*. Resúmenes XIII Congreso Mexicano de Botánica. Sociedad Botánica de México. México. P. 154.
- Haila, Y. D.A. Saunders & J. Hobbs. 1993. What do we presently understand about fragmentation? *In: Nature Conservation 3: Reconstruction of fragmented ecosystems*. Ed.: Saunders, D.A., R. Hobbs & P. Ehrlich. Surrey Beatty & Sons. Pp. 45-55.
- Harper, J.L., P.H. Lovell & K.G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology & Systematics* 1: 327-356.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Acad. Press. N.Y. 891 pp.
- Harris, L.D. 1984. The fragmented forest. The University of Chicago Press. USA. 211 pp.
- Hartmann, H.T. & D.E. Kester. 1981. Propagación de plantas. CECSA. México. 814 pp. (Pp. 133-135).
- Hernández, J. & J.A. Montano. 1996. STATISTICA. (Mecanografiado, sin publicar).
- Hietz, P. & U.Hietz-Seifert. 1994. Epífitas de Veracruz. Instituto de Ecología, A.C. 236 pp.
- Hill, C.J. 1995. Linear strips of rain forest vegetation as potential dispersal corridors for rain forest insects. *Conservation Biology* 9(6): 1559-1566.

- Hodges, J.D. & E.S. Gardiner. 1992. Ecology and physiology of oak regeneration. *In: Oak regeneration: serious problems, practical recommendations*. D.L. Loftis & McGee, Ch. (Eds.) United States Department of Agriculture, Tennessee. P. 54 - 65.
- Hoyos, S., P. Ponce & A.I. Suárez. 1992. Composición de especies de plantas e insectos a lo largo de un transecto en bosque secundario y una plantación forestal. *In: M. Swisher & Ponce, P. (Eds.). Agroecología 92-7*. Organización para Estudios Tropicales. Costa Rica. Pp. 241-266.
- Huante, P., E. Rincón & F.S. Chapin III. 1995a. Responses to phosphorus of contrasting successional tree-seedling species from the tropical deciduous forest of México. *Functional Biology* 9: 760-766.
- Huante, P., E. Rincón & I. Acosta. 1995b. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in México. *Functional Ecology* 9: 849-858.
- Hubbell, S.P. & R.B. Foster. 1989. Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities. *In J. Diamond & Case, T.J. (Eds.). Community Ecology*. Harper & Row, Pub. USA. Pp. 314-329.
- Humphrey, J.W. & M.D. Swaine. 1997a. Factors affecting the natural regeneration of *Quercus* in Scottish oakwoods. I. Competition from *Pteridium aquilinum*. *Journal of Applied Ecology* 34: 577-584.
- Humphrey, J.W. & M.D. Swaine. 1997b. Factors affecting the natural regeneration of *Quercus* in Scottish oakwoods. II. Insect defoliation of trees and seedlings. *Journal of Applied Ecology* 34: 585-593.
- Hunt, R. 1978. Plant growth analysis. Edward Arnold Publ. G.B. 67 pp.
- INEGI. 1995. Catálogo de Herbario INEGI. Tomo II. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. México. 238 pp.
- Iglesias, C. & A. Vovides. 1995. Propagación de *Magnolia dealbata* Zucc. una especie en peligro de extinción del bosque mesófilo de montaña en Veracruz. Resúmenes XIII Congreso Mexicano de Botánica. Sociedad Botánica de México. México. P. 33.
- Isidro, M. A. 1984. Fenología reproductiva de *Quercus germana* Schl. & Cham. INIREB. Resúmenes del IX Congreso Mexicano de Botánica. Sociedad Botánica de México. México.
- Jansen, D. 1971. Seed predators by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465 - 492.
- Jiménez, E. 1982. Comparación de la producción de materia orgánica de un bosque caducifolio y el cafetal. en: *Estudios ecológicos en el agroecosistema cafetalero*. Compañía Editora Continental S.A. México. 55-63.
- Jordano, P. 1992. Fruits and frugivory. *In: The ecology of regeneration in plant communities*. M. Fenner (Ed.). CAB International. UK. Pp. 105-156.
- Kappelle, M. & M. Leal. 1996. Changes in leaf morphology and foliar nutrient status along a successional gradient in a Costa Rican upper montane *Quercus* forest. *Biotropica* 28(3): 331-344.
- Kapos, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5: 173-185.
- Kattan, G.H., Alvarez-López, H. & Giraldo, M. 1994. Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. *Conservation Biology* 8:138-146.
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- Kolb, T.E. & K.C. Steiner. 1990. Growth and biomass partitioning response of northern red oak genotypes to shading and grass root competition. *Forest Science* 36: 293-303.
- Krebs, Ch. J. 1994. Ecology. Fourth edition. HarperCollins College Publishers. USA. 801 pp.

- Lawton, J.H. 1987. Are there assembly rules for sucesional communities? *In*: Colonization, succession and stability. A.J. Gray, Crawley, M.J. & Edwards, P.J. (Eds.). Blackwell, Oxford, England. Pp. 225-244.
- Loftis, D.L. & Ch. McGee (Eds.). 1992. Oak regeneration: serious problems, practical recommendations. United States Department of Agriculture. Tennessee. 219 pp.
- Loftis, D. 1992. Regenerating northern red oak on high-quality sites in the southern appalachians. *In*: Oak regeneration: serious problems, practical recommendations. D.L. Loftis & McGee, Ch. (Eds.) United States Department of Agriculture. Tennessee. Pp. 202 - 210.
- Lord, J.M. D.A. Norton. 1990. Scale and spatial concept of fragmentation. *Conservation Biology* 4(2): 197-202.
- Luna, I., L. Almeida L. Villiers & J. Llorente. 1983. Reconocimiento florístico y consideraciones fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de Teocelo, Veracruz. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 48: 35-63.
- Luna, V.E. 1997. Estudio de la vegetación y flora del municipio de Coatepec, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología - Xalapa. Universidad Veracruzana. México. 163 pp.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press.
- Maldonado, G. & B. Silva. 1990. Efecto de la depredación en el crecimiento y establecimiento de *Quercus sartorii*. *In*. Resúmenes X Congreso Mexicano de Botánica. Oaxtepec, Morelos. Sociedad Botánica de México. P. 20.
- Martínez, M. 1987. Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas. Fondo de Cultura Económica. 1247 pp.
- Mata, M.A. 1991. Morfología polínica de 150 especies vegetales del bosque caducifolio en Xalapa, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología - Xalapa. Universidad Veracruzana. México. 83 pp.
- Matlack, G. R. 1994. Plant species migration in a mixed-history forest landscape in eastern north America. *Ecology* 75(5): 1491-1502.
- Medellín, R. & M. Equihua. 1998. Mammal species and habitat use in rainforest and abandoned agricultural fields in Chiapas, Mexico. *Journal of Applied Ecology* 35: 13-23.
- Méndez, I. 1976. Lineamientos generales para la planeación de experimentos. IIMAS. UNAM. México. 23 pp. (Serie azul: monografías). # 15.
- Mitchel, P.L. & F.I. Woodward. 1988. Response of three woodland herbs to reduced photosynthetically active radiation and low red to far red ratio in shade. *Journal of Ecology* 76: 807-825.
- Moreno-Casasola, P. 1996. Vida y obra de granos y semillas. Sria. Educación Pública, Fondo de Cultura Económica, Consejo Nacional Ciencia y Tecnología. México. 205 pp. (La ciencia desde México). N°146.
- Müller-Usling, B. 1994. Contribuciones al conocimiento de los bosques de encino y pino-encino en el noroeste de México. Universidad Autónoma de Nuevo León. N.L. 194 pp. (Reporte Científico). N° especial 14.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *TREE* 10(2): 58-62.
- Murcia, C. 1996. Long term consequences of two different revegetation programs in the Colombian Andes. *Supplement of the Bulletin of the Ecological Society of America* Vol. 77(3): 317.
- Oak, S.W. 1992. Insects and diseases affecting oak regeneration success. *In*: Oak regeneration: serious problems, practical recommendations. D.L. Loftis & McGee, Ch. (Eds.) United States Department of Agriculture. Tennessee. Pp. 105 - 111.
- Ortega, R. 1981. Proyecto Parque Ecológico Francisco Javier Clavijero. Informe Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. 25 pp.

Paillet, F.L. & P.A. Rutter. 1989. Replacement of native oak and hickory tree species by the introduced American Chestnut (*Castanea dentata*) in southwestern Wisconsin. *Canadian Journal of Botany* 67: 3457-3469.

Pérez, M.V. & M. Rodríguez. 1995. Estudio comparativo de la germinación de las semillas de *Quercus acutifolia* y *Q. mexicana*. Resúmenes XIII Congreso Mexicano de Botánica. Sociedad Botánica de México. México. P. 100.

Pérez García, I. 1991. Comparación de la composición florística y de la estructura del estrato arbóreo del bosque mesófilo de montaña a diferentes altitudes en el centro del Estado de Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología - Xalapa. Universidad Veracruzana. México.

Picket, T.A. & McDonnell. 1989. Seed bank dynamics in temperate deciduous forest. In "Ecology of soil seed banks" (M.A. Leck, Parker, T & Simson, R. eds.). Pp. 123-147. Ac. Press. USA.

Ponce de León, L. 1987. Germinación y primeras etapas de crecimiento de una especie del sotobosque: *Hoffmania strigillosa* Hemsl. Rubiaceae. En: El bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas. H.Puig & Bracho, R. (Eds.). Instituto de Ecología, A.C. México. P. 152-173.

Pope, P.E. 1992. A historical perspective of planting and seeding oaks, problems and status. In: Oak regeneration: serious problems, practical recommendations. D.L. Loftis & McGee, Ch. (Eds.) United States Department of Agriculture. Tennessee. P. 224 - 240.

Puig, H. 1993. Árboles y arbustos del bosque mesófilo de montaña en la Reserva El Cielo, Tamaulipas. México. Instituto de Ecología, A.C. México. 84 pp.

Puig, H. 1991. Vegetación de la Huasteca. ORSTOM-Instituto de Ecología, A.C. México. 625 pp.

Quintana, P.F. & M. González. 1990. Remoción de bellotas y sobrevivencia de *Quercus crispipilis* en bosques fragmentados de los Altos de Chiapas, México. Resúmenes XI Congreso Mexicano de Botánica. Sociedad Botánica de México. México. P. 167.

Ramírez, N. & M. González. 1992. Banco y lluvia de semillas en comunidades sucesionales de bosques de pino-encino de los Altos de Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* 20: 59-75.

Ramírez, J. & A. Hernández. 1995. Ensayos de propagación por semillas de *Quercus mexicana* H B en el A.E.F. Piedra Alta de la Sierra de Alvarez (San Luis Potosí). En: Memorias III Seminario nacional sobre utilización de encinos. J.S. Marroquín (Ed.) Universidad Autónoma de Nuevo León. México. Pp. 350-365. (Reporte científico número especial 15).

Robledo, A. 1997. Germinación y crecimiento de plántulas de cuatro especies de encinos del Ajusco, D.F. efecto del tamaño de la semilla. Tesis de Licenciatura. Fac. de Estudios Superiores "Zaragoza". Universidad Nacional Autónoma de México. México. 74 pp.

Romero, S. & F. Camacho. 1993. Germinación de *Quercus crassipes* H.&B. y *Q. candicans* Née (Fagaceae). Resúmenes XI Congreso Mexicano de Botánica. Sociedad Botánica de México. México. P. 167.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. 432 pp.

Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica*. 35: 25-44.

Saunders, D.A., R.J. Hobbs & C.R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5(1): 18-32.

Sierra, C. & R. González. 1993. Efecto de algunos factores abióticos (intensidad luminosa, humedad y hojarasca) que intervienen sobre la germinación y crecimiento de *Quercus rugosa* Née. Resúmenes XI Congreso Mexicano de Botánica. Sociedad Botánica de México. México. P. 246.

- Sisk, T.D. & Margules, C.R. 1993. Habitat edges and restoration: methods for quantifying edge effects and predicting the results of restoration efforts. In *Nature Conservation 3: Reconstruction of fragmented ecosystems*. Ed.: Saunders, D.A., Hobbs, R. & Ehrlich, P. Surrey Beatty & Sons. pp. 45-55.
- Smith, A. 1995. La riqueza y diversidad de la flora arbórea de un bosque mesófilo de montaña del centro de Veracruz, bajo dos condiciones distintas de exposición. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología - Xalapa. Universidad Veracruzana. México.
- Sosa, V.J. & H. Puig. 1987. Regeneración del estrato arbóreo en el bosque mesófilo de montaña. En: *El bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas*. H. Puig & Bracho, R. (Eds.). Instituto de Ecología, A.C. México. P. 107-131.
- Sork, V. L. 1983. Distribution of pignut hickory (*Carya glabra*) along a forest to edge transect, and factors affecting seedling recruitment. *Bulletin of the Torrey Botanic Club* 110 (4): 494-506.
- Sork, V.L. 1993. Evolutionary ecology of mast-seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus* spp.) *Vegetatio* 107/108: 133-147.
- Standley, P.C. 1920-1926. Trees and shrubs of México. Contributions from the US National Herbarium. 23: 1-1721.
- Stiles, E. W. 1992. Animals as seed dispersers. *In: The ecology of regeneration in plant communities*. M. Fenner (Ed.). CAB International. UK. Pp. 87-104.
- Suárez, A.I. y T.F. Carmona. 1998. Manual de prácticas de Ecología General. Universidad Veracruzana. Xalapa. 70 pp. (Textos Universitarios).
- Tejeda, A., F. Acevedo y E. Jaúregui. 1989. Atlas climático del Estado de Veracruz. Universidad Veracruzana. México. (Textos Universitarios). 150 pp.
- Tolome, J. 1993. Caída de hojarasca y comportamiento fenológico de las especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña del parque ecológico "Francisco Javier Clavijero (Xalapa, Ver.)". Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología - Xalapa. Universidad Veracruzana. México. 84 pp.
- Turner, I.M. & R.T. Corlett. 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rainforest. *TREE* (11): 330-33.
- Turner, I.M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology* 33: 200-209.
- Vázquez-García, J.A. 1993. Cloud forest archipelagos: preservation of fragmented montane ecosystems in tropical America. *In: Tropical montane cloud forests*. L. Hamilton, Juvik, J.O. & Scatena, F. (Eds.). United States Department of Agriculture Forest Service. USA. Pp. 203-216.
- Villalón, H. 1995. Germinación de semillas almacenadas de encino (*Quercus polymorpha* Schl. Et Cham.) Bajo diferentes tratamientos. *En: Memorias III Seminario nacional sobre utilización de encinos*. J.S. Marroquín (Ed.) Universidad Autónoma de Nuevo León. México. Pp. 350-365. (Reporte científico número especial 15).
- Whitney, G. G. & J. Runkle. 1981. Edge versus age effects in the development of a beech-maple forest. *Oikos* 37:377-381.
- Wilcox, B.A. & D.D. Murphy. 1985. Conservation strategy: the effects of fragmentation on extinction. *American Naturalist* 125: 879-887.
- Williams-Linera, G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology* 78: 356-373.
- Williams-Linera, G. 1991. Origin and early development in forest edge vegetation in Panamá. *Biotropica* 22(3): 235-241.

Williams-Linera, G. 1992. Distribution of the hemiepiphyte *Oreopanax capitatus* at the edge and interior of a mexican lower montane forest. *Selbyana* 13: 35-38.

Williams-Linera, G. 1993. Vegetación de bordes de un bosque nublado en el Parque Ecológico Clavijero, Xalapa, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* 41(3): 443-453.

Williams-Linera, G., V. Sosa & T. Platas. 1995a. La fragmentación del bosque de niebla, el destino de las orquídeas y el paisaje. *La ciencia y el hombre* VII (20): 83-93.

Williams-Linera, G. & J. Tolome. 1995b. Producción de hojarasca y afinidad fitogeográfica en el bosque de niebla del Parque Ecológico Clavijero, Xalapa, Veracruz. *Anuario 1994, Instituto de Ecología, A.C. México*. P. 57.

Young, T. P. 1995. Landscape mosaics created by canopy gaps, forest edges and bushland glades. *Selbyana* 16(2): 127-134.

Young, A., T. Boyle & T. Brown. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *TREE* 11(10): 413-418.

Zamora, P. 1992. Flora vascular del municipio de Tlalnahuayocan, Ver. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología, Xalapa, Universidad Veracruzana. México. 130 pp.

Zar, J.H. 1996. *Biostatistical analysis*. 3th ed. Prentice Hall. USA. 662 pp.

Zavala, F. 1990. Los encinos mexicanos: un recurso desaprovechado. *Ciencia y Desarrollo* XVI (95): 43-51.

Zavala, F. 1995. Encinos y robles. Universidad Autónoma de Chapingo. México. 44 pp.

Zavala, F. & E. García. 1996. Frutos y semillas de encinos. Universidad Autónoma de Chapingo. México. 51 pp.

Zavala, F., 1996. Repoblación natural de encinos en la sierra de Pachuca, Hidalgo. Tesis de Doctorado. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Estado de México. 148 pp.

Zolá, M. 1987. La vegetación de Xalapa, Ver. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa. 55 pp.