



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

ECOLOGÍA DE SEMILLAS Y PLÁNTULAS DE *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* PARA LA CONSERVACIÓN Y RESTAURACIÓN DEL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGA

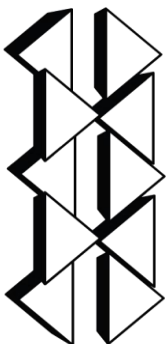
PRESENTA

BEATRIZ ARGÜELLES MARRÓN

Director: Dr. Ernesto Chanes Rodríguez Ramírez

Asesor interno: Dr. David Nahúm Espinosa Organista

Proyecto apoyado por DGAPA-PAPIIT IN223218



Ciudad de Mexico, 2018



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.

Dedicatoria



A mis padres Olivia y Raúl

Las palabras no me son suficientes para agradecerles su infinito amor y apoyo incondicional, así como sus consejos y paciencia. Son el orgullo y la motivación de mi vida, todo lo que soy es gracias a ustedes, los amo con el alma.

A mi hermano Raúl

Gracias por estar siempre a mi lado, compartiendo momentos inolvidables y apoyándome en los más importantes de mi vida, sin ti nada sería igual.

A la memoria de mis abuelos

Beatriz Rosas Landa Montes †

Raúl Jorge Argüelles Torres †

Elia Guzmán Maldonado †

Guillermo Marrón López †

Ustedes son ejemplos de tenacidad, superación, esfuerzo y amor.



Agradecimientos

Agradezco a la máxima casa de estudios, la Universidad Nacional Autónoma de México y en especial a la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza por abrirme las puertas para la realización de mis estudios y formación profesional de los cuales estoy muy orgullosa.

A DGAPA-PAPIIT IN223218 por otorgar el financiamiento para realizar el trabajo de campo.

Al Dr. Ernesto Chanes Rodríguez Ramírez por su invaluable apoyo en la realización de esta tesis, por creer en mí y motivarme a seguir cumpliendo mis objetivos. Gracias por brindarme su amistad llena de consejos personales y profesionales. Para usted mi infinita admiración y agradecimiento siempre.

A la Dra. Isolda Luna Vega y al M. en C. Othón Alcántara Ayala por brindarme todas las facilidades y la oportunidad de realizar este trabajo en su laboratorio, por su apoyo al compartir su amplio conocimiento en la elaboración del manuscrito, para que éste llegara a su término.

A mi asesor interno el Dr. David Nahum Espinosa Organista por sus acertadas observaciones en este trabajo y por su entusiasmo en el mismo. ¡Gracias!

A mis sinodales, el Dr. Eloy Solano Camacho, el Dr. Ezequiel Hernández Pérez y el Dr. Efraín Ángeles Cervantes por el tiempo dedicado a revisar el manuscrito, sus aportaciones y comentarios al mismo, sin duda lo enriquecieron y fueron de gran importancia para su culminación.

A todos los profesores con los que tuve la oportunidad de tomar clases, estoy formada de ustedes.



A la M. en C. Patricia Olguín Santos por su entusiasmo al colaborar y facilitar el uso de las instalaciones del invernadero dentro de la Facultad de Ciencias, UNAM.

Al Dr. Arnulfo Martínez Dávalos por toda su disposición y apoyo en el empleo del . . . micrtomografo de rayos X, en el Laboratorio de Física Experimental en el Instituto de Física, UNAM.

A la Biól Susana Guzmán Gómez por la asitencia técnica en las fotografías digitales que conforman el escrito, en el Laboratorio de Microscopia y Fotografía de la Biodiversidad II, Instituto de Ecología, UNAM.

A Brian Trigueros por los increíbles momentos que hemos compartido juntos, tu cariño, consejos y apoyo. Eres una persona muy importante en mi vida, gracias por ser mi amigo incondicional y un excelente ser humano. ¡Te quiero mucho!

A mis amigos Brian, Mariana, Ilse, Diego, Frida, Isaí, Mili, Gaby, Demi, Memo, Vivi, Carlos, por los buenos recuerdos dentro y fuera de la facultad, agradezco su valiosa amistad y apoyo. Confío en que sus capacidades y esfuerzo los llevaran tan lejos como deseen, estoy orgullosa de cada uno.

A los miembros del Laboratorio de Biogeografía y Sistemática Alí, Auda, Jorge, Sandra, Paty, Hernán y Marisol por hacer de mi paso en este, una experiencia inolvidable.

Finalmente a tantas personas que se han cruzado en mi vida y han compartido conmigo su tiempo, experiencias, logros y sueños, porque aún sin saberlo me han motivado a buscar los míos.

¡GRACIAS!



**¡Piensa en la energía feroz que está concentrada
en una bellota! La sepultas en la tierra, ¡y explota
para convertirse en un gigantesco roble! Entierra una
oveja, ¡y no sucede otra cosa más que descomposición!**

-George Bernard Shaw-

CONTENIDO



1. CAPÍTULO I. Antecedentes y distribución del género <i>Fagus</i> en el ámbito mundial	
1.1. El bosque mesófilo de montaña en México	1
1.1.2 Historia biogeográfica del género <i>Fagus</i>	3
1.1.3. Paleobiogeografía de los bosques de <i>Fagus</i> en el ámbito mundial	6
1.1.4 Paleoclima	9
1.2 Conservación y amenazas del bosque mesófilo de montaña	12
1.3. Descripción botánica de <i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i>	14
1.4. Estudios de los hayedos	18
1.5. Características de los bosque de <i>Fagus</i> en México	22
1.5.1. Distribución geográfica y estado actual de conservación	22
1.5.2. Características microambientales de los hayedos mexicanos	23
1.5.3. Composición vegetal y arquitectura forestal de los hayedos mexicanos	24
1.6. Evento semillero	25
1.6.1 Evento semillero en <i>Fagus</i>	26
1.7. Dormancia y viabilidad de las semillas	27
1.8. Literatura citada	30
2. CAPITULO II. Ecología de la germinación de las semillas del haya mexicana (<i>Fagus grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i>), una especie arbórea relictó y en peligro de extinción del bosque mesófilo de montaña	
2.1 Resumen	42
2.2 Abstract	44
2.3 Introduction	45
2.4 Material and methods	47
2.4.1 Study site	47
2.4.2 Mother trees selection	48
2.4.3 Beechnut survey	49
2.4.4 Seed viability	50
2.4.5 Beechnut germination	51
2.4.5.1 <i>In situ</i>	51



2.4.5.2 <i>Ex situ</i>	52
2.4.6 Microenvironmental conditions	53
2.4.7 Relationship between microenvironment conditions beech seedlings	54
2.5 Results	54
2.6 Discussion	61
2.7 References	65
3. Discusión general	75
3.1 Literatura citada	80
4. Conclusiones generales	86
5. Recomendaciones	87

CAPÍTULO I

Antecedentes y distribución del género *Fagus* en el ámbito mundial

1.1 El bosque mesófilo de montaña en México

El bosque mesófilo de montaña (BMM) *sensu* Miranda (1947) está conformado por unidades de vegetación complejas, con tolerancias ambientales amplias, una riqueza florística notable e historia evolutiva interesante. Se encuentran distribuidos en las regiones tropicales de ≈ 60 países e islas oceánicas, de América, sureste de Asia y África, cubriendo aproximadamente 539 263 Km² (Escalona y Campos, 1996). No obstante, su cobertura forestal ha disminuido considerablemente en la última década, representando la tasa de deforestación más alta entre los bosques nubosos tropicales (Price *et al.*, 2011).

Los BMM en México se caracterizan por presentar vegetación con afinidad Neártica y Neotropical (árboles, arbustos, epífitas y herbáceas), los cuales se distribuyen de forma archipelágica en laderas con una elevación superior a los 600 y hasta los 3000 msnm (Luna-Vega *et al.*, 1999; Alcántara-Ayala y Luna-Vega, 2001; Ponce-Vargas *et al.*, 2006), contienen una alta biodiversidad, posee componentes florísticos boreales y meridionales de tipo relictos por su composición y estructura (Rzedowski, 1978). Ocupa una superficie en nuestro país de menos del 0.4% considerando sólo la vegetación primaria (INEGI, 2007). En general, se establece en regiones reducidas en las que se enlazan la humedad y la temperatura propicias para su desarrollo; sus asociaciones vegetales están prácticamente confinadas a cañadas húmedas y laderas protegidas.

Su distribución geográfica consiste en una franja angosta, más o menos continua, que inicia en el este de Nuevo León, también destacan áreas aisladas en el suroeste de Tamaulipas, sureste de San Luis Potosí (Xilitla), noreste de la Sierra Gorda de Querétaro,



cubre las laderas de barlovento de la Sierra Madre Oriental de Hidalgo, Puebla, llegando hasta el centro de Veracruz, sierras del norte y noreste de Oaxaca, en los macizos montañosos de Chiapas; en la vertiente pacífica del país, su distribución es dispersa en la Sierra Madre Occidental, desde Sinaloa hasta la Sierra Madre del Sur, y en el Eje Neovolcánico Transversal (Rzedowski, 2015).

La gran diversidad del BMM ha tenido una larga historia evolutiva, pues el registro fósil muestra que en México estuvo distribuido en el norte de Chiapas y en el sureste de Veracruz, y que posee una relación con los BMM del este de Asia y la zona tropical de África (Slik *et al.*, 2017). Esto demuestra que su distribución geográfica fragmentada ha cambiado a lo largo del tiempo, ya que ha perdido algunos elementos florísticos, mientras que otros se han mantenido (Luna-Vega *et al.*, 2000).

La composición biótica está influenciada principalmente por la altitud, humedad y el microclima (Challenger y Soberón, 2008). De este modo, la flora representativa es heterogénea, pues se pueden encontrar bosques con dominancia de *Alfaroa*, *Alnus*, *Carpinus*, *Clethra*, *Coccoloba*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Juglans*, *Liquidambar*, *Magnolia*, *Meliosma*, *Oreomunea*, *Oreopanax*, *Pinus*, *Prunus*, *Quercus*, *Styrax*, *Tilia* entre otros (Rzedowski, 1996).

En los últimos años se ha intensificado el interés por estudiar los BMM, en particular su riqueza y conservación de especies endémicas (Téllez-Valdés *et al.*, 2006), debido a su alta vulnerabilidad a las perturbaciones (Luna *et al.*, 2000). En particular los BMM del estado de Hidalgo, representan una de las extensiones con mayor unidad de superficie ocupada (21, 641 ha) después de Oaxaca (35, 217 ha) y Chiapas (27, 526 ha) (Rzedowski, 1996; Escalona y Campos, 1996; Luna *et al.*, 2004).



1.1.2 Historia biogeográfica de *Fagus*

Fagaceae tiene su centro de diversificación en el sureste asiático (Manos y Stanford, 2001), domina en la actualidad los bosques templados del Hemisferio Norte con *Quercus*, *Castanea* y *Fagus* (Valencia *et al.*, 2017), en Centroamérica (Colombia) *Trigonobalanus* y en el Hemisferio Sur *Nothofagus*. En particular, *Fagus* Tourn. ex L., está constituido por 10 especies (Huntley *et al.*, 1989; Denk *et al.*, 2002, 2005; Hukusima *et al.*, 2003; Lang *et al.*, 2007) distribuidas en las zonas templadas de manera disyunta, siete de ellas se reparten en el este de Asia (*i.e.*, *Fagus engleriana* Seemen ex Diels, *F. hayatae* Palib, *F. longipetiolada* Seemen y *F. lucida* Rehder & E. H. Wilson en China; *F. crenata* Blume y *F. japonica* Max en Japón; Hukusima *et al.*, 2013; Fang y Lechowicz, 2006) y *F. multinervis* Nakai en Corea (Ohkawa, 2006). Dos especies en Europa, *F. sylvatica* L., y *F. orientalis* Lipsky (Mirjam *et al.*, 2011; Tegel *et al.*, 2014; Bolte *et al.*, 2017) y una en Norteamérica *F. grandifolia* Eherh. (Canadá y Estados Unidos de América (Gang y Junging, 1998; Williams-Linera *et al.*, 2003; Denk *et al.*, 2005) (Figura 1).



Tomado de Morris Arboretum of the University of Pennsylvania

Fagus engleriana



Tomado de Francisco Garín García

Fagus hayatae



Tomado de NaturaLista

Fagus longipetiolada



Tomado de Francisco Garín García

Fagus lucida



Tomado de Oriental Garden Supply

Fagus crenata



Tomado de Francisco Garín García

Fagus japonica



Tomado de Francisco Garín García

Fagus multinervis



Tomado de Francisco Garín García

Fagus sylvatica



Tomado de Freiburg Botanical Garden

Fagus orientalis



Tomado de E. Chanes

Fagus grandifolia* subsp. *mexicana

Figura 1. Imágenes de las distintas especies de *Fagus* a nivel mundial.



De acuerdo con el registro fósil, *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* (Martinez) A.

E. Murray, se estableció en México durante el Mioceno hace aproximadamente 25 Ma , (Peters, 1997; Valencia *et al.*, 2017). Se distribuye actualmente en los BMM de la Sierra Madre Oriental, en regiones con pendientes pronunciadas y laderas orientadas al norte (Valencia y Gual Díaz, 2014).

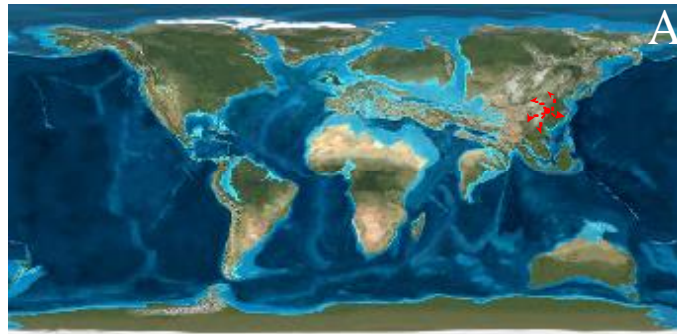
1.1.3 Paleobiogeografía de los bosques de *Fagus* en el ámbito mundial

Diversos estudios sobre *Fagus* en el mundo (Denk, 2003; Bradshaw *et al.*, 2010) las caracterizan como árboles caducifolios y sub-caducifolios, de zonas templadas del Hemisferio Norte en América, Europa, y Asia. Sin duda, este género ha sufrido cambios en cuanto a su distribución a través del tiempo, a causa de diversos factores como la deriva continental, antagonismos entre especies arbóreas y cambios climáticos (Manos y Stanford, 2001; Fang y Lechowickz, 2006, Messaoud y Chen, 2011) que han permitido la diversificación de 10 especies y 1 subespecie en el mundo.

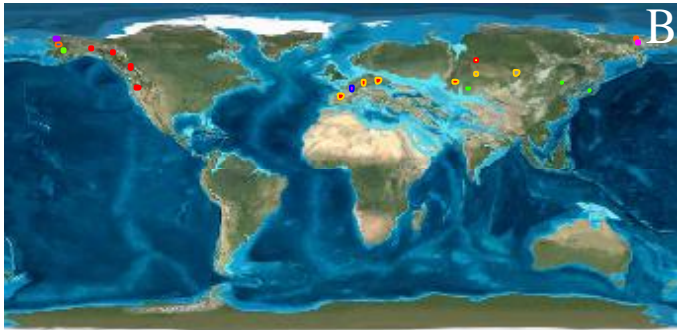
Sin embargo, el registro fósil de ciertas estructuras como hojas, cúpulas y polen, demuestran que el género tuvo una distribución más amplia, que abarcó el noroeste asiático y noreste de Norteamérica (Denk y Grimm, 2009). Yu-Sheng *et al.* (1998) hacen la primera aportación sobre el centro de diversificación de *Fagus* durante el Eoceno (50 Ma), la radiación inicial estuvo acompañada por *Fagus langevinni* Manchester & Dillhoff en el noroeste de China (Gang y Junging, 1998; Manos *et al.*, 2001), no obstante existen registros en el mismo periodo, hace aproximadamente 45 Ma en Norteamérica (Gang y Junging, 1998; Denk *et al.*, 2002). Durante el Oligoceno (35 Ma), el género se extendió hacia Europa, posteriormente durante el Mioceno (20 Ma) se observó la diversificación máxima,



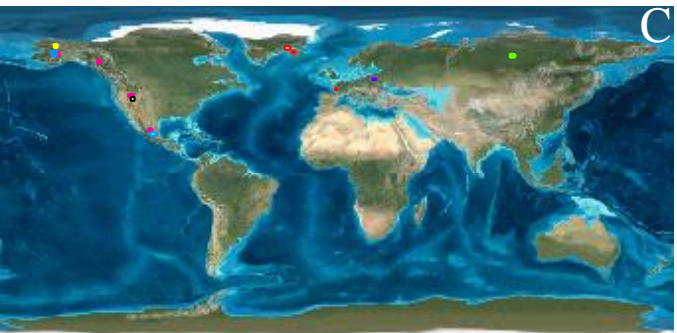
distribuyéndose y estableciéndose los antepasados de los taxones actuales en todo el Hemisferio Norte (Zvacek y Walther, 1989). Asimismo, el linaje colonizó el este de Japón y México (Tomaru *et al.*, 1998; Peters, 1997). A finales del Plioceno parece conformarse la distribución actual debido a la regresión del clima subtropical (Denk y Grimm, 2009) (Figura 2).



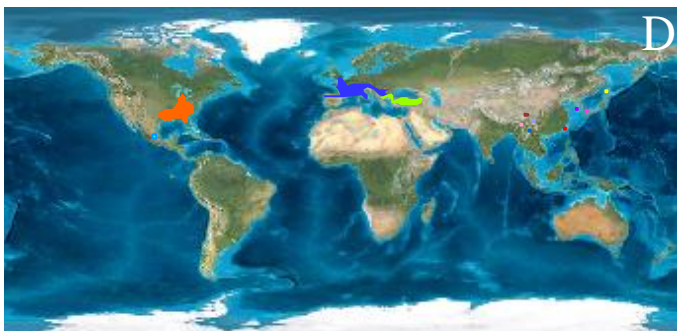
● Centro de diversificación de *Fagus*



- *Fagus salnikovii* ● *F. saxonica*
- *F. antipofii* ● *F. microcarpa*
- *F. juliae* ● *F. pliocenica*
- *F. friedichii* ● *F. pacifica*
- *F. castaneifolia* ● *F. deucalionis*



- *Pseudofagus idahoensis* ● *F. pliocenica*
- *F. ferruginea* ○ *F. manosii*
- *F. macrophylla* ● *F. microcarpa*
- *F. evenensis* ● *F. friedichii*
- *F. grussonii* ● *F. grandifolia*
subsp. *mexicana*



- *F. grandifolia*
subsp. *mexicana* ● *F. crenata*
- *F. grandifolia* ● *F. lucida*
- *F. sylvatica* ● *F. longipetiolata*
- *F. orientalis* ● *F. hayatae*
- *F. multinervis* ● *F. engleriana*
- *F. japonica* ● *F. chienii*

Figura 2. Distribución biogeográfica de los bosques de *Fagus* en el mundo, basado en el registro fósil (Gang y Junging, 1998; Peters, 1997; Denk y Grimm, 2009). A: Eoceno. B: Oligoceno. C: Mioceno y D: Plioceno. El centro de diversificación del género *Fagus* se originó en China en el Eoceno (100.5 a 66 Ma), la expansión a Europa ocurrió durante el Oligoceno (23 a 20.3 Ma), el linaje presentó el establecimiento y la máxima diversificación de los antepasados de taxones actuales (*i.e.* Estados Unidos de América, Canadá, México y Japón). Asimismo, *Fagus* se distribuyó en todo el Hemisferio Norte en el Mioceno (24 a 1.6 Ma). La distribución actual se remonta al Plioceno (5 Ma).



Fagus tuvo una distribución amplia en los continentes del Hemisferio Norte durante el Terciario, hace aproximadamente (66 Ma; Denk *et al.*, 2003). Los antepasados de los bosques de *Fagus* actuales formaron parte de la diversa Geoflora Arco-Terciaria que migró hacia el sur siguiendo el enfriamiento del clima durante el Mioceno y Plioceno (Williams-Linera *et al.*, 2003). En Asia oriental se distribuyen las especies con diversificación temprana de este género (*i.e.*, *Fagus langevinii*), mientras que las especies tardías se encuentran en América del Norte, Europa y Asia occidental (Peters, 1992). Los bosques de *Fagus* con distribución disyunta tuvieron contacto e intercambiaron elementos florísticos durante el Terciario Temprano, esto permitió compartir géneros entre comunidades vegetales (*i.e.*, *Magnolia*) (Peters, 1997).

1.1.4 Paleoclima

Durante el Paleoceno y el Eoceno, *Fagus* se distribuyó en bosques mixtos de coníferas en el sureste montañoso de China (Denk y Grimm, 2009), el clima en el sureste asiático presentaba características de un bosque templado. En Europa, durante el Mioceno y el Plioceno, *Fagus* se repartió principalmente en bosques mesófilos de montaña y poco en bosques perennifolios templados subtropicales a templados cálidos (Peters, 1997).

En América del Norte *Fagus grandifolia* probablemente tuvo una distribución amplia durante el máximo glaciar de Wisconsin, hace aproximadamente 18 Ma, con altas densidades locales (Bennett, 1985; Davis *et al.*, 1986; Peters, 1997). El polen fósil demuestra que *Fagus* ya estaba presente en México durante el Mioceno, hace 20-25 Ma (Peters, 1997), cuando el clima era subtropical. En este período, en los bosques del estado de Veracruz, por primera



vez presentaron elementos florísticos templados que permitieron el establecimiento de *Fagus* (Peters, 1992, 1997; Williams-Linera *et al.*, 2003).

El paleoclima de Estados Unidos de América durante el Mioceno era cálido-templado, debido a una reducción de la humedad en el suelo que limitó la expansión de *Fagus grandifolia* durante los periodos de sequía extrema (Peters, 1992). Durante el Mioceno en México, *F. grandifolia* subsp. *mexicana* se restringió a las laderas orientadas al norte en la Sierra Madre Oriental. Por otra parte, en el sur de Europa, *F. sylvatica* se distribuyó en zonas montañosas húmedas, con bajas probabilidades de sequía y nieblas frecuentes. En el sureste de los Balcanes, *F. orientalis* se estableció en zonas climáticas más cálidas y secas que *F. sylvatica*. A lo largo de la costa del actual Mar Negro, en el norte de Turquía, *F. orientalis* se distribuyó en las laderas septentrionales de las zonas montañosas y ocasionalmente en tierras bajas, donde la humedad es alta. Los taxones distribuidos en Asia, (*i.e.*, *F. engleriana*, *F. hayatae*, *F. longipetiolata*, *F. lucida*, *F. crenata*, *F. japonica* y *F. multinervis*) se encontraban en la zona templada-cálida que no tiene estación seca y que está influenciada por los monzones del Pacífico (Peters, 1992; 1995).



Cuadro 1. Especies del género *Fagus*, época geológica y tipo de clima († especies fósiles)

Especie	Época geológica	Clima
<i>Fagus langevinii</i> † <i>F. friedrichii</i> † <i>F. gussonii</i> † <i>F. pacifica</i> †	Eoceno	Cálido-templado a subtropical
<i>F. antipofii</i> † <i>F. castaneifolia</i> † <i>F. deucalionis</i> † <i>F. friedrichii</i> † <i>F. juliae</i> † <i>F. orientalis</i> <i>F. pacifica</i> † <i>F. salnikovii</i> † <i>F. saxonica</i> † <i>F. sylvatica</i>	Oligoceno	Cálido-templado a húmedo
<i>F. crenata</i> <i>F. evenensis</i> † <i>F. ferruginea</i> † <i>F. grandifolia</i> <i>F. grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> <i>F. japonica</i> <i>F. macrophylla</i> † <i>F. manosii</i> † <i>F. microcarpa</i> † <i>Pseudofagus idahoensis</i> †	Mioceno	Cálido- templado a húmedo
<i>F. crenata</i> <i>F. engleriana</i> <i>F. grandifolia</i> <i>F. grandifolia</i> subsp. <i>mexicana</i> <i>F. hayatae.</i> <i>F. japonica</i> <i>F. longipetiolata</i> <i>F. lucida</i> <i>F. multinervis</i> <i>F. orientalis</i> <i>F. sylvatica</i>	Plioceno	Templado y húmedo



1.2 Conservación y amenazas del bosque mesófilo de montaña

En las últimas décadas la restauración de los bosques se ha convertido en prioridad para la protección de la biodiversidad (Williams-Linera, 2015). Sin embargo, los últimos relictos del bosque mesófilo de montaña (BMM) se encuentran amenazados, debido a su degradación y fragmentación de su cobertura (Luna *et al.*, 2000), lo cual ha impactado directamente en la reducción de la superficie forestal mundial (Williams-Linera *et al.*, 2002; Alvarez-Aquino *et al.*, 2004). Por ello, ha surgido la necesidad de desarrollar urgentemente propuestas de restauración con bases ecológicas en zonas degradadas o en proceso de degradación, asegurando la continuidad del funcionamiento de las redes tróficas y permitiendo así, la existencia y conectividad de los bosques (Chazdon, 2008).

En general, las técnicas utilizadas para la restauración de los bosques se dividen en pasivas y activas. La primera consiste en la protección del sitio contra los principales factores de estrés o disturbio, que facilita la detonación de los procesos de sucesión y colonización natural (Lamb y Gilmour, 2003). Por otro lado, la restauración activa involucra además de la protección, el manejo del bosque durante la sucesión secundaria, por ejemplo, enriquecimiento o eliminación de especies, plantaciones, siembra directa de semillas o núcleos de establecimiento de una o varias especies nativas o endémicas en sitios con diferente grado de perturbación (Pedraza y Williams-Linera, 2003; Zahawi *et al.*, 2013).

La ecología de la restauración de los BMM, ha recibido muy poca atención hasta la fecha, los programas de reforestación en México se han centrado en el uso de especies arbóreas exóticas (*i.e.*, *Eucalyptus* spp. y *Casuarina cunninghamiana* de Australia y *Pinus radiata* de California, EE. UU.), como resultado el uso de especies arbóreas nativas para la restauración



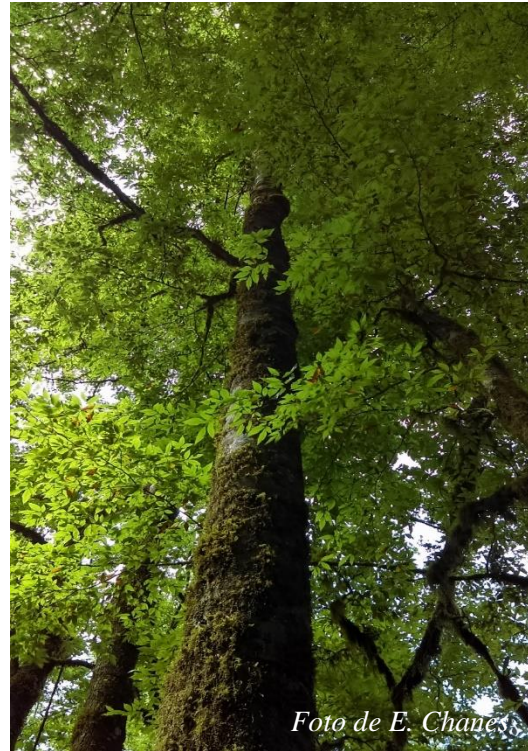
forestal se ha visto limitada, por falta de conocimiento sobre su propagación, supervivencia y crecimiento (Williams-Linera *et al.*, 2015).

Por ejemplo Alvarez-Aquino *et al.* (2004) evaluaron la influencia de diferentes factores ambientales (incluyendo la diversidad florística, las características del suelo y el régimen de perturbación), sobre la supervivencia y el crecimiento de plántulas de cuatro especies de árboles nativos del BMM (*Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*, *Carpinus caroliana* Thomas Walter, *Symplocos coccinea* Humb. & Bonpl y *Quercus acutifolia* Née), colectaron semillas de las especies estudiadas, posteriormente fueron puestas a germinar dentro de un invernadero, finalmente fueron trasplantadas a tres fragmentos de bosque y tierras agrícolas adyacentes, ubicadas en Veracruz, México. Los resultados indicaron que las cuatro especies se pueden establecer con éxito en el interior de los fragmentos de los bosques y en las áreas agrícolas vecinas, enfatizando el alcance de la restauración del BMM.

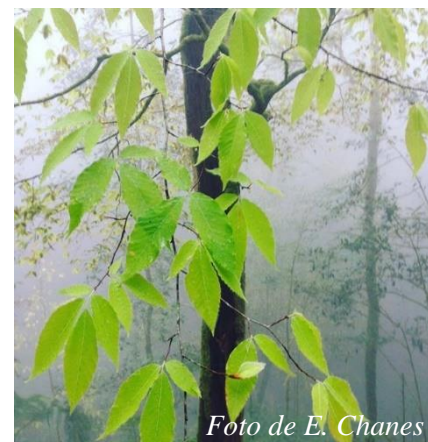


1.3 Descripción botánica de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*

Fagus grandifolia subsp. *mexicana* está considerada como una especie relicto, vulnerable, endémica de México, en peligro de extinción debido a la perturbación antrópica (*i.e.*, tala clandestina, ganadería y agricultura de temporal; Rowden *et al.* (2004) Williams-Linera *et al.* (2000). Éstas actividades han fragmentado el hábitat, produciendo poblaciones aisladas que cubren superficies pequeñas (0.5 a 42 ha) (Peters, 1995; Williams-Linera *et al.*, 2003). Por ello se encuentra en la Norma Oficial Mexicana NOM-059 (SEMARNAT, 2010). Asimismo, presenta una producción sincrónica abundante de semillas cada 2 a 8 años, denominado años semilleros (Godínez-Ibarra *et al.*, 2007; Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2013). Los individuos de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* pueden alcanzan alturas de hasta 40 m y diámetros \leq a 2 m. Son monoicos, semi-caducifolios, tienen la copa piramidal y abierta, compuesta de ramas gruesas y ascendentes. Florece de febrero a marzo y fructifica entre julio y agosto (Peters, 1992).



Las hojas son alternas, penninervadas, caedizas, lámina ovado-elíptica de 5 a 8 cm de largo por 3 a 5 cm de ancho, con peciolo de 6 mm. El ápice es agudo o acuminado, la base aguda y asimétrica y el borde crenado-





dentado. Presentan una coloración verde oscura y brillante en el haz y verde amarillento en el envés con las nervaduras prominentes.

Los individuos adultos presentan diferencias conspicuas en la coloración de la corteza, variando de pardo claro, gris-blanquecina a gris-azulosa. La corteza es lisa y con pequeños surcos de coloración pardo-rojiza.

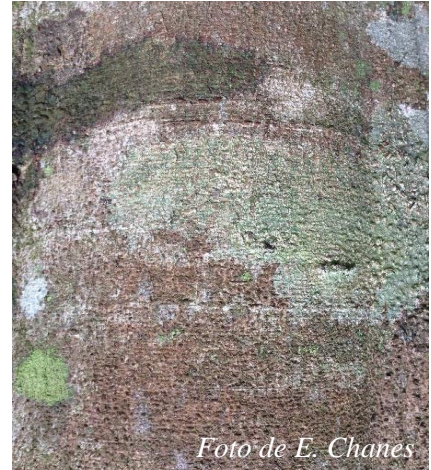


Foto de E. Chanes

En sus inflorescencias presenta flores femeninas y masculinas, las cuales se disponen en pares. Las primeras están agrupadas en racimos de dos y están rodeadas por numerosas brácteas pilosas. Las masculinas forman cabezuelas globosas, colgantes.



Los frutos son nueces, ovoides, de 12 a 18 mm de largo por 7 a 11 mm de diámetro, con la superficie cubierta de tricomas gruesos procedentes de las brácteas florales. Los frutos tienen un pedúnculo hirsuto de 7 a 12 mm de

Son de color castaño oscuro que se abre en cuatro valvas oblongo-agudas y tienen una consistencia leñosa en la madurez. Desarrolla dos semillas ovoides con testa membranosa, sin endospermo, embrión bien



desarrollado, cotiledones carnosos pardas, planos-convexos, con 3 ángulos desiguales de 2 x

1 cm, contenidas en una cúpula dehiscente, ovoide de 2.5 x 1.5 cm (Ehnis, 1981; Pérez-Rodríguez, 1999; Niembro *et al.*, 2010) (Figura 3).



Debido a su importancia en su composición florística en los BMM de la Sierra Madre Oriental y vulnerabilidad a los cambios ambientales y perturbación antrópica, es necesario



un estudio de la ecología de las semillas y plántulas de sus poblaciones relictas, para generar información que permita proponer estrategias viables para su conservación a corto y mediano plazo (Ehnis, 1981; Williams-Linera *et al.*, 2003; Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2013).

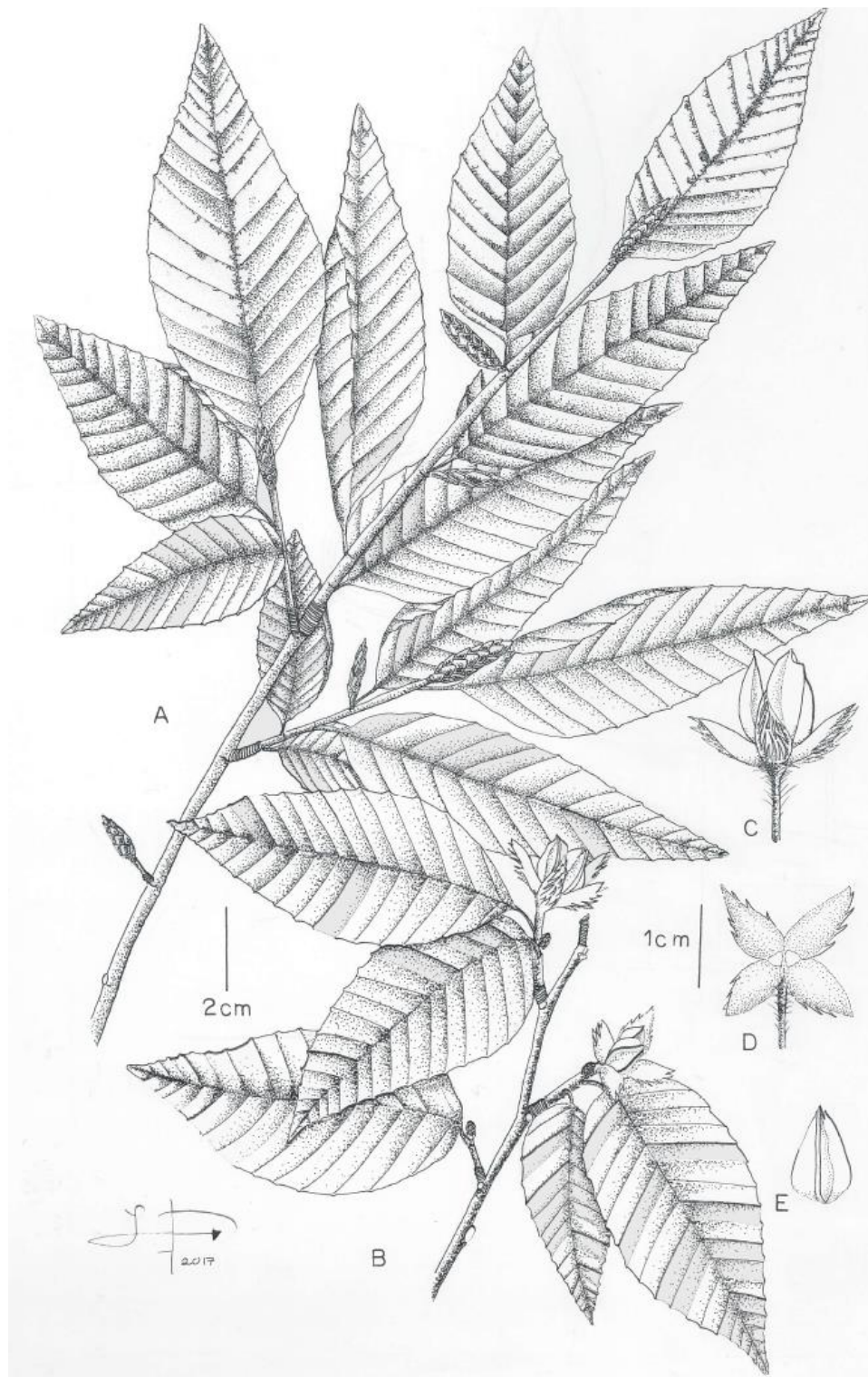


Figura 3. *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* (Martínez) A. E. Murray. A. Rama con hojas y yemas; B. Rama con cúpulas; C. Cúpula en vista lateral; D. Cúpula en vista apical; E. Núcula (Ilustración, Laura Vázquez, 2017).



1.4 Estudios de los hayedos

Autor	Año	Estado/localidad	Estudio
Maximino Martínez	1939	Hidalgo (La Mojonera)	Realizó la descripción botánica para esta especie, además proporciono la diagnosis en latín. Depositó los tipos de <i>Fagus mexicana</i> en herbarios de México y EUA.
Miranda y Sharp	1950	Hidalgo (La Mojonera, Zacualtipán) (Tutotepec, San Bartolo Tutotepec)	Indicaron que florísticamente los bosques mexicanos de <i>Fagus</i> están estrechamente relacionados con los del este de EUA.
Little	1965	Hidalgo (La Mojonera, Zacualtipán)	Revisó la jerarquización taxonómica <i>Fagus</i> en México. Analizó el isotipo y estableció que el taxón mexicano correspondía a <i>Fagus grandifolia</i> var. <i>mexicana</i> .
Ehnis	1981	Hidalgo (La Mojonera, Zacualtipán) y Puebla Teziutlán)	Realizó un estudio sobre la ecología e importancia de la especie, así como su limitada distribución, también sugirió medidas para su protección.
Alvarez-Aquino	1997	Veracruz (Volcán de Acatlán).	Determinó la edad de árboles y plántulas, así como los años semilleros en relación con las variables climáticas. También realizó análisis dendrocronológicos y fenológicos.
Williams-Linera et al.	2000	Veracruz (Volcán de Acatlán)	Describieron que ésta población se estableció después de una severa perturbación. Asimismo, indicaron que dicha población puede conservarse si no es perturbada por cambios climáticos derivados del calentamiento global o actividades antrópicas.
Alvarez-Aquino y Williams-Linera	2002	Veracruz (Volcán de Acatlán)	Analizaron la ¿dinámica ecológica? antes y después del evento semillero y como este impacta en el cambio de la densidad de plántulas en la población.
Williams-Linera et al.	2003	Veracruz, Hidalgo, Tamaulipas, Puebla	Evaluaron las características de algunas poblaciones relicto de la especie. Asimismo, estudió la distribución y el estado actual de conservación.



Autor	Año	Estado/localidad	Estudio
Rowden <i>et al.</i>	2004	Hidalgo (Zacualtipán), Veracruz (Mesa de la Yerba, Volcán de Acatlán), Tamaulipas (El Cielo; Reserva de la Biosfera)	Con el fin de evaluar la estructura y la variación genética de las poblaciones mexicanas, analizaron muestras de ADN foliar polimórfico, para compararlas con <i>Fagus grandifolia</i> var. <i>grandifolia</i> de Estados Unidos de América.
Téllez-Valdés <i>et al.</i>	2006	Tamaulipas, Puebla, San Luis Potosí, Oaxaca y Querétaro	Bajo el escenario de los efectos del cambio climático, se utilizó como modelo de especie a <i>Fagus</i> , ya que es un elemento susceptible del bosque nuboso, para obtener el patrón de distribución actual y potencial. En consecuencia, la predicción indica una drástica contracción en el área de distribución de la especie.
Godínez-Ibarra <i>et al.</i>	2007	Hidalgo (La Mojonera y Zalcualtipán)	Analizaron la producción de semillas y la demografía de plántulas. Obtuvieron información que permitió proponer algunas estrategias de conservación.
Montiel-Oscura <i>et al.</i>	2011	Nuevo León Tamaulipas Hidalgo Veracruz	Estudiaron siete poblaciones de esta especie para determinar la variación aloenzimática en yemas vegetativas, utilizando diez loci en ocho sistemas enzimáticos, donde se observaron 26 alelos, determinaron que no existe correlación entre los parámetros de diversidad genética con el tamaño y densidad de las poblaciones.
Rodríguez-Ramírez <i>et al.</i>	2013	Hidalgo (Zacualtipán de Ángeles, San Bartolo Tutotepec y Tenango de Doria)	Se determinó el área y la distribución actual de la especie en sitios menos conocidos, registraron los parches con mayor superficie en Hidalgo.
Rodríguez-Ramírez <i>et al.</i>	2016	Hidalgo (Zacualtipán de Ángeles, San Bartolo Tutotepec y Tenango de Doria)	Los hayedos mexicanos están restringidos a sitios con un microambiente específico y la alteración de este sería irreversible. Relacionaron las variables microambientales con la estructura y composición florística.



Autor	Año	Estado/localidad	Estudio
Rodríguez-Ramírez et al.	2018	Hidalgo (San Bartolo Tutotepec, Tenango de Doria y Zacualtipán de Ángeles)	<p>A través de técnicas dendroclimáticas analizaron tres fragmentos del bosque mesófilo de montaña para evaluar el efecto de la variabilidad climática en relación con el crecimiento del haya mexicana.</p> <p>Los resultados señalan que la persistencia de los bosques dominados por <i>Fagus</i> dependen de las condiciones climáticas a escala local del BMM.</p> <p>Concluyen que la especie posiblemente crece influenciada por la temperatura de la estación de crecimiento, mostrando poca o ninguna respuesta a las variaciones en la precipitación, especialmente la temporada de crecimiento.</p>
Rodríguez-Ramírez et al.	2018	Hidalgo (La Mojonera y Zacualtipán de Ángeles)	<p>Analizaron los patrones espaciales de la distribución de plántulas de <i>Fagus</i> después de un evento semillero.</p> <p>Con el propósito de evaluar la asociación de estos patrones con la apertura del dosel y el cierre de este, la distribución del árbol y la presencia de otras especies en el dosel.</p> <p>Este estudio proporcionó evidencia de los factores bióticos y abióticos para el establecimiento y la supervivencia de las plántulas en sus primeros estadios de desarrollo.</p>
Rodríguez-Ramírez et al.	2018	Hidalgo (Zacualtipán, San Bartolo Tutotepec y Tenango de Doria)	<p>Determinaron la influencia de la temperatura y la precipitación, para asociar cambios en el ancho de los anillos, así como en la frecuencia y el diámetro de los vasos del haya mexicana, para inferir eventos históricos de años semilleros, en los últimos 128 años.</p> <p>El estudio destacó el uso de la investigación dendroecológica para detectar modificaciones inducidas por el clima en la frecuencia y el diámetro de los vasos registrados antes, durante y después de eventos semilleros.</p> <p>Los resultados revelaron que la especie en promedio sufre eventos semilleros cada</p>



			<p>5.5 años y estos dependen directamente de la precipitación anual mínima. Concluyendo que los anillos de crecimiento y los rasgos de los vasos (frecuencia y diámetro) presentan plasticidad en respuesta a las fluctuaciones de la precipitación.</p>
--	--	--	--



1.5 Características de los bosques de *Fagus* en México

Una de las comunidades vegetales relicto de los BMM de la Sierra Madre Oriental, son los bosques dominados por *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* (hayedos mexicanos) los cuales se encuentran restringidos a 14 poblaciones con extensiones que van de los 0.5 a 42 ha (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2013), se distribuyen en cañadas con pendientes pronunciadas orientadas hacia el norte (Rowden *et al.*, 2004). Se pueden asociar con otros géneros como *Befaria*, *Clethra*, *Liquidambar*, *Magnolia*, *Pinus*, *Podocarpus* y *Quercus*. Esta composición genérica es similar a los hayedos de Asia (*i.e.*, *F. crenata* Blume y *F. longipetiolata* Seemen (Peters, 1995).

1.5.1 Distribución geográfica y estado actual de conservación

Desde la descripción y publicación de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*, se enfatizó sobre su conservación, debido a su rareza y distribución restringida (Williams-Linera *et al.*, 2003; Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2013; 2014). Las poblaciones de *Fagus* con mayor extensión y mejor conservadas se encuentran en el estado de Hidalgo (21, 641 ha) Ehnis, 1981, Williams-Linera *et al.*, 2003; Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2013).

Téllez-Valdés *et al.* (2006) describieron el patrón de distribución potencial en estados como Tamaulipas, Puebla, San Luis Potosí, Oaxaca y Querétaro. Sin embargo, hasta el momento, no se ha registrado esta especie los últimos tres estados.

Los bosques de *Fagus* se distribuyen en los estados de Nuevo León (Montiel-Oscura, 2011), Tamaulipas (Miranda y Sharp, 1950; Rowden *et al.*, 2004), Hidalgo (Ehnis, 1981; Williams-Linera *et al.*, 2003; Rowden *et al.* 2004; Godínez-Ibarra *et al.*, 2007; Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2013, 2014), Puebla (Williams-Linera *et al.*, 2003) y Veracruz (Alvarez-Aquino, 1997; Williams-Linera *et al.*, 2000, 2002, 2003) (Figura 4).

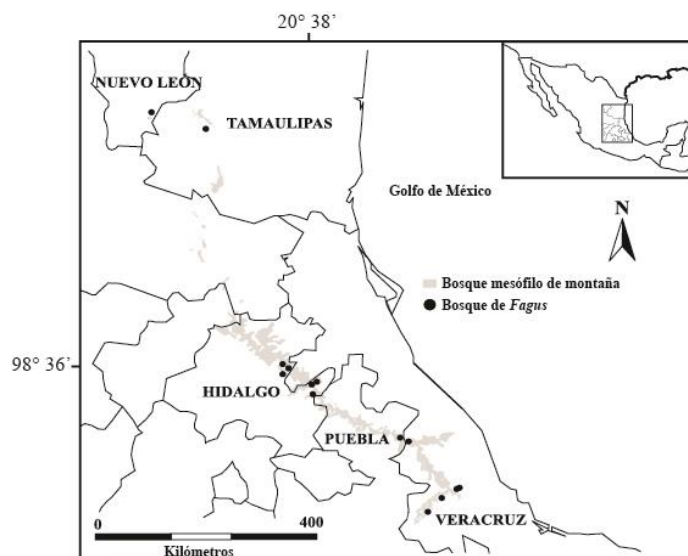


Figura 4. Distribución de los hayedos mexicanos

No obstante, solo dos poblaciones se encuentran protegidas, una en la Reserva de la Biosfera “El Cielo” en Tamaulipas (Williams-Linera *et al.*, 2003; Téllez-Valdés *et al.*, 2006) y la otra en el Área Natural Protegida “Tuto” en el municipio de San Bartolo Tutotepec, Hidalgo, ésta última es el hayedo mexicano mejor conservado (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2016). Autores como Williams-Linera *et al.* (2000) y Rodríguez-Ramírez *et al.* (2013), consideran que la información sobre la distribución, cobertura y estado de conservación de los bosques de *Fagus* en México sigue siendo incompleta, debido a la falta de conocimiento sobre sus requerimientos de propagación, supervivencia, establecimiento y crecimiento (Williams-Linera *et al.*, 2015). Por tanto, hace falta realizar estudios sobre el estado actual de estas poblaciones y sus características ecológicas.

1.5.2 Características microambientales de los hayedos mexicanos

El microambiente es el resultado de la interacción de múltiples factores bióticos y abióticos, de manera que, cualquier cambio climático tiene efectos sobre los procesos estructurales de los ecosistemas y viceversa (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2016).



En los ecosistemas terrestres, el microambiente juega un papel decisivo de manera directa e indirecta en la germinación, crecimiento, establecimiento y mortalidad de las plantas, influyendo en procesos fundamentales como la fotosíntesis, evapotranspiración y ciclos de nutrientes (Godefroid *et al.*, 2006; Baker *et al.*, 2016; Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2016).

Los factores que determinan la estructura de la vegetación y la composición florística en los bosques de *Fagus*, son la temperatura (Peters, 1992), cantidad y calidad de radiación solar que ingresa a los mismos (Cabrelli *et al.*, 2006), el pH, la cantidad de la hojarasca (Walter, 1977; Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2016), y la temperatura y humedad del suelo forestal (Miranda y Sharp, 1950; Ohsawa, 1990).

1.5.3 Composición vegetal y arquitectura forestal de los hayedos mexicanos

Los ecosistemas forestales poseen un dosel constituido por el conjunto de copas de los árboles (Cabrelli *et al.*, 2006). Las características que definen su estructura presentan una composición específica: densidad, distribución espacial de los árboles, tipo de copa, estado fenológico de las especies, edad y manejo (Franklin *et al.*, 2000).

Los bosques de *Fagus* en México se desarrollan en elevaciones que van de los 1400 a 2000 m (Williams-Linera *et al.*, 2003; Rowden *et al.*, 2004; Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2016). El estrato superior (25 a 40 m) se encuentra dominado por *F. grandifolia* subsp. *mexicana*, en el que se asocian en menor grado especies como *Magnolia schiedeana*, *Clethra macrophylla* M. Martens et Galeotti, *Pinus patula* Schltdl. & Cham., *Podocarpus matudae* Lundell, *Befaria aestuans*, *Liquidambar styraciflua*, *Ostrya virginiana* (Mill.) K. Koch, y varias especies encinos (*i.e.*, *Quercus delgadoana* S. Valencia, Nixon & L.M. Kelly, *Q. meavei* S. Valencia, Sabas & O. J. Soto y *Q. trinitatis* Trel.).

El estrato intermedio (10 a 20 m) lo constituyen especies como *Eugenia capuli* (Schltdl. Et Cham) Hook. Et Arn, *Ocotea klotzschiana* (Nees) Hemsl, *Symplocos limoncillo* Bonpl., *Clethra*



mexicana DC, *Dicksonia sellowiana* var. *arachneosa* Sodiro, *Cyathea fulva* (M. Martens & Galeotti) Fée, y diferentes especies de *Cestrum*.

El sotobosque (60 a 90 cm) es muy escaso, ya que recibe una radiación solar limitada, en él son frecuentes *Miconia glaberrima* (Schltdl.) Naudin, *Deppea grandiflora* Schltdl y *Elaphoglossum peltatum* (Sw.) Urb., entre otras (Pérez-Rodríguez, 1999; Williams-Linera *et al.*, 2003; Rowden *et al.*, 2004; Rodríguez-Ramírez, 2014) (Figura 5).

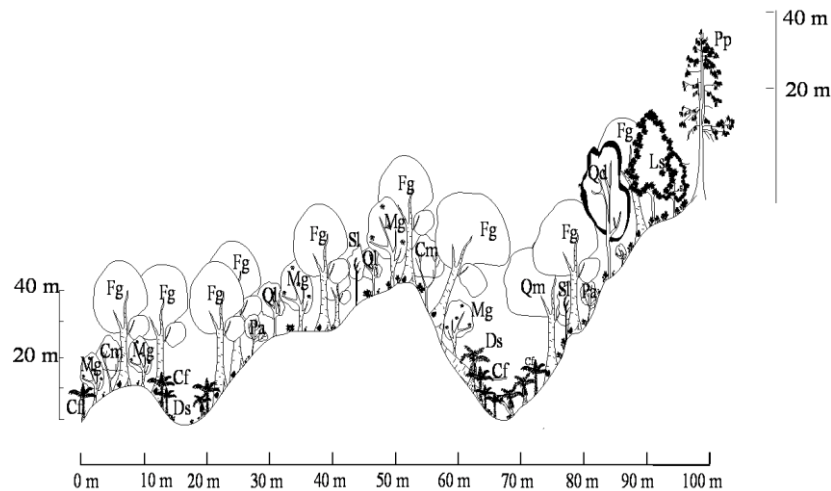


Figura 5. Perfil del bosque de *Fagus* en Medio Monte, San Bartolo Tutotepec, Hidalgo. (Fg; *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*, Pp: *Pinus patula*, Ls: *Liquidambar styraciflua*, Qm: *Quercus meavei*, Qd: *Quercus delgadoana*, Ec: *Eugenia capuli*, Cf: *Cyathea fulva*, Ds: *Dicksonia sellowiana* var. *arachneosa*, Ms: *Magnolia schiedeana*, Cm: *Clethra mexicana*, Ba: *Befaria aestuans*, Pa: *Persea* aff. *americana* (Rodríguez-Ramírez, 2014).

1.6 Evento semillero

El evento semillero es la producción sincrónica de semillas, particularmente dentro de una población de especies arbóreas (*i.e.* *Fagus*, *Fuscospora*, *Quercus*, *Chionochoa* y *Dipterocarp*) (Holland y James, 2015; Pearse *et al.*, 2016), este proceso varía entre dos a diez años (Nilsson y Wästijung, 1987;



Alvarez-Aquino y Williams-Linera, 2002; Godínez-Ibarra *et al.*, 2007; Han *et al.*, 2008; Minor y Kober, 2016).

Se desconocen los factores climáticos o endógenos que influyen en estos eventos semilleros (Müller-Haubold *et al.*, 2013). No obstante, Burns (2012) señaló que las plantas canalizan cada año una fracción constante de carbono a la reproducción; en los periodos con altas tasas de asimilación de este elemento, producen una mayor cantidad de semillas. Por el contrario, en años de sequía las plantas fijan menos carbono y como consecuencia pueden no producir semillas (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2018).

Por tanto, describir y predecir un evento semillero es fundamental para comprender mejor la dinámica de la población de especies con este tipo de eventos fenológicos, evaluar la resiliencia presente y futura del ecosistema y diseñar estrategias adaptativas de manejo dependiendo de la especie forestal (Vacchiano *et al.*, 2017).

1.6.1 Eventos semilleros en *Fagus*

Las causas que originan el evento semillero no están bien entendidas, debido a que interactúan tanto factores ambientales como los procesos fisiológicos de los árboles (Kelly *et al.*, 2001). Piovesan y Adams (2001) indican que este fenómeno en las hayas, se deriva de una producción de flores masiva, que es inducida por señales climáticas que se manifiestan a principios del verano del año que precede al evento.

Se ha observado que la producción de semillas en *Fagus* (=hayucos), generalmente ocurre después de dos años consecutivos con temperaturas altas durante el verano, y al año siguiente se registra una precipitación alta (Overgaard *et al.*, 2007; Drobyshev *et al.*, 2010; Minor y Kober, 2016). Durante la fructificación masiva de hayucos, Overgaard *et al.* (2007) indican que este proceso fenológico debe ser suficientemente grande como para establecer una buena cantidad y calidad de



semillas viables. Drobyshev *et al.* (2010) y Hackett-Pain *et al.* (2015) señalan que un árbol de haya no puede presentar dos eventos semilleros consecutivos, debido a la periodicidad endógena, donde influyen las fitohormonas, la acumulación de nitrógeno, y asimilación de carbono, entre otras causas, o exógenas como compuestos orgánicos volátiles, asociaciones ectomicorrízicas (Gorzalak *et al.*, 2015) o aumento de temperatura, los cuales intervienen en la floración y en la calidad y cantidad de producción semillera (Kelly *et al.*, 2001; Overgaard *et al.*, 2007; Burns, 2012; Pearse, 2016; Minor y Kober, 2016; Gallego-Zamorano *et al.*, 2016).

1.7 Dormancia y viabilidad de las semillas

La germinación de las semillas es una fase crítica en el ciclo de vida de las plantas, principalmente en aquellas que sólo se reproducen sexualmente, debido a que presentan un estado de actividad metabólica reducida llamada latencia o dormancia, la cual se manifiesta cuando factores ambientales como la humedad, temperatura y luz principalmente, no son favorables para que inicie la germinación (Baskin y Baskin, 1998).

La dormancia es causada por uno o más de los siguientes mecanismos: i) inhibidores químicos que impiden el crecimiento; ii) barreras físicas que impiden la absorción o el movimiento de agua, gases o productos químicos dentro de la semilla; y iii) el embrión de la semilla no está completamente desarrollado y necesita tiempo después de la dispersión para madurar (Baskin y Baskin, 1998; 2004; Baskin *et al.*, 2000).

Existen dos clases de semillas, las recalcitrantes y ortodoxas. Las semillas recalcitrantes retienen una humedad relativamente alta, usualmente más de 30% MC, para mantener la viabilidad máxima. A este grupo pertenecen especies de árboles templados (*i.e.*, los encinos, castaños, algunas especies de hayas, entre otras; Soltani, 2003). En contraste, las semillas ortodoxas son aquellas que



mantienen su viabilidad por debajo del 7% MC y se pueden almacenar bajo estas condiciones (Tweddle *et al.*, 2003). El contenido de humedad de la semilla por debajo del cual se pierde la viabilidad varía de manera significativa entre las especies, pero generalmente está por encima del 20% (Kranner *et al.*, 2010).

Muchas especies de *Fagus* se caracterizan por presentar después de la maduración de la semilla diferentes periodos de dormancia y viabilidad. Algunas especies de haya forman bancos de semillas que se almacenan en el suelo forestal y se conservan debido a nevadas posteriores a los eventos semilleros y germinan durante la primavera siguiente, como *F. crenata*, *F. japonica*, entre otras (Ratajczak *et al.*, 2015). No obstante, *F. grandifolia* subsp. *mexicana* no forma bancos de semillas, ya que presentan semillas recalcitrantes y germinan inmediatamente cuando caen al suelo forestal, siendo vulnerables a la depredación y factores microambientales que afectan directamente su germinación (Alvarez-Aquino *et al.*, 2004).

No se conoce cuáles son los mecanismos fisiológicos que ocasionan la dormancia en las semillas de la mayoría de las especies de *Fagus*, debido a su complejidad, ya que intervienen factores exógenos y endógenos, entre los primeros están la testa dura e impermeable, movilización de sustancias de reserva, fitohormonas o la acción conjunta de varios de estos factores; Soltani, 2003; Pawlowski, 2007), y endógenos tales como la cantidad de carbohidratos, agua, fitohormonas que influyen en el tiempo de dormancia de los hayucos (Ratajczak *et al.*, 2015).

En condiciones naturales las semillas de *Fagus sylvatica* se encuentran en un estado de latencia embrionaria profunda, inhibiendo la germinación, incluso cuando se somete a condiciones ambientales adecuadas para la germinación (Soltani, 2003). De este modo, la dormancia se interrumpe cuando las semillas se someten a un proceso de estratificación en frío por tres meses, a una temperatura de 2-5°C (Soltani, 2003; Pawlowski, 2007; Arc *et al.*, 2011). Por tanto, la investigación



sobre la fisiología de los hayucos es necesaria para facilitar la producción generalizada de plántulas y realizar planes de conservación *ex situ* e *in situ* (Yilmaz y Tonguc, 2013).



1.8. Literatura citada

- Alcántara-Ayala O, Luna-Vega I. 2001. **Análisis florístico de dos áreas con bosque mesófilo de montaña en el estado de Hidalgo, México: Eloxochitlán y Tlahuelompa.** Acta Botanica Mexicana 54:51–87.
- Alvarez-Aquino C. 1997. **Estudio poblacional de *Fagus mexicana* Martínez en Acatlán, Veracruz.** Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México. 81pp.
- Alvarez-Aquino C, Williams-Linera G. 2002. **Seedling bank dynamics of *Fagus grandifolia* var. *mexicana* before and after a mast year in a Mexican cloud forest.** Journal of Vegetation Science 13:179–184.
- Alvarez-Aquino C, Williams-Linera G, Newton AC. 2004. **Experimental native tree seedling establishment for the restoration of a Mexican cloud forest.** Restauración Ecológica. 12:412–418.
- Arc E, Galland M, Cueff G, Godin B, Lounifi I, Job D, Rajou L. 2011. **Reboot the system thanks to protein post-translational modifications and proteome diversity: how quiescent seeds restart their metabolism to prepare seedling establishment.** Proteomics. 11:1606–1618.
- Barbeta A, Peñuelas J, Ogaya R, Jump A.S. 2011. **Reduced tree health and seedling production in fragmented *Fagus sylvatica* forest patches in the Montseny Mountains (NE Spain).** Restoration Ecology. 261:2029–2037.
- Barker T.P, Jordan G, Steel A.E, Fountain-Jones M, Wardlaw B, Baker S. 2016. **Microclimate through space and time: Microclimatic variation at the edge of regeneration forest over daily yearly and decadal time scales.** Forest Ecology and Management. 334:174–184.



- Baskin C.C, Baskin J.M. 1998. **Seeds: Ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination.** San Diego, Academic Press.
- Baskin J.M, Baskin, C.C, Li X. 2000. **Taxonomy, anatomy and evolution of physical dormancy in seeds.** *Plant Species Biology* 15:139–152.
- Baskin J.M, Baskin C.C. 2004. **A classification system for seed dormancy.** *Seed Science Research.* 14:1–16.
- Bradshaw R.H.W, Kito N, Giesecke T. 2010. **Factors influencing the Holocene history of *Fagus*.** *Forest Ecology and Management.* 259:2204–2212.
- Bennett K.D. 1985. **The spread of *Fagus grandifolia* across eastern North America during the Last 18 000 years.** *Journal of Biogeography.* 12:147–164.
- Bolte A, Czajkowski T, Kompa T. 2017. **The north-eastern distribution range of European beech.** *Forestry.* 80:413–429.
- Burns K.C. 2012. **Masting in a temperate tree: Evidence for environmental prediction?** *Austral Ecology.* 37:175–182.
- Cabrelli D, Rebottaro T, Effron D. 2006. **Caracterización del dosel forestal y del microambiente lumínico en rodales con diferente manejo, utilizado fotografía hemisférica. Quebracho (Santiago del Estero).** *Revista de Ciencias.*13:17–25.
- Challenger A, Soberón J. 2008. **Los ecosistemas terrestres, en Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad.** CONABIO, México, pp. 87–108.
- Chazdon R. 2008. **Beyond deforestation: Restoring forests and ecosystem services on degraded lands.** *Science* 320:1458-1460.



- Davis M.B, Woods K.D, Webb S.L, Futyma R.P. 1986. **Dispersal versus climate: Expansion of *Fagus* and *Tsuga* into the Upper Great Lakes region.** *Vegetation*. 67:93–103.
- Denk T, Grimm G, Stögerer K, Langer M, Hemleben V. 2002. **The evolutionary history of *Fagus* in western Euroasia: Evidence from genes, morphology and the fossil record.** *Plant Systematics and Evolution*. 232:213–236.
- Denk T. 2003. **Phylogeny of *Fagus* L. (Fagaceae) based on morphological data.** *Plant Systematics and Evolution*. 240:55–81.
- Denk T, Grimm G.W, Hemleben V. 2005. **Patterns of molecular and Morphological differentiation in *Fagus* (Fagaceae): Phylogenetic implications.** *American Journal of Botany* 92:1006–1016.
- Denk T, Grimm G.W. 2009. **The biogeographic history of beech trees.** *Review of Palaeobotany and Palynology* 158:83–100.
- Drobyshev I, Övergaard R, Saygin I, Niklasson M, Hickler T, Karlsson M, Sykes M.T. 2010. **Masting behaviour and dendrochronology of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in southern Sweden.** *Forest Ecology and Management*. 259:2160–2171.
- Ehnis D.E. 1981. ***Fagus mexicana* Martínez: Su ecología e importancia.** Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Escalona F.O, Campos G.C. 1996. **El Bosque mesófilo de montaña y su importancia forestal.** *Revista Ciencias*. Facultad de Ciencias, UNAM. 43:32–39.
- Fang J, Lechowicz M. 2006. **Climatic limits for the present distribution of beech (*Fagus* L.) species in the world.** *Journal of Biogeography* 33:1804–1819.



- Franklin S.E, Hall R.J, Moskal L.M, Maudie A.J, Lavigne M.B. 2000. **Incorporating texture into classification of forest species composition from airborne multispectral images.** International Journal of Remote Sensing. 21:61–79.
- Gang W, Junging L. 1998. **Distribution, regeneration and succession of *Fagus*.** Journal of Forestry Research. 9:1–2.
- Gallego-Zamorano J, Hokkanen T, Lehtikoinen A. 2016. **Climate-driven synchrony in seed production of masting deciduous and conifer tree species.** Journal of Plant Ecology. 11:180–188.
- Godínez-Ibarra O, Ángeles-Pérez G, López-Mata L, García-Moya E, Valdez-Hernández J.V, Santos-Posadas H, Trinidad-Santos A. 2007. **Lluvia de semillas y emergencia de plántulas de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Hidalgo, México.** Revista Mexicana de Biodiversidad. 78:117–128.
- Gorzalak M.A, Asay A.K, Pickles B.J, Simard S.W. 2015. **Inter-plant communication through mycorrhizal networks mediates complex adaptive behaviour in plant communities.** AoB Plants 7:plv050.
- Hacket-Pain A, Friend A.D, Lagueard J.G.A, Thomas P.A. 2015. **The influence of masting phenomenon on growth-climate relationships in trees: explaining the influence of previous summers' climate on ring width.** Tree Physiology. 35:319–330.
- Han Q, Kabeya D, Iio A, Kakubari Y. 2008. **Masting in *Fagus crenata* and its influence on the nitrogen content and dry mass of winter buds.** Tree Physiology. 28:1269–1276.
- Kon H, Noda T, Terazawa K, Koyama H, Yasaka M. 2005. **Evolutionary advantages of mast seeding in *Fagus crenata*.** Journal of Ecology. 93:1148–1155.



- Holland P.E, James A. 2015. **Assessing the efficacy of population-level models of mast seeding.** *Theoretical Ecology*. 8:121–132.
- Huntley B, Bartlein P.J, Prentice I.C. 1989. **Climatic control of the distribution and abundance of beech (*Fagus L.*) in Europe and North America.** *Journal of Biogeography*. 16:551–560.
- Hokusima T, Matsui T, Nishio T, Pignatti S, Yang L, Lu S.Y, Kim M.H, Yoshikawa M, Honma H, Wang Y. 2013. **Phytosociology of the Beech (*Fagus*) Forests in East Asia.** Springer, Heidelberg. 266pp.
- INEGI. 2007. **Conjunto Nacional de Uso del Suelo y Vegetación a escala 1: 250,000, Serie IV, DGG-INEGI, México.**
- Kranner I, Minibayeba F. V, Beckett R.P, Seal C.E. 2010. **What is stress? Concepts, definitions and applications in seed science.** *New Phytologist*. 188:655–673.
- Kelly D, Hart D.E, Allen R.B. 2001. **Evaluating the wind pollination benefits of mast seeding.** *Ecology*. 82:117–126.
- Koenig W.D, Knops J.M.H, Carmen W.J, Pearse I.S. 2015. **What drives masting? The phenological synchrony hypothesis.** *Ecology*. 96:184–192.
- Lamb D, Gilmour D. 2003. **Rehabilitation and restoration of degraded forests.** IUCN y WWF. Gland, Suiza
- Lang P, Dane F, Kubisiak T.L, Huang H. 2007. **Molecular evidence of an Asian origin and a unique westward migration of species in the genus *Castanea* via Europe.** *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 43:49–59.



- Luna-Vega I, Alcántara-Ayala O, Espinosa O.D, Morrone J.J. 1999. **Historical relationship of the Mexican cloud forest: a preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa.** *Journal of Biogeography*. 26:1299–1305.
- Little, E.L.Jr. 1965. **Mexican beech a variety of *Fagus grandifolia*.** *Castanea*. 30:167–170.
- Luna-Vega I, Alcántara A.O, Morrone J.J, Espinosa O.D.E. 2000. **Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, México.** *Journal of Biogeography*. 6:137–143.
- Luna-Vega I, Alcántara A.O. 2004. **Florística del bosque mesófilo de montaña de Hidalgo.** *In:* Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental, Luna-Vega I, Morrone J.J, Espinosa O.D.E (eds.). Las prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F. 191pp.
- Manos P.S, Zhou Z, Cannon C.H. 2001. **Systematics of Fagaceae: Phylogenetic test of reproductive trait evolution.** *International Journal of Plant Sciences*. 162:1361–1379.
- Martínez M. 1939a. **Some notable new trees of Mexico.** *Tropical Woods*. 60:10–11.
- Messaoud Y, Chen H.Y.H. 2011. **The influence of recent climate change on tree height growth differs with species and spatial environment.** *PLoS ONE* 6:e14691.
- Minor D.M, Kobe R.K. 2016. **Masting synchrony in northern hardwood forests: super-producers govern population fruit production.** *Journal of Ecology*. 105:987–998.
- Miranda F. 1947. **Estudios sobre la vegetación de México. V. Rasgos de la vegetación en la Cuenca del Río de las Balsas.** *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. 8:95–114.
- Miranda F, Sharp A.J. 1950. **Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of Eastern Mexico.** *Ecology*. 31:313–333.



- Mirjam M, Schaich H, Bürgi M, Konold W. 2011. **Climate change and nature conservation in Central European forest: A review of consequences, concepts and challenges.** Forest Ecology and Management. 261:829–843.
- Montiel-Oscuro D. 2011. **Estructura poblacional y genética de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*.** Tesis, Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Texcoco.
- Müller-Haubold H, Hertel D, Seidel D, Knutzen F, Leuschner C. 2013. **Climate responses of aboveground productivity and allocation in *Fagus sylvatica*: a transect study in mature forests.** Ecosystems. 16:1498–1516.
- Niembro R.A, Vázquez-Torres M, Sánchez-Sánchez O. 2010. **Árboles de Veracruz: 100 especies para la reforestación estratégica.** Universidad Veracruzana. Estado de Veracruz. 253 pp.
- Nilsson G.S, Wästljung U. 1987. **Seed predation and cross-pollination in mast seedling beech (*Fagus sylvatica*) patches.** Ecology. 68:260–265.
- Pawlowski A.T. 2007. **Proteomics of European beech (*Fagus sylvatica* L.) seed dormancy breaking: Influence of abscisic and gibberellic acids.** Proteomics. 7:2246–2257.
- Pedraza R. A, Williams-Linera G. 2003. **Evaluation of native tree species for the rehabilitation of deforested areas in a Mexican cloud forest.** New Forests 26: 83-99.
- Soltani A. 2003. **Improvement of Seed Germination of *Fagus orientalis* Lipsky.** Tesis Doctoral. Swedish University of Agricultural Sciences.
- Tegel W, Seim A. Hakelberg D. 2014. **A recent growth increase of European beech (*Fagus sylvatica* L.) at its Mediterranean distribution limit contradicts drought stress.** European Journal of Forest Research. 133:61–71.



- Tomaru N, Takahashi M, Tsumura Y, Takahashi M, Ohba K. 1998. **Intraspecific variation and phylogeographic patterns of *Fagus crenata* (Fagaceae) mitochondrial DNA.** American Journal of Botany. 85:629–636.
- Tweddle J.C, Dickie J.B, Baskin C.C, Baskin J.M. 2003. **Ecological aspects of seed desiccation sensitivity.** Journal of Ecology. 91:294–304.
- Ohsawa M. 1990. **An interpretation of latitudinal patterns of forest limits in South and East Asia mountains.** Journal of Ecology. 78:326–339.
- Ohkawa T, Kitamuura K, Takasu H, Kawano S. 2006. **Genetic variation in *Fagus multinervis* Nakai (Fagaceae) a beech species endemic to Ullung Island, South Korea.** Plant Species Biology. 21:135–145.
- Overgaard R, Gemmel P, Karlsson M. 2007. **Effects of weather conditions on mast year frequency in beech (*Fagus sylvatica* L) in Sweden.** Forestry. 80:555–565.
- Pearse I.S, Koenig W.D, Kelly D. 2016. **Mechanisms of mast seeding: resources, weather, cues, and selection.** New Phytologist. 212:546–562.
- Pérez-Rodríguez P.M. 1999. **Las hayas de México: monografía de *Fagus grandifolia* spp. mexicana.** Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo. 51pp.
- Peters R. 1992. **Ecology of beech forests in the northern Hemisphere.** Tesis Doctoral. Wageningen Agricultural University. Wageningen
- Peters R. 1995. **Architecture and development of Mexican beech forest.** In: Vegetation science in forestry, Box E.O, Peet R.K. Masizawa T. Yamada I. Fujiwara K. and Maycock P.F. (eds.). Academic Publishers, Dordrecht.



- Peters R. 1997. **Beech Forests**. Geobotany, Kluwer Academic Publishers; Dordrecht. 170pp.
- Piovesan G, Adams J.M. 2001. **Masting behaviour in beech: linking reproduction and climatic variation**. Canadian Journal of Botany. 79:1039–1047.
- Ponce-Vargas A, Luna-Vega I, Alcántara-Ayala O, Ruiz-Jiménez C.A. 2006. **Florística del bosque mesófilo de montaña de Monte Grande, Lolotla, Hidalgo, México**. Revista Mexicana de Biodiversidad. 77:177–190.
- Price M.F, Gratzner G, Duguma L.A, Kohler T, Maselli D, Romeo R. 2011. **Mountain Forests in a Changing World**. Roma. Published FAO/MPS.
- Price, Martin F, Georg Gratzner, Lalisa Alemayehu Duguma, Thomas Kohler, Daniel Maselli, and Rosalaura Romeo (editors) (2011). **Mountain Forests in a Changing World - Realizing Values, addressing challenges**. Published by FAO/MPS and SDC, Rome.
- Ratajczak E, Kalembe E.M, Pukacka S. 2015. **Age-related changes in protein metabolism of beech (*Fagus sylvatica* L.) seeds during alleviation of dormancy and in the early stage of germination**. Plant Physiology Biochemistry. 94:114–21.
- Rodríguez-Ramírez E.C, Sánchez-González A, Ángeles-Pérez G. 2013. **Current distribution and coverage of Mexican beech forests *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* in Mexico**. Endangered Species Research. 20:205–216.
- Rodríguez-Ramírez E.C. 2014. **Composición florística, estructura y distribución espacial de los bosques de Haya (*Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*) del estado de Hidalgo, México**. Tesis, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo



- Rodríguez-Ramírez E.C, Sánchez-González A, Ángeles-Pérez G. 2016. **Relationship between vegetation structure and microenvironment in *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* forest relicts in Mexico.** Journal of Plant Ecology. 11:237–247.
- Rodríguez-Ramírez E.C, Luna-Vega I, Rozas V. 2018. **Tree-ring research of Mexican beech (*Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*) a relict tree endemic to Eastern Mexico.** Tree Ring Research. 74:94–107.
- Rodríguez-Ramírez E.C, Martínez-Falcón A.P, Luna-Vega I. 2018. **Spatial patterns of Mexican beech seedlings (*Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* (Martinez) A.E Murray): influence of canopy openness and conspecific trees on recruitment mechanisms.** Annals of Forest Science 75:1–9.
- Rodríguez-Ramírez E.C, Terrazas T, Luna-Vega I. 2018. **The influence of climate on the masting behavior of Mexican beech: growth-rings and xylem anatomy.** Trees *in press*.
- Rowden A, Robertson A, Allnutt T, Heredia S, Williams-Linera G, Newton A.C. 2004. **Conservation Genetics of Mexican Beech, *Fagus grandifolia* var. *mexicana*.** Conservation Genetics. 5:475–484.
- Rzedowski J. 1978. **Vegetación de México.** Ed. Limusa, México. México, D.F 146pp.
- Rzedowski J. 1996. **Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México.** Acta Botánica Mexicana. 35:25–44.
- Rzedowski J. 2015. **Flora del bajío y regiones adyacentes: Catálogo preliminar de las especies de árboles silvestres de la Sierra Madre Oriental.** Instituto de Ecología, A.C. Centro Regional del Bajío Pátzcuaro, Michoacán. 143pp.



SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. **Norma Oficial Mexicana NOM-059 SEMARNAT-2010**, Protección ambiental—Especies nativas de México de flora y fauna silvestres—Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio—Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. Segunda Sección, México, Distrito Federal.
www.profepa.gob.mx/innovaportal/file/435/1/NOM_059_SEMARNAT_2010.pdf

Téllez-Valdés O, Dávila-Aranda P, Lira-Saade R. 2006. **The effects of climate change on the long-term conservation of *Fagus grandifolia* var. *mexicana*, an important species of the Cloud Forest in Eastern Mexico.** Biodiversity and Conservation. 15:1095–1107.

Valencia A.S, Gual-Díaz M. 2014. **La Familia Fagaceae en el bosque mesófilo de montaña de México.** Botanical Sciences. 92:193–204.

Valencia A.S, Flores-Franco G, Jiménez-Ramírez J, Mora-Jarvio M. 2017. **Distribution and diversity of Fagaceae in Hidalgo, Mexico.** Botanical Sciences. 4:1–62.

Walter H. 1977. **Zonas de vegetación y clima. Breve exposición desde el punto de vista causal y global.** Ed. Omega. Barcelona, España. 245pp.

Williams-Linera G, Devall M.S, Alvarez-Aquino C. 2000. **A relict population of *Fagus grandifolia* var. *mexicana* at the Acatlan Volcano, Mexico: structure, litterfall, phenology and dendroecology.** Journal of Biogeography. 27:1297–1309.

Williams-Linera G, Rowden A, Newton C. 2003. **Distribution and stand characteristics of relict population of Mexican beech (*Fagus grandifolia* var. *mexicana*).** Biological Conservation. 109:27–36.



- Williams-Linera G. 2015. **El bosque mesófilo de Montañana, veinte años de investigación ecológica ¿Qué hemos hecho y hacia dónde vamos?** Madera y Bosque. 21:51-61.
- Williams-Linera G, López-Barrera F, Bonilla-Moheno M. 2015. **Estableciendo la línea de base para la restauración del bosque de niebla en un paisaje periurbano.** Madera y Bosques. 21:89-101.
- Yilmaz M, Tonguc F. 2013. **Dormancy level and dormancy-breaking pretreatments in sedes of *Fraxinus ornus* subsp. *cilicica*, an endemic to Turkey.** Propagation of Ornamental Plants. 13:40–45.
- Yu-Sheng L, Wei-Ming W, Monohara A. 1998. **China's beech forests in the PreQuaternary.** Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Geowiss. Reihe. 1:151–166
- Zahawi R.A, Holl K. D, Cole R. J, Reid J. L. 2013. **Testing applied nucleation as a strategy to facilitate tropical forest recovery.** Journal of Applied Ecology 50:88–96.
- Zvacek Z, Walther H. 1989. **Paleobotanical studies in Fagaceae of the European Tertiary.** Plant Systematics and Evolution. 162:213–229.



Capítulo II

Ecología de la germinación de las semillas de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*, un árbol relictivo y en peligro de extinción del bosque mesófilo de montaña de México

2.1 Resumen

Los bosques de *Fagus* (hayedos mexicanos) en México se encuentran restringidos a los bosques mesófilos de montaña de la Sierra Madre Oriental (Rzedowski 1986), generalmente se encuentran codominando con *Magnolia schiedeana* Schltl. Se considera a los bosques de *Fagus* en peligro de extinción por su endemidad, relictualidad, cambio de uso de suelo y tala clandestina a la cual es vulnerable. Los hayedos mexicanos están conformados por especies arbóreas como *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* (Martínez) A.E. Murray, *M. schiedeana*, *Quercus meavei*, *Q. delgadoana*, *Q. trinitatis*, *Clethra mexicana* DC., *Befaria aestuans* L. con distintas especies de helechos arborescentes (*i.e.*, *Cyathea fulva* (M. Martens & Galeotti) Fée, *Dicksonia sellowiana* var. *arachneosa* y *Alsophila firma* (Baker) D.S. Conant) (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2013).

En este trabajo se evaluó la producción de semillas del haya mexicana antes, durante y después de un evento semillero (año 2017) en un bosque mesófilo de montaña (BMM). Esta investigación se llevó a cabo en la Reserva Natural "Tuto" ubicada en la parte oriental de Hidalgo, México. Analizando el comportamiento de la germinación en condiciones *in situ* y *ex situ*, así como su relación con la humedad del suelo y la incidencia de la luz. Los árboles madre de las hayas mexicanas exhiben una gran variabilidad de la producción de hayucos; aproximadamente el 60% de los árboles de haya muestreados producen más del 90% de semillas viables. En julio, los lotes de hayucos mostraron una viabilidad nula (0%) y el 100% de ellos eran inmaduros. Para agosto, los lotes de hayucos mostraron alta viabilidad (83.3%) y 14.5% de ellos fueron improductivos (vacíos). Finalmente, la viabilidad



disminuyó en septiembre (solo el 4% de las semillas) y los hayucos fueron atacados por hongos (52%). Observando que después de 120 días, solo el 5% de los hayucos caídos sobrevivieron debajo de los árboles madre. Los hayucos caídos son protegidos por los arboles madre del haya mexicana proporcionándoles micrositios apropiados, incluyendo sombras y ambientes húmedos para germinar. Las tasas de germinación en condiciones *ex situ* fueron superiores al 90%. Sugiriendo que se necesitan estudios coordinados a largo plazo basados en los bosques para identificar los micrositios adecuados para la germinación, la plántula y la dinámica del árbol joven en respuesta a los cambios climáticos. Además, se necesitan estudios basados en la comunidad para permitir manipulaciones de componentes bióticos para aumentar el reclutamiento de árboles del BMM y suprimir especies indeseables. Concluyendo que los requisitos ecológicos en diferentes etapas de crecimiento pueden ser considerados para la conservación y el manejo de esta especie endémica arbórea en peligro de extinción.



Capítulo II

Seed germination ecology of Mexican beech (*Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*), a relict and endangered tree species from the Mexican Montane Cloud Forest

2.2 Abstract

We assessed the beechnut production from mother Mexican beech trees (*Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*) before, during and after a masting event (year 2017) in a Mexican Tropical Montane Cloud Forest. We analyzed germination behavior at *in situ* and *ex situ* conditions as well as its relationship with soil moisture and light incidence. This research was carried out in the Natural Reserve “Tuto” located in the eastern part of Hidalgo, Mexico. Our study show that mother Mexican beeches exhibit a great variability of beechnut production; about 60% of the sampled beech trees produce more than 90% of viable seeds. On July, the beechnut batches exhibited null viability (0%) and 100% of them were immature. For August, the beechnut batches presented a high viability (83.3%) of which 14.5% were unproductive (empty). Finally, seed viability lowered to 4% during September and 52% of beechnuts were infested by fungi. We observed that, after 120 days, only 5% of the germinated beech seedlings survived under mother Mexican beeches. Germination rates in *ex situ* conditions were higher than 90%. We conclude that mother Mexican beech trees shelter the fallen beechnuts providing them with appropriate microsites, including shadow and humid environments to germinate. We suggest that coordinated, long-term forest-based studies are needed to identify proper microsites for germination, seedling and sapling dynamics in response to climatic changes. We conclude that community-based studies at different growth stages should be considered in the conservation and management of this endangered TMCF trees and to suppress undesirable species.



2.3 Introduction

Tropical Montane Cloud Forests (TMCFs) constitute a relict vegetation type that grow at the main Mexican montane systems. The main role of cloud immersion in this vegetation type is the shaping of this vegetation's physiognomy, a process which is further accentuated by its recurrence across sites in which temperature, precipitation, elevation and winds, among other factors, exhibit wide variation (Villaseñor, 2010; Fahey *et al.*, 2016). These forests are also represented in other places in the Americas (*i.e.*, Mexico, Central America, South America and the Caribbean), as well as in the Pacific Islands, Middle Africa and southeast Asia (Hamilton *et al.*, 1995). The altitude of the climatic tree-line varies widely from 700 m in the far North, to over 4500 m in the sub-tropical Andes (Price *et al.*, 2011).

TMCF trees benefit from high rates of rainfall during the rainy season, while also taking benefit of 'hidden' precipitation (*i.e.* mist, cloud water and fog) during the dry season (Bruijnzeel *et al.*, 2010; Gual-Díaz and Rendón-Correa, 2014; González-Martínez *et al.*, 2016; Hu and Riveros-Iregui, 2016). The pronounced seasonality affects the patterns of seed production (including mass flowering events), germination, survival and seedling development (Smith *et al.*, 1990; Koenig, 2015). The growth period of the TMCF trees is usually restricted to a short rainy season, during this time seeds are expected to germinate, and seedlings to get established (Alvarez-Aquino *et al.*, 2004; Pedraza-Pérez and Williams-Linera 2005). The canopy cover of the TMCF is renovated in the pre-rainy season, when new leaves show up and old ones are shed off. Seedlings emerging in the next rainy season experience a reduction in the intensity of light under constricted canopy conditions: this reduction of light could provide a higher soil moisture. In open-canopy conditions, seedlings experience high light intensity and face competition against fast-growing saplings (Cleavitt *et al.*, 2008; Wagner *et al.*, 2010; Nelson 2017).



Mexican beech (*Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* (Martínez) A.E. Murray) is a long-lived, semi-deciduous, shade tolerant and endemic tree inhabiting small fragments (2–42.5 ha) at the Sierra Madre Oriental in eastern Mexico (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2013). This beech tree has been dated back as far as 20.03 Ma BP. This subspecies presents long periods between mast years, at every 2–8 years (Ehnis, 1981; Pérez-Rodríguez, 1999; Williams-Linera *et al.*, 2000; Godínez-Ibarra *et al.*, 2007) and it is considered as an endangered species under Mexican laws (SEMARNAT, 2010; González-Espinosa *et al.*, 2011). The forests where this tree is present are currently threatened by human activities, such as illegal logging and deforestation (Williams-Linera, 2000; Téllez-Valdés *et al.*, 2006; Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2013).

Mexican beech faces significant decline in reproductive success because its beechnuts require specific microenvironmental conditions to ensure germination (Alvarez-Aquino and Williams-Linera, 2002; Godínez-Ibarra *et al.*, 2007). Mexican beech's beechnuts possess a subtle morphological nature, with a short-lived embryo not tolerant to dry environments. In general, beechnuts require high moist conditions ($\approx 15\%$) to break dormancy and ensure germination (León-Lobos and Ellis, 2002; Plue *et al.*, 2010). Mexican beechnuts develop and ripen by late summer (June–July), and disperse and germinate immediately by early fall (August–September). Slight changes in climate (mainly in temperature and moisture) displace beechnuts' germination timing, affecting the survival of seedlings and thus the persistence of this relict and endangered tree from the TMCF. The presence of mother trees, together with microenvironmental conditions, provide sheltering effects during the first development stages (Peters, 1992; Miguchi, 1995; Gorzelak *et al.*, 2015). We expect that by emulating these conditions in an *ex situ* environment, the germination of Mexican beech beechnuts will successfully take place.

The present study aimed to (1) estimate the annual production of beechnuts during the masting event that occurred in 2017; (2) characterize the viability of the beechnuts before, during and after



this masting event; (3) assess the beechnut germination and beech seedling establishment in *ex situ* and *in situ* conditions; and (4) determine the relationship of the effect of mother beech trees on the beechnut production and their connection to soil moisture and light incidence.

2.4 Material and methods

2.4.1 Study site

Beechnuts from Mexican beech, here referred as seeds, were collected from July to September 2017 in shallow ravines (<40–21.5°) at north-facing slopes in the Natural Reserve “Tuto”, Medio Monte locality, San Bartolo Tutotepec municipality, Hidalgo state, Mexico (20°24'50''N, 98°14'24''W; 1800–1944 m asl). The area presents a temperate climate (Cb sensu García 1988) characterized by mild temperatures (14.5–24.4°C), a dry-cool season from November to January, dry–warm season from early February to May, cool summer (June to July) and wet-cool seasons from August to October (Peters, 1995; Williams-Linera *et al.*, 2000). It presents a Humic dominant soil type (Th) (FAO-UNESCO, 1988), with a light sandy–clay loam texture and pH values between 4 to 6 (Peters, 1995).

Mexican beech forests' canopy is also comprised of other tree species that can be found at higher altitudes (Miranda and Sharp, 1950; Williams-Linera *et al.*, 2000), such as ocotes (*Pinus patula* Schltdl. & Cham. *Pinus teocote* Schltdl. & Cham.), several oak species (*Quercus delgadoana* S. Valencia, Nixon & L. M. Kelly, *Q. meavei* Valencia-A. Sabás & Soto and *Q. trinitatis* Trel.) and sweetgum (*Liquidambar styraciflua* L.). The mid-arboreal layer (10-20 m) is mostly composed of Magnolia (*Magnolia schiedeana* Schltdl.), Mexican *Clethra* (*Clethra macrophylla* M. Martens & Galeotti), tarflower (*Befaria aestuans* L.) and Eastern Hop Hornbeam (*Ostrya virginiana* (Mill.) K. Koch). The low-arboreal layer (<10 m) is composed of *Cyathea fulva* (M. Martens & Galeotti) Fée, *Dicksonia sellowiana* var. *arachneosa* Sordiro and rarely *Zanthoxylum melanostictum* Schltdl. & Cham.



2.4.2 Mother trees selection

To estimate beechnut production, we selected 20 dominant mother beech trees with diameter at breast height (DBH) ≥ 100 cm; ≥ 15 m height; and ≥ 50 years old. To determine the age of each mother beech tree, one wood core was sampled at 1.3 m (breast height) with a Haglof® borer. To protect the trees, the increment borers were extracted during the dormant season; the holes were filled with treated cork (i.e. treated with a mixture 80% ethanol or isopropanol and 20% purified water), which are effective against a broad spectrum of bacteria, fungi, and viruses (Lorenz, 1944; Toole and Gammage, 1959; Thiercelin *et al.*, 1972).

The cores were dried at room temperature and glued to wooden bases. These cores were mounted and polished successively with two different coarse grit sizes (100 and 360) and smoothed with four different grit sandpapers (400, 600, 800 and 1000), until the xylem's cellular structure was visibly defined in a transverse plane under a stereoscopic microscope (Leyca S6D) 100X magnification. We measured tree-ring widths using a stereoscopic microscope and a Velmex Tree-Ring Measuring System with accuracy of 1/100 mm using the software TSAP-Win v. 4.67c (Rinn, 2003). Tree-ring series were cross-dated following the same criteria as used for other trees inhabiting the northern hemisphere; we assigned to every ring the year in which growth started. Cross-dating was verified with the software COFECHA (Holmes, 1983; Grissino-Mayer, 2001). The computer software COFECHA allowed us to identify missing rings, false rings and cross-dating errors.

2.4.3 Beechnut survey

We made four visits to the forest studied, one per month through June to September. For each visit, we randomly harvested from the forest floor 100 beechnuts within a radius of 1.5 m around the trunk



of each mother beech tree (Fig. 1). Beechnuts were stored at 3 to 5°C (Gosling, 2007) in a laminated aluminium–foil package (15 x 15 cm) to avoid loss of moisture ($\approx 15\%$) and to keep an adequate temperature ($\leq 5^\circ\text{C}$; FAO, 1985). Beechnuts were counted and classified into four categories (1) undamaged; (2) beechnuts damaged by insects (i.e. with typical oviposition marks or found with larvae); (3) beechnut cupules; and (4) beechnuts infested by fungi (Fig. 2; Godínez-Ibarra *et al.*, 2006).

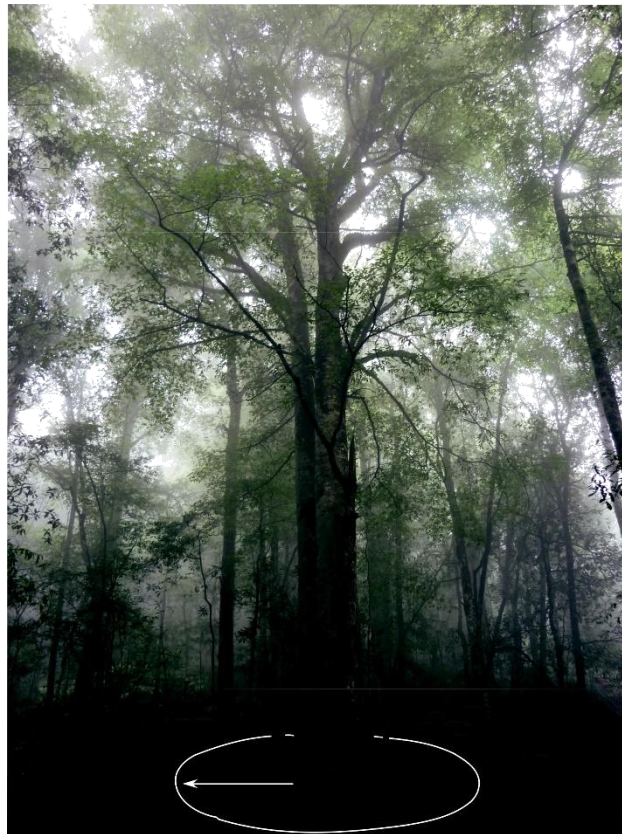


Figure 1. Beechnut survey around mother Mexican beech tree.



Figura 2. Beechnut classification: A) undamaged; B) beechnuts damaged by insects; C) empty; D) beechnut cupule; E) beechnuts infested by fungi.

2.4.4 Seed viability

To determine beechnut viability, we randomly collected 100 beechnuts outside the shelter of each mother beech tree. Each one was placed on a rectangular 5 x 10 cm metal plate covered by a cotton bed, in which six beechnuts were positioned at approximately 0.5 cm between them (Fig. 3). With this method we got nine plates containing 54 beechnuts. We determined beechnut viability by observing the developmental stage of the embryos using an X-ray microtomograph (microCT system) with an exposure time of 3 seconds. The images were obtained with an X-ray tube (Apogee XTG5011) with a nominal focal spot size of 35 μm , 50 kVp maximum voltage, 1.0 mA maximum anode current, 22° cone beam angle, fixed tungsten anode and a thin beryllium exit window (Martínez-Dávalos,



2010). The analysis was done at the Laboratory of Experimental Physics in the Institute of Physics, Universidad Nacional Autónoma de México.



Figura 3. Rectangular 5 x 10 cm cotton bases to assess beechnut viability.

The set of beechnuts were divided into five viability classes as suggested by Tylek and Walczyk (2002) and Godínez-Ibarra *et al.* (2007): 1) undamaged; 2) beechnuts attacked by insects; 3) empty; 4) immature beechnuts; and 5) beechnuts infested by fungi. A t-Student test was used to evaluate the significance of the differences between the viability classes. This analysis was performed using SigmaStat v. 4.0 (Jandel Scientific, 2016).

2.4.5 Beechnut germination

We randomly collected another set of 400 beechnuts on August 2017 within the forest studied, following the methods as stated above to explore their *in situ* and *ex situ* germination conditions.

2.4.5.1 *In situ*

We imbedded 200 collected beechnuts into pots with Humic soil from the forest studied beside 20 mother beech trees. We monitored beechnuts' gemination in a monthly basis from July to September



2017. The possible causes of mortality were classified into (1) nonspecific herbivory, in the case of dead seedlings with consumed cotyledons; (2) damping-off, in the case of dead seedlings with rotten stems at ground level caused by fungi; (3) drought, in the case of dead seedlings with dried-up cotyledons; and (4) by frost, where seedlings were found to be completely dry. These data were statistically analyzed using a SigmaStat software (Jandel Scientific, 2016).

2.4.5.2 *Ex situ*

Beechnuts were sown in germination trays with sterile moist Humic soil and a mixture of several macrofungi species (i.e. *Amanita jacksonii* Pomerl., *Tylopilus felleus* (Bull.) P. Karst., *Boletus rubropunctus* Peck and *Russula mexicana* Burl.) associated with Mexican beech forest (Rodríguez-Ramírez, 2009). The trays were placed in a germination chamber and kept at 20°C with natural illumination and 80% moisture (Peters, 1992; Godínez-Ibarra *et al.*, 2007). The greenhouse is located inside the Universidad Nacional Autónoma de México.

We considered that beechnut germination occurred when the radicle protruded past 3 mm from the seed coat and showed evidence of geotropism. The germination trays were monitored every day and counted positive beechnut germination. All the beechnuts that germinated during the test were transplanted to pots with Humic soil gathered from the forest site. The seedling category was given when individuals surpassed a size threshold of 0.5 cm (Cleavitt *et al.*, 2008).

During the germination test, mean time germination (MTG) was calculated according to the following formula:

$$t = \frac{\sum_{i=1}^k n_i t_i}{\sum_{i=1}^k n_i}$$



where t_i = the time from the start of the experiment to the i th observation (day), n_i = number of seeds germinated at the i th time (number that corresponds to the i th observation), and k = time of the last germination (Bewley and Black, 1994).

We used a generalized linear model (GLM) or univariate analysis to determine significant differences in beechnut germination. Data were log-transformed and subjected to an Analysis of Variance (ANOVA) and pairwise post-hoc Tukey comparisons.

All the *ex situ* analyses were performed using the CANOCO v. 5 statistical software (Šmilauer and Lepš, 2014).

2.4.6 Microenvironmental conditions

The soil moisture and light incidence were measured for each mother beech tree. These factors were measured between 8:00 am and 12:00 pm to standardize the daily soil moisture and light incidence fluctuations (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2016) for a four-month period (June to September 2017).

The soil moisture was monthly randomly measured to a depth of 2 cm using a hygrometer (Lincoln Soil Moisture Meters) below each mother beech tree. This factor was valued on a scale from 1 to 10, where 1 = dry and 10 = saturated. We took four soil moisture measurements at the four main cardinal points (i.e. N, S, E and W) of the 20-selected mother beech trees. We undertook a statistical analysis of these soil data using the average values to represent the soil moisture.

Light incidence was measured for each mother beech tree at the four cardinal points once per visit, using a canopy densitometer (Model A, Lemmon, 1956; Fiala *et al.*, 2006). These data were averaged for statistical analyses.



2.4.7 Relationship between microenvironment conditions and beech seedlings

To estimate the relationship of the effect of mother beech trees' beechnut production and its possible association to soil moisture and light incidence, as described by Harcombe *et al.* (1982), Peters (1995) and Alvarez-Aquino and Williams-Linera (2002), we carried out a constrained ordination method (CCA) on data matrices of the mother beech trees, beechnut production and the mean values of the soil moisture and light incidence (June to September). The analysis was performed using the CANOCO v.5 statistical software (Šmilauer and Lepš, 2014).

2.5 Results

Mother beech trees showed considerable variability among age (102 to 265 years old), diameter at breast height, and height (Table 1). They also exhibited a great variability in beechnut production; for example, about 60% of the sampled beeches produced more than 90% of the total number of undamaged beechnuts (Figure 4; Table 1). In August we registered the greatest number of productive beechnuts.

We classified the freshly harvested beechnuts in five viability classes: undamaged, beechnuts damaged by insects, empty, immature and beechnuts infested by fungi. Significance of differences among these groups was also evaluated using a t-Student test. Exposure of beechnuts to 50 kVp maximum voltage for 3s enabled a clear visualization of the embryo morphology and endosperm. On July, beechnut lots showed null viability (0%) and 100% were immature. By August the beechnut lots showed high viability (83.3%) and only 14.5% were unproductive (empty). Finally, viability was low on September (only 4%); at this time, we found beechnut infested by fungi (52%) (Figure 5).

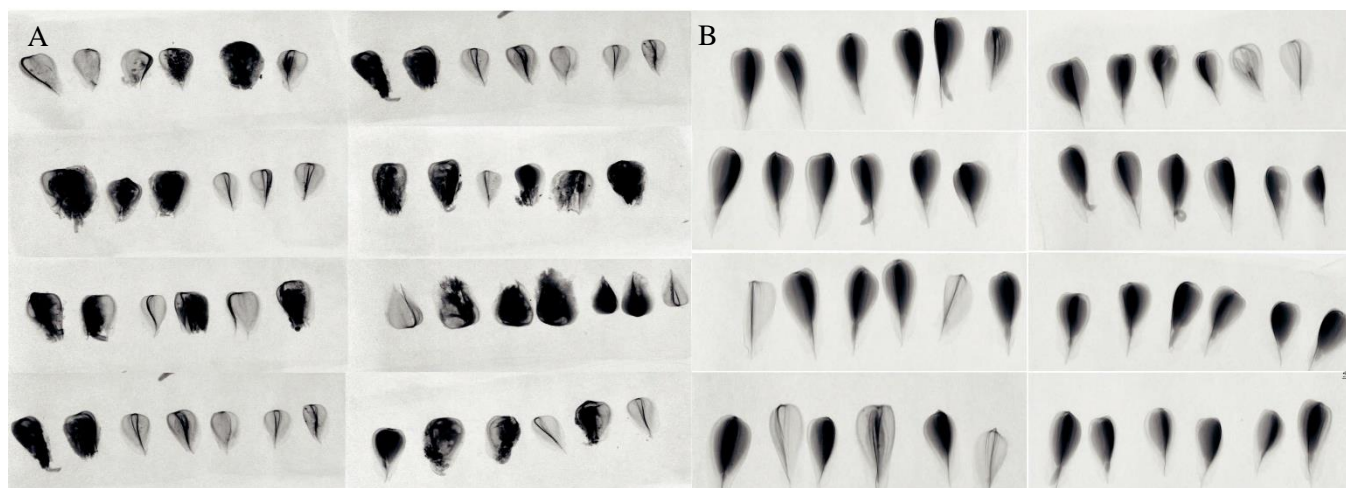


Figure 5. X-ray photography of beechnuts: A= August; and B= September: The letter represents: 1) undamaged; 2) beechnuts damaged by insects; 3) empty; and 4) beechnuts infested by fungi.

The analysis of Mexican beechnut germination *in situ* in the study forest during growing season (August–September) showed that they immediately germinate. Other species of Asian beeches enter in a dormant phase until the environmental conditions get favorable to germinate (i.e. *Fagus crenata* and *F. japonica*). After 120 days, only 10 of the 200 beechnuts survived (5%) under mother Mexican beeches. Although germination rate apparently raised with shade-tolerance, the statistical analysis conducted by Kruskal–Wallis test revealed that there were no significant differences among different causes of mortality ($X^2= 5.38$, $P = 0.080$) (Table 2).

Table 2. Mean \pm standard deviation of beechnut germination and survival under mortality at *in situ* conditions

	Beechnut mortality			
	Herbivory	Damping-off	Drought	Frost
Germination (%)	90.1 \pm 03.0 ^a	9.1 \pm 0.7 ^b	0.1 \pm 0.1 ^a	10.2 \pm 2.0 ^b
Survival (%)	20.1 \pm 05.0 ^a	4.4 \pm 00.4 ^a	0.1 \pm 0.2 ^a	3.7 \pm 0.8 ^b

Different letter(s) after the means in each row show significant difference among the beechnut mortality at $P = 0.05$.



Beechnuts' germination in greenhouse exhibited significant higher rates, over 90% in contrast to *in situ*, as shown in Table 2. After the germination period, the survival rates of Mexican beech seedlings were generally very high in the greenhouse ($90.8 \pm 1.1\%$). The MTG was 20.5 and the time to start germination varied from 3 to 5 days (Figure 6).

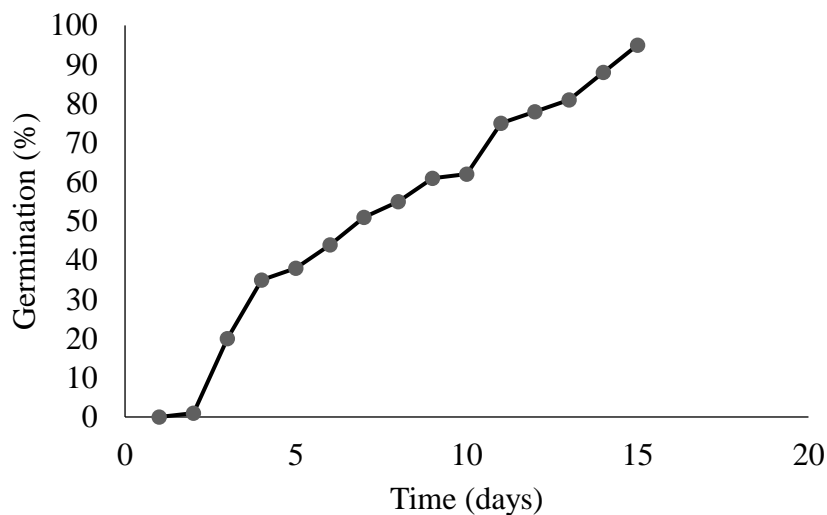


Figure 6. Germination rates (mean \pm 1 SE) under controlled conditions of Mexican beech. Total number of sown beechnuts =200.

The values of the first two ordination axes were $\lambda_1 = 0.427$ and $\lambda_2 = 0.014$; the two axes explained 100% of the variation in the data (Table 3).



Table 3. Eigenvalues and percentage of variance explained by the four ordination axes (CCA), and by relationship mother tree beechnut production-microenvironmental in the study forest

	Canonical axes				Total inertia
	1	2	3	4	
Eigenvalues	0.427	0.014	0.591	0.416	1.627
Beechnut production-microenvironmental					
Correlations	0.742	0.18	0	0	
Cumulative percentage variance					
of mother tree beechnut production data	26.3	27.1	63.5	89	
of mother tree beechnut production-microenvironmental relation	96.7	100	0	0	



Mother beech trees showed considerable variability among age (102 to 265 years old), diameter at breast height, and height (Table 1).

Table 1. Mother Mexican beech trees location, diameter at breast height (DBH), height, age and total beechnut production

Mother Mexican beech tree	Latitude (N)	Longitude (E)	DBH (cm)	Height (m)	Age	Total beechnut production			
						Undamaged	Beechnut damaged by insects	Beechnut cupules	Beechnut infested by fungi
A	578703	2257572	100	16	125	541	5	109	12
B	578709	2257575	120	25	145	650	14	380	15
C	578729	2257609	220	23	245	825	21	124	21
D	578697	2257593	130	22	164	654	10	201	18
E	578677	2257572	120	25	160	524	2	2065	14
F	578671	2257596	110	16	112	1021	26	1054	75
G	579986	2255961	100	18	102	542	15	851	81
H	578963	2255937	300	30	265	654	14	701	300
I	579045	2254847	115	24	106	600	2	654	124
J	579912	2260102	140	22	124	541	0	352	0
K	578509	2256941	110	20	114	235	10	251	10
L	578524	2256904	115	18	112	114	8	487	16
M	578556	2256873	200	30	194	231	4	854	3
N	578612	2260124	102	31	108	125	5	1001	11
O	578559	2256842	390	25	270	821	20	1985	14
P	578378	2257004	100	26	168	200	1	754	17
Q	578407	2257038	200	30	250	284	18	2015	21
R	578387	2257035	180	25	171	300	6	1547	0
S	579013	2260121	124	35	156	450	4	632	1
T	579651	2261245	115	30	140	210	0	1001	19



They also exhibited a great variability in beechnut production; for example, about 60% of the sampled beeches produced more than 90% of the total number of undamaged beechnuts (Figure 4; Table 1).

In August we registered the greatest number of productive beechnuts.

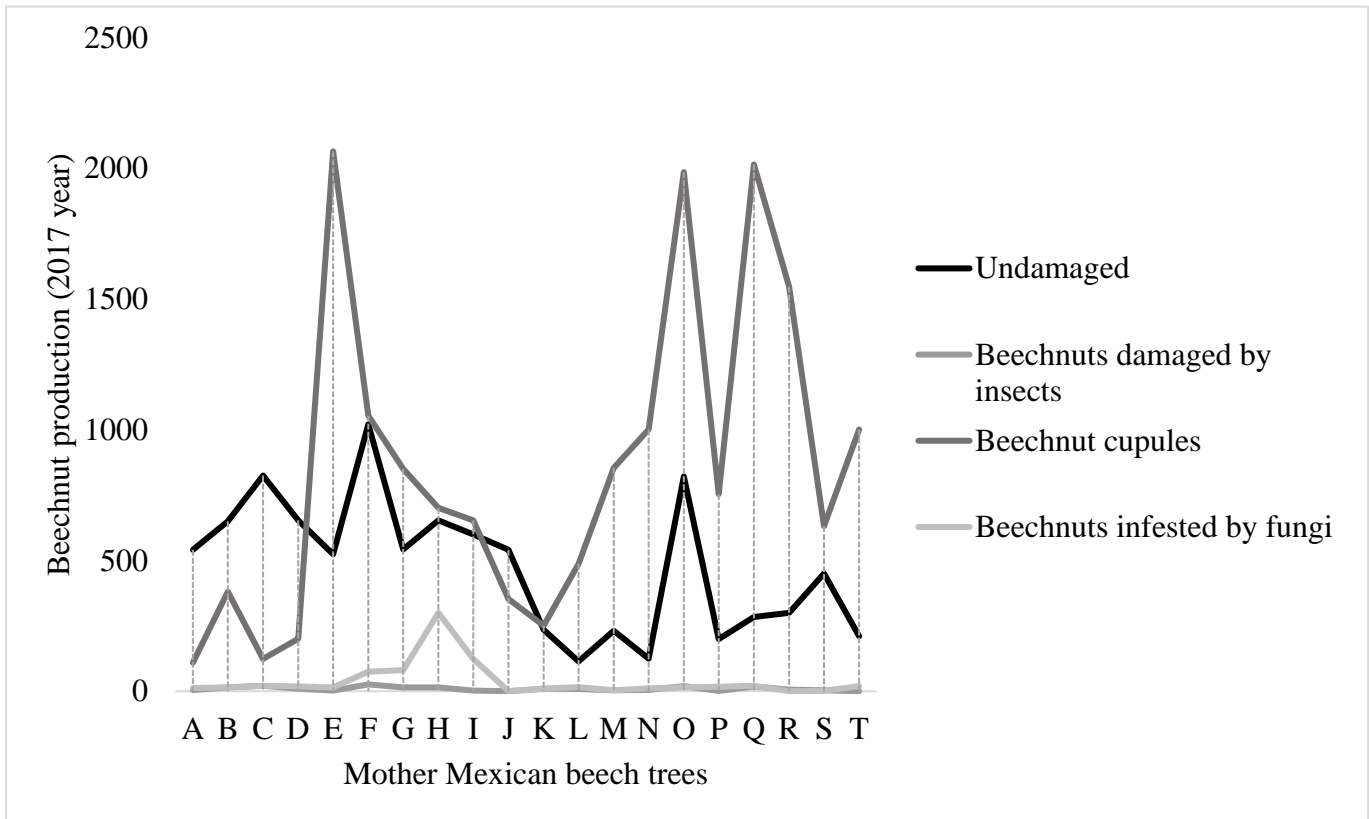


Figura 4. Differences total beechnut production between mother Mexican beech trees.

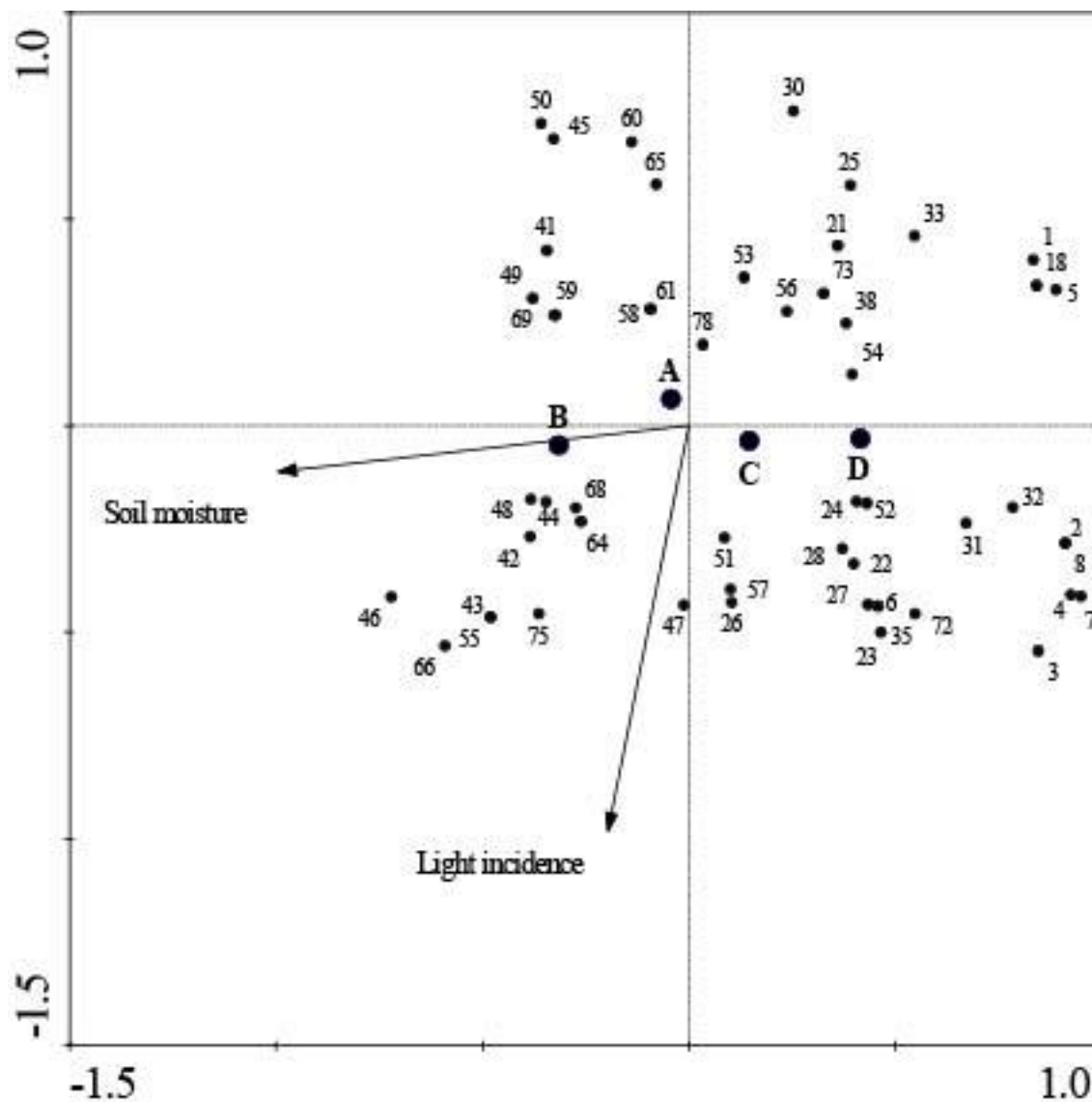


Figure 7. Constrained ordination analysis (CCA) of the study forest, illustrates the correlation of micro-environmental factors (soil moisture and light incidence) (vectors). A = immature bechnuts; B = bechnuts damaged by insects; C = undamaged bechnuts; and D = beechnut cupules, indicating a high production of bechnuts by the mother trees. The little dots (*i.e.*, 1, 2, 3...) represent the mother trees.



2.6 Discussion

Mother Mexican beech trees provide beechnuts with the appropriate microclimatic conditions that allow for their germination and survival until seedlings access to light by themselves (Peters, 1992). Our results suggest that each mother beech tree produce distinct beechnuts quality, as reported in other species of *Fagus* [i.e. *F. crenata* (Hirota *et al.*, 1993); *F. sylvatica* (Gugala, 2002); and *F. orientalis* (Yilmaz, 2008)]; where the oldest mother beech trees tend to have increased production of undamaged developed beechnuts in contrast with younger mother trees. Nevertheless, despite the differences detected in the quantity and stage of development of the beechnuts produced by different mother Mexican beech trees (Table 1; Fig. 4), beechnut production was carried out synchronously across the different mother beech trees studied. This finding suggests that mother beech trees might be responding to some environmental factors that enable them to simultaneously synchronize the climax in seed productivity (Övergaard *et al.*, 2007; Koenig *et al.*, 2015; Pearse *et al.*, 2016).

In the Mexican beech populations, beechnuts germination quickly occurs because environmental conditions favor the process. Beechnuts from the Mexican beech are recalcitrant and lose viability almost immediately (Niembro-Rocas *et al.*, 2010). We found that beechnuts that are kept without sufficient humidity lose viability in few days. For conservation purposes, it is critical to detect the amount of time it takes the seeds to lose their viability and whether they will present reduced vigor following germination. The constrained ordination analysis suggested that mother trees provide beechnuts with appropriate canopy openness conditions (25%; Peters, 1992) and soil moisture (15%; León-Lobos and Ellis, 2002; Plue *et al.*, 2010) before, during and after a masting event. These results confirm that Mexican beech strategies optimize their performance, depending on their available abiotic resources (Fig. 7; Table 3).



As revealed by the X-ray image analysis, embryo development for most beechnuts varied across the three recollection months. We found that seed embryos were immature at the month of July, suggesting early abortion of seeds, they reached maturity during August and weakened at September (Fig. 5). Thus, we suggest that the patterns observed in the viability in freshly harvested beechnuts is, in general, dependent on development, temperature, and seed moisture as suggested by Harrington (1972) and Copeland and McDonald (1999). The X-ray image analysis was useful to assess Mexican beechnut viability during and after the masting events. Earlier, this type of analysis has been used in assessing the viability of tree species such as oriental beechnut (*Fagus orientalis*; Soltani, 2003), common beechnuts (*Fagus sylvatica*; Tylek and Walczyk, 2002), Scots pine seeds (*Pinus sylvestris* var. *montana* (Mill.) Aiton; Shen and Odén, 1999) and English oak acorns (*Quercus rubra* L.; Goodman *et al.*, 2005).

The present study revealed sharp differences between beechnut germination *in situ* and *ex situ*. We observed that older mother Mexican beech trees produce higher amounts of undamaged beechnuts that latter were able to germinate successfully; unfortunately, the possible causes of mortality of these seedlings (i.e. herbivory, damping-off, drought, frost) were not clearly detected (Table 2). Similar results were found for *Fagus orientalis* in the Middle East (Giannini, 1971; Mousavi, 2000; Tabari, 2008), *F. sylvatica* in Europe (Peltier *et al.*, 1997), *F. grandifolia* in the USA (Cleavitt *et al.*, 2008), *F. crenata* and *F. japonica* in Japan (Nakashizuka, 1987; Abe *et al.*, 2002) and *F. hayatae*, *F. chienii*, *F. lucida*, *F. longipetiolata* and *F. engleriana* (Cao, 1995; Guo, 2004; Yang *et al.*, 2005; Xie *et al.*, 2017) in China. For all beech species worldwide, high survival rate of seedlings occurred within small canopy openings.

Ex situ seed germination depends on different factors, storage period for seeds being one of the most relevant, where there exists a negative correlation between time length and seed viability



(Alvarez-Aquino *et al.*, 2004; Toledo-Aceves, 2017). Mexican beechnuts' germination percentage was higher in greenhouse conditions than at *in situ* conditions. We attribute this to environmental conditions management, specially to the control of biotic negative interactions since forest floor was collected from below mother Mexican beech trees and latter treated in aseptic conditions. *Fagus*' beechnuts need to be carefully managed during recollection, transportation and handling (Yılmaz, 2005), because they quickly rot due to high lipid content. Previous studies for beechnut storage during the 1960s, 1970s (*F. sylvatica*) and 2000s (*F. orientalis*) have shown that beechnuts could be stored under special conditions for several years (Suszka, 1966, 1974; Yılmaz, 2008). *Fagus*' beechnuts maintain a higher rate of viability and quality at storage conditions between -5 and -15°C in comparison to storage at fridge temperatures ($3 \pm 1^\circ\text{C}$; Suszka *et al.*, 1996; Koyama *et al.*, 2002; León-Lobos and Ellis, 2002; Ratajczak and Pukacka, 2005). We recommend that, after collection, Mexican beechnuts should be kept with a 7% moisture concentration at subzero temperatures, never exposing them to temperatures higher than 20°C (Soltani *et al.*, 2003).

Apparently, Mexican *Fagus* beechnuts do not need to go through special treatments to germinate. Beechnut germination occurs quickly when seeds are exposed to moderate light and enough humidity (Fig. 6). Few areas within the Mexican beech forest maintain these microenvironmental conditions, and this, along with other factors such as canopy openness, may contribute to the establishment of seedlings and saplings (Alvarez-Aquino *et al.*, 2004; Toledo-Aceves, 2017).

Previous studies (i.e. Peters, 1997; Ratajczak and Pukacka, 2005; Tabari, 2008; Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2016 among others) focused on *Fagus* species worldwide have reported that inter-annual fluctuations in beechnut production are mainly prompted by microenvironmental conditions responsible of soil moisture, such as precipitation levels during specific time periods. Despite this,



there are no previous studies identifying the main drivers behind mother Mexican beechnut productivity at a fine spatial scale.

Seed germination ecology and seedling establishment not only is important to understand community processes (Andersson and Milberg, 1998), such as Mexican beech recruitment and succession, it is also required for successful restoration and conservation of Tropical Montane Cloud Forests (Bruijnzeel *et al.*, 2010). A complete convergent knowledge of the ecological requirements of the beechnut, seedling and sapling stages is rarely included in forest conservation and management plans.

Further studies on mother trees' seed production in other Tropical Montane Cloud Forests dominated by other trees species (i.e. *Magnolia rzedowskiana* A. Vázquez, Domínguez-Yescas & Pedraza-Ruiz; *M. vovidesii* A. Vázquez, Domínguez-Yescas & L. Carvajal; *Quercus meavei*, *Q. delgadoana*, among others) are thereby essential to discern the causes and consequences of this behavior, present in many other diagnostic/characteristic species (*sensu* Rzedowski, 1978) with important repercussions for recruitment and dynamics of tree populations.

Acknowledgements

We want to thank Patricia Olgún-Santos for allowing us the use of greenhouse inside the Facultad de Ciencias, UNAM; Arnulfo Martínez-Dávalos for his support with X-ray microtomography, Laboratory of Experimental Physics at the Institute of Physics, UNAM; Susana Guzmán Gómez (Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad II, Instituto de Biología, UNAM) for technical assistance with the digital photographs. We thank Carlos Solís-Hay for English review assistance.



2.7 References

- Abe, M., Izaki, J., Miguchi, H., Masaki, T., Makita, A. and Nakashizuka, T.** (2002) The effects of *Sasa* and canopy gap formation on tree regeneration in an old beech forest. *Journal of Vegetation Science* **13**, 565–574.
- Alvarez-Aquino, C. and Williams-Linera, G.** (2002) Seedling bank dynamics of *Fagus grandifolia* var. *mexicana* before and after a mast year in a Mexican cloud forest. *Journal of Vegetation Science* **13**, 179–184.
- Alvarez-Aquino, C., Williams-Linera, G. and Newton, A.C.** (2004) Experimental native tree seedling establishment for the restoration of a Mexican Cloud Forest. *Restoration Ecology* **12**, 412–418.
- Andersson, L., and Milberg, P.** (1998). Variation in seed dormancy among mother plants, populations and years of seed collection. *Seed Science Research* **8**, 29–38.
- Bewley, J.D. and Black, M.** (1994) *Seeds: physiology of development and germination*. USA, Plenum Press.
- Bruijnzeel, L.A., Scatena, F.N. and Hamilton, L.S.** (2010) *Tropical montane cloud forests: science for conservation and management*. UK, Cambridge University Press.
- Cao, K.** (1995) *Fagus* dominance in Chinese montane forests: natural regeneration of *Fagus lucida* and *Fagus hayatae* var. *pashanica*. PhD thesis, Wageningen Agricultural University, Wageningen, 116 p.
- Cleavitt, N.L., Fairbairn, M. and Fahey, T.J.** (2008) Growth and survivorship of American beech (*Fagus grandifolia* Ehrh.) seedlings in a northern hardwood forest following a mast event. *The Journal of the Torrey Botanical Society* **135**, 328–345.
- Copeland, L.O. and McDonald, M.B.** (1999) *Seed science and technology*. Kluwer, Boston.



- Ehnis, D.E.** (1981) *Fagus mexicana Martínez: su ecología e importancia*. BSc thesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City. 123 p.
- Fahey, T.J., Sherman, R.E., and Tanner, E.V.** (2016) Tropical montane cloud forest: environmental drivers of vegetation structure and ecosystem function. *Journal of Tropical Ecology* **32**, 355–367.
- FAO-UNESCO.** (1985) *A Guide to Forest Seed Handling: With Special Reference to Tropics*, R.W. Willan (compiler). Food and Agriculture Organization of the United Nations. FAO Forestry paper 20/2 FAO. Danida Forest Seed Center. Humlebaek, Denmark.
- FAO-UNESCO.** (1988) *Soil map of the world*. Rome. Revised legend. World soil resources report 60. FAO-UNESCO.
- Fiala, A.C.S., Garman, S.L. and Gray, A.N.** (2006) Comparison of five canopy cover estimation techniques in the western Oregon Cascades. *Forest Ecology and Management* **232**, 188–197.
- García, E.** (1988) *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen, México, Offset Larios*. Mexico City.
- Giannini, R.** (1971) Survival and growth of various tree seedling as affected by light intensity. *Annali, Accademia Italiana di Scienze Forestali* **20**, 201–225.
- Godínez-Ibarra, O., Ángeles-Pérez, G., López-Mata, L., García-Moya, E., Valdez-Hernández, J.V., Santos-Posadas, H. and Trinidad-Santos, A.** (2007) Lluvia de semillas y emergencia de plántulas de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **78**, 117–128.
- González-Espinosa, M., Meave, J.A., Lorea-Hernández, F.G., Ibarra-Manríquez, G. and Newton, A.C.** (2011) *The Red List of Mexican cloud forest trees*. Cambridge, Fauna & Flora International.



- Goodman, R.C., Jacobs, D.F. and Karrfalt, R.P.** (2005) Evaluating desiccation sensitivity of *Quercus rubra* acorns using X-ray image analysis. *Canadian Journal of Forest Research* **35**, 2823–2831.
- Gorzalak, M.A., Asay, A.K., Pickles, B.J. and Simard, S.W.** (2015) Inter-plant communication through mycorrhizal networks mediates complex adaptative behaviour in plant communities. *AoB Plants* **7**, plv050.
- Gosling, P.** (2007) *Raising trees and shrubs from seed*. Edinburgh, Forestry Commission Practice Guide, Forestry Commission.
- Graham, A.** (1976) Studies in neotropical paleobotany. II. The Miocene communities of Veracruz, Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **63**, 787–842.
- Grissino-Mayer, H.D.** (2001) Evaluating cross-dating accuracy: A manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-Ring Research* **57**, 205–221.
- Gual-Díaz, M. and Rendón-Correa, A.** (2014) *Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Mexico City.
- Gugala, A** (2002) Changes in quality of beech (*Fagus sylvatica* L.) seed stored at the Forest gene Bank Kostryca. *Dendrobiology* **47**, 33–38.
- Guo, K.** (2004) Responses on *Fagus engleriana* seedling to light and nutrient availability. *Acta Botanica Sinica* **46**, 533–541.
- Hamilton, L.S., Juvik, J.O. and Scatena, F.N.** (1995) *Tropical Montane Cloud Forests*. New York, Springer-Verlag.



- Harcombe, P.A., White, B.D. and Glitzenstein, J.S.** (1982). Factors influencing distribution and first-year survivorship of a cohort of beech (*Fagus grandifolia* Ehrh.). *Castanea* **47**, 148–157.
- Harrington, J.F.** (1972) Seed storage and longevity, pp. 145–245 in Kozlowski, T.T. (ed), *Seed biology*, vol. 3. Academic Press, New York.
- Hirota, J. and Kamitani, T.** (1993) The density effect on mother trees on the fruit bearing and dispersal of the beech (*Fagus crenata* Blume) forests after selective cutting. *Journal of the Japanese Forest Society* **75**, 313–320.
- Holmes, R.L.** (1983) Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* **43**, 69–78.
- Hu, J. and Riveros-Iregui, D.A.** (2016) Life in the clouds: are tropical montane cloud forests responding to changes in climate? *Oecologia* **180**, 1061–1073.
- Jandel Scientific.** (2016) SigmaStat, Release 4.0. San Rafael, CA: Jandel Scientific.
- Koenig, W.D., Knops, J.M.H., Carmen, W.J. and Pearse, I.S.** (2015) What drives masting? The phenological synchrony hypothesis. *Ecology* **96**, 184–192.
- Koyama, H., Nagasaka, Y., Kon, H., Yasaka, M. and Terazawa, K.** (2002) Three years storage of beech (*Fagus crenata* Bl.) nuts at subzero temperatures. *Journal of Japanese Forest Society* **84**, 267–270.
- Lemmon, P.E.** (1956) A spherical densitometer for estimating forest overstory density. *Forest Science* **2**, 314–320.
- León-Lobos, P. and Ellis, R.H.** (2002) Seed Storage behavior of *Fagus sylvatica* and *Fagus crenata*. *Seed Science Research* **12**, 31–37.



- Lorenz, R.C.** (1944) Discolorations and decay resulting from increment borings in hardwoods. *Journal of Forestry* **42**, 37–43.
- Martínez-Dávalos, A.** (2010) An overview of the development and evaluation of a benchtop microCT Scanner in Proceedings from the Eleventh Mexican Symposium on Medical Physics. December 2010. Mexico City.
- Miguchi, H.** (1995) Caprice forest mother trees: beech (*Fagus crenata*) masting habit and its effects on the forest ecosystem (in Japanese). *Bulletin of the Society Popular Ecological* **52**, 33–40.
- Miranda, F. and Sharp, A.J.** (1950) Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern Mexico. *Ecology* **31**, 313–33.
- Mousavi, S.R.** (2000) *Effect of gap size and slope steep on natural regeneration after the shelterwood cuttings in Shourab District (Golband Region)*. MSc thesis. Noor, Iran. Tarbiat Modares University.
- Nakashizuka, T.** (1987). Regeneration dynamics of beech forests in Japan. *Vegetatio* **69**, 169–175.
- Nelson, E.B.** (2017) The seed microbiome: origins, interactions, and impacts. *Plant Soil* **370**, 12–8.
- Niembro-Rocas, A., Vázquez-Torres, M. and Sánchez-Sánchez, O.** (2010) *Árboles de Veracruz: 100 especies para la reforestación estratégica*. Universidad Veracruzana, estado de Veracruz. 253 p.
- Övergaard, R., Gemmel, P. and Karlsson, M.** (2007) Effects of weather conditions on mast year frequency in beech (*Fagus sylvatica* L.) in Sweden. *Forestry* **5**, 555–565.
- Pearse, I.S., Koenig, W.D. and Kelly, D.** (2016) Mechanisms of mast seeding: resources, weather, cues, and selection. *New Phytologist* **212**, 1–17.



- Pedraza-Pérez, R.A. and Williams-Linera, G.** (2005) Condiciones de microhábitat para la germinación y establecimiento de dos especies de árboles del bosque mesófilo de montaña en México. *Agrociencia* **39**, 457–467.
- Peltier, A., Touzet, M.C., Armengaud, C. and Ponge, J.F.** (1997) Establishment of *Fagus sylvatica* and *Fraxinus excelsior* in an old-growth beech forest. *Journal of Vegetation Science* **8**, 13–20.
- Pérez-Rodríguez, P.M.** (1999) *Las hayas de México, monografía de Fagus grandifolia spp. mexicana*. México, Universidad Autónoma de Chapingo, Texcoco.
- Peters, R.** (1992) *Ecology of beech forests in the northern Hemisphere*. PhD thesis, Wageningen Agricultural University, Wageningen, 122 p.
- Peters, R.** (1995) Architecture and development of Mexican beech forest, pp. 325–343 in Box E.O., Peet R.K. Masizawa T. Yamada I. Fujiwara K. and Maycock P.F. (eds.), *Vegetation science in forestry*. Academic Publishers, Dordrecht.
- Peters, R.** (1997) *Beech forests*. Geobotany. Kluwer Academic Publishers., Dordrecht. 170 p.
- Plue, J., Goyens, G., Meirvenne, M.V., Verheys, K. and Hermy, M.** (2010) Small-scale seed bank patterns in a forest soil. *Seed Science Research* **20**, 13–22.
- Price, M., Gratzer, F.G., Duguma, L.A., Kohler, T., Maselli, D. and Rosalaura, R.** (2011) *Mountain Forests in a Changing World-Realizing Values, Addressing Challenges*. Rome. FAO/MPS and SDC.
- Ratajczak, E. and Pukacka, S.** (2005) Decrease in beech (*Fagus sylvatica*) seed viability caused by temperature and humidity conditions as related to membrane damage and lipid composition. *Acta Physiologiae Plantarum* **27**, 3–12.



- Rinn, F.** (2003) *TSAP-Win. Time Series Analysis and Presentation for Dendrochronology and Related Applications*. Version 4.64 for Microsoft Windows. User Reference, Rinntech, Heidelberg, Germany.
- Rodríguez-Ramírez, E.Ch.** (2009) *Diversidad de la familia Boletaceae en dos bosques de Fagus grandifolia var. mexicana en el estado de Hidalgo, México*. MSc thesis, Universidad Autónoma del estado de Hidalgo, Hidalgo, Mexico, 161 p.
- Rodríguez-Ramírez, E.Ch., Sánchez-González, A. and Ángeles-Pérez, G.** (2013) Current distribution and coverage of Mexican beech forests (*Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*) in Mexico. *Endangered Species Research* **20**, 205–216.
- Rodríguez-Ramírez, E.Ch., Sánchez-González, A. and Ángeles-Pérez, G.** (2016) Relationship between vegetation structure and microenvironment in *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* forest relicts in Mexico. *Journal of Plant Ecology* **1**, 11.
- SEMARNAT, Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales.** (2010) Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. Segunda Sección, México, Distrito Federal [online]. Website http://www.profepa.gob.mx/innovaportal/file/435/1/NOM_059_SEMARNAT_2010.pdf [accessed 10 January 2018].
- Shen, T.Y., and Odén, P.C.** (1999) Activity of sucrose synthase, soluble acid invertase and fumarase in germinating seeds of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) of different quality. *Seed Science and Technology* **27**, 825–838.



- Šmilauer, P. and Lepš, J.** (2014) *Multivariate analysis of ecological data using Canoco 5*. UK, Cambridge University Press.
- Smith, C.C., Hamrick, J.L., Kramer, C.L.** (1990) The advantage of mast year for wind pollination. *America Naturalist* **136**, 156–166.
- Soltani, A., Lestander, T.A., Tigabu, M. and Oden, P.C.** (2003) Prediction of viability of oriental beechnuts, *Fagus orientalis*, using near infrared spectroscopy and partial least squares regression. *Journal Near Infrared Spectroscopy* **11**, 357–364.
- Suszka, B.** (1966) Dormancy, storage, and germination of *Fagus sylvatica* seeds. *Arboretum Kornickii* **11**, 221–240.
- Suszka, B.** (1974) Storage of beech (*Fagus sylvatica* L.) seeds for up to 5 winters. *Arboretum Kornickii* **19**, 105–128.
- Suszka, B., Muller, C. and Bonnet-Masimbert, M.** (1996) *Seeds of forest broadleaves from harvest to sowing*. INRA, France.
- Tabari, M.** (2008) Germination and initial growth of *Fagus orientalis* seedling under different stand canopies. *Journal of Applied Sciences* **8**, 1776–1780.
- Téllez-Valdés, O., Dávila-Aranda, P. and Lira-Saade, R.** (2006) The effects of climate change on the long-term conservation of *Fagus grandifolia* var. *mexicana*, an important species of the cloud forest in eastern Mexico. *Biodiversity and Conservation* **15**, 1095–1107.
- Thiercelin, F., Arnould, M., Mangenot, F. and Polge, H.** (1972) Alterations du Bois provoquées par les Sondages à la Tarière. Leur contrôle. [Changes in wood caused by increment borer damages. Their control.] *Annales Sciences Forestières* **29**, 107–133.



- Toledo-Aceves, T.** (2017) Germination rate of endangered cloud forest trees in Mexico: potential for *ex situ* propagation. *Journal of Forest Research* **22**, 61–63.
- Toole, E.R., and Gammage, J.L.** (1959) Damage from increment borings in bottomland hardwoods. *Forestry* **57**, 909–911.
- Tylek, P. and Walczyk, J.** (2002) The relationship between the viability and geometric characteristics of beechnuts (*Fagus sylvatica* L.). *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities, Forestry* **5**, 1–9.
- Wagner, S., Collet, C., Madsen, P., Nakashizuka, T., Nyland R.D. and Sagheb-Talebi, K.** (2010) Beech regeneration research: From ecological to silvicultural aspects. *Forest Ecology and Management* **259**, 2172–2182.
- Villaseñor, J.L.** (2010) *El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico-taxonómico*. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Williams-Linera, G., Devall, M.S. and Alvarez-Aquino, C.** (2000) A relict population of *Fagus grandifolia* var. *mexicana* at the Acatlan Volcano, Mexico: structure, litterfall, phenology and dendroecology. *Journal of Biogeography* **27**, 1297–1309.
- Xie, P., He, Y., Gao, M., Jian, Ch., Yang, Y., Si, J. and Wu, Ch.** (2017) Effect of *Chimonobambusa utilis* on the number of saplings of *Fagus lucida* population. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* **25**, 225–232.



Yang, L.D., Wang, W.A. and Li, C.Z. (2005) Species diversity and arbor population distribution pattern of *Fagus longipetiolata* community in Leigong Mountain. *Journal of Nanjing Forestry University* **29**, 107–110.

Yılmaz, M. (2005) Dogu kayını (*Fagus orientalis* Lipsky.) tohumlarının fizyolojisi üzerine araştırmalar [Research on the physiology of oriental beechnuts (*Fagus orientalis* Lipsky.)] PhD thesis, Istanbul University, Institute of Science, 170 p.

Yılmaz, M. (2008) Three-year storage of oriental beechnuts (*Fagus orientalis* Lipsky). *European Journal Forest Research* **127**, 441–4.



Capítulo II

3. Discusión general

En el presente estudio, se analizó el comportamiento ecológico de las semillas (=hayucos) de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* (=haya mexicana) antes, durante y después del evento semillero. La variabilidad de la producción y el éxito de la germinación de semillas por los árboles madre, permitieron detectar ciertas condiciones microambientales *in situ* (*i.e.*, cantidad de luz que penetra del dosel y humedad del suelo), que permiten el establecimiento de las plántulas en ciertos micrositios dentro del bosque. Parece probable que la mayor producción de semillas registrada durante los eventos semilleros depende de la edad de los árboles (245 a 270 años), los cuales produjeron hayucos sin daño aparente causada por hongos y/o insectos fue menor en comparación con aquellos árboles jóvenes (≤ 205 años) que mostraron diferente calidad de semillas. Dicha información permite inferir que la edad en los árboles que producen hayucos en los eventos semilleros determina la germinación y establecimiento de las plántulas, independientemente de las condiciones microambientales que presente el micrositio en donde se desarrollen.

La germinación *in situ* durante este estudio ocurrió inmediatamente después de la lluvia de semillas en el suelo forestal (agosto a septiembre 2017). Sin embargo, Pérez-Rodríguez (1999) y Godínez-Ibarra *et al.* (2007) describen que los hayucos del haya mexicana germinan en primavera (febrero-marzo) y necesitan un período de estratificación *in situ* antes de germinar. Dichos resultados contradictorios a los observados, posiblemente se deban a que la semilla entra en un periodo de letargo (Daniel *et al.*, 1982), hasta que las condiciones microambientales propician su germinación, como sucede en la haya asiática *Fagus crenata* (Hirota y Kamitani, 1993; Abe *et al.*, 2002; Han *et al.*, 2008)



Se ha demostrado el éxito de la germinación *ex situ* en especies arbóreas pertenecientes a *Fagus* (Ratajczak y Pukacka, 2005; Tabari, 2008; Toledo-Aceves, 2017; Alvarez-Aquino *et al.*, 2004), lo que permite garantizar el éxito de la germinación y establecimiento en sitios con condiciones microclimáticas específicas. Con respecto a la germinación *ex situ* del haya mexicana, ésta fue posible cuando se usó un suelo esterilizado proveniente del bosque estudiado y la incorporación al mismo de hongos ectomicorrízicos propios del sitio como: *Amanita jacksonii*; *Leccinum rubropunctum*; *Russula mexicana*, las cuales son necesarios para el establecimiento y supervivencia de las plántulas (Rodríguez-Ramírez, 2009).

Posterior a la germinación, se detectaron diferencias notorias en las causas de mortalidad (*i.e.*, herbívora, ahogamiento, sequía y heladas) durante el establecimiento de plántulas. No obstante, el porcentaje de germinación aumentó con la tolerancia a la sombra. Cleavitt *et al.* (2008). Sin embargo, estudios como los de Smith *et al.* (1990) reportan aumentos en la densidad de plántulas después de eventos semilleros para *Quercus floribunda* Lindl. ex. A. Camus en el Himalaya y *Betula alleghaniensis* Britton en Quebec, Canadá. Éstas diferencias pueden deberse a los requerimientos microambientales propios de cada especie y a las condiciones climáticas del ecosistema en donde se desarrollan.

Estudios previos en Asia, sugieren que la mayor cantidad y calidad de hayucos, proviene de especies de haya maduras como *Fagus crenata* y *F. engleriana* (Oka *et al.*, 2004; Hirota *et al.*, 1993). No obstante, Genet *et al.* (2010) y Ryan *et al.* (2004; 2006) mencionan que las hayas europeas *F. sylvatica* y *F. orientalis*, presentan un declive en la producción de semillas en relación a la edad. Sin embargo, la cantidad y calidad de hayucos en *Fagus* es irregular debido a la variabilidad presente entre la edad de los árboles madre, estado de salud y variaciones ambientales propias de los hábitats donde se desarrollan (Lindquist, 1931, Jenni, 1987, Hilton y Packham, 2003).



Al clasificar las semillas producidas por los árboles madre de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*, se detectó variabilidad en la calidad de hayucos producidos. Debido a ello, se puede sugerir que las hayas se encuentran influenciadas por varios factores bióticos o abióticos (*i.e.*, tamaño del árbol, capacidad de almacenamiento de carbono, disponibilidad de nutrientes en el suelo, entre otros (Koenig *et al.*, 2015, Pearse, 2016; Minor y Kober, 2016).

Los resultados obtenidos durante el evento semillero (2017) mostraron que la alta producción de semillas (83.3%) se registró en el mes más húmedo del año (agosto). Este evento semillero puede considerarse de buena calidad ya que las hayas muestreadas produjeron más de 90% de semillas viables, en comparación con el estudio realizado en La Mojonera, Hidalgo (2004) por Godínez-Ibarra *et al.* (2007), el cual registró una producción de semillas baja, con 24% de viables y el 46% vanas, por lo que el evento semillero se consideró de baja calidad y densidad (Nilsson, 1987) en comparación con el presente estudio.

La producción semillera de los hayedos mexicanos localizados en el municipio de San Bartolo Tutotepec, han registrado la mayor producción semillera hasta el momento (Rodríguez-Ramírez obs.pers 2017), que probablemente se deba a la presencia de ciertas características microambientales o estado de conservación del bosque (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2013). Los datos sugirieron que los eventos semilleros son importantes para mantener un banco de plántulas y viabilidad de las poblaciones relictas de *Fagus* (Williams-Linera *et al.*, 2000; Godínez- Ibarra *et al.*, 2007).

Aunque durante este estudio se detectó que *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* aparentemente no requiere de tratamientos pregerminativos, los hayucos requieren altas condiciones de humedad que retiene la cantidad de hojarasca en el suelo forestal (Harcombe *et al.*, 1982; Peters 1995) y probablemente están sometidas a un proceso de estratificación natural determinado por las condiciones microambientales propias del bosque, que inhibe o rompe con la latencia y permite la



germinación (León-Lobos y Ellis, 2002 ; Plue *et al.*, 2010). Sin embargo, en otras especies de haya como *Fagus orientalis* de Medio Oriente (Soltani, 2003: Yilmaz, 2008), *Fagus sylvatica* de Europa (Bonner, 1990: Pukacka y Ratajczak, 2004) y *Fagus crenata* de Japón (Koyama *et al.*, 1997: León-Lobos y Ellis, 2002), poseen semillas ortodoxas, con una viabilidad más larga, debido a la formación de bancos de semillas, germinando cuando las condiciones climáticas son la adecuadas.

También se analizó la viabilidad de los hayucos, evaluando morfológicamente el desarrollo del embrión mediante análisis de rayos X, una técnica no invasiva (Van der Burg *et al.*, 1994; Simak (1991). Dicho análisis se ha empleado en algunas especies de *Fagus* (*i.e.*, *Fagus sylvatica*, *F.orientalis*, *Quercus rubra* L) (Tylek y Walczyk, 2002; Soltani, 2003: Goodman *et al.*, 2005) y otras especies tales como *Sorghum bicolor* L (Hodson y Sangster, 1993), *Juniperus procera* Hochst. ex Endl. (Tigabu *et al.*, 2007). Los análisis de rayos X en las semillas del haya mexicana, permitieron detectar distintas clases de calidad en los hayucos producidos durante el evento semillero (no dañadas, semillas atacadas por insectos, vanas y semillas infestadas por hongos), por tanto, esta herramienta es útil para seleccionar semillas viables y garantizar el éxito en la germinación.

Trabajos como los de Coomes y Allen (2007); Pretzsch y Biber (2010); Fichtner *et al.* (2012) describen que la luz, así como un fenómeno denominado *Stemflow* (el flujo de filtración de agua a través del fuste; Shih-Chieh y Matzner, 2000; Levia y Frost, 2003), humedad del suelo forestal (Alvarez-Aquino, 1997) y la cantidad de patógenos que se encuentran en el mismo (Packer y Clay, 2000), influyen en los primeros estadios de desarrollo de las semillas. En este contexto, el análisis de correspondencia canónica (CCA) señaló que la humedad del suelo y la incidencia de luz influyen directamente en los primeros estadios de los hayucos del haya mexicana, este resultado coincide con investigaciones previas. No obstante, autores como Piovesan *et al.* (2005), indican que la



competencia o la cooperación entre las hayas, son determinantes en la germinación y establecimiento de las plantas que forman parte de la estructura y composición de las comunidades forestales.

Debido a lo anterior, escasas investigaciones se han enfocado en realizar estudios ecológicos de las semillas a escala local, por tanto, es relevante el proceso germinativo en los hayucos evaluado y el establecimiento de plántulas de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* *ex situ* e *in situ* para generar información que pueda ser usada en la restauración del bosque mesófilo de montaña. Los requerimientos biótico-abióticos estudiados durante las primeras etapas de desarrollo de la semilla y plántula, fueron esenciales para determinar los factores determinantes en la germinación y establecimiento. En muchos ecosistemas forestales, los eventos fenológicos están relacionados con la dinámica de regeneración de las especies (Godínez-Ibarra et al., 2007), estos procesos se consideran parte esencial en el mantenimiento de la estructura y composición de las poblaciones vegetales (Harcombe, 1982; Brokaw, 1987; Lieberman y Lieberman, 1987). El conocimiento completo del taxón permitirá conocer la tasa de crecimiento de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en diferentes condiciones microambientales, lo que permitirá asociar estudios ecológicos y de manejo silvícola que coadyuven en la conservación *in situ* y *ex situ* de este taxón endémico, relictivo y en peligro de extinción de los bosques mesófilos de montaña de la Sierra Madre Oriental (Pérez-Rodríguez, 1999; Williams-Linera et al., 2003). Sin embargo, faltaría hacer estudios sobre reproducción asexual o cultivo *in vitro* con yemas axilares.



3.1 Literatura citada

- Abe M, Izaki J, Miguchi H, Masaki T, Makita A, Nakashizuka T. 2002. **The effects of *Sasa* and canopy gap formation on tree regeneration in an old beech forest.** *Journal of Vegetation Science*. 13:565–574.
- Alvarez-Aquino C. 1997. **Estudio poblacional de *Fagus mexicana* Martínez en Acatlán, Veracruz.** Tesis, Maestría Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz. México. 81 p.
- Alvarez-Aquino, C., Williams-Linera, G. and Newton, A.C. 2004. **Experimental native tree seedling establishment for the restoration of a Mexican Cloud Forest.** *Restoration Ecology*. 12:412–418.
- Bonner FT. 1990. **Storage of seeds: potential and limitations for germplasm conservation.** *Forest Ecology and Management*. 35:35–43.
- Brokaw NVL. 1987. **Algunos aspectos importantes en el estudio de la demografía de plantas en los bosques tropicales.** *Revista de Biología Tropical* 35:205–206.
- Coomes DA, Allen RB. 2007. **Effects of size, competition and altitude on tree growth.** *Journal of Ecology*. 95:1084–1097.
- Cleavitt NL, Fairbairn M, Fahey TJ. 2008. **Growth and survivorship of American beech (*Fagus grandifolia* Ehrh.) seedlings in a Northern hardwood forest following a mast event.** *The Journal of the Torrey Botanical Society*. 135:32
- Daniel PW, Helms UE, Baker PS. 1982. **Principios de silvicultura.** Mc Graw Hill. 452p.
- Ehnis DE. 1981. ***Fagus mexicana* Martínez: Su ecología e importancia.** Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.



- Fichtner A, Sturm K, Rickert C, Hardtle W, Schrautzer J. 2012. **Competition response of European beech *Fagus sylvatica* L. varies with tree size and abiotic stress: minimizing anthropogenic disturbances in forests.** *Journal of Applied Ecology*. 49:1306–1315.
- Genet H, Bréda N, Dufrene E. 2010. **Age-related variation in carbon allocation at tree and stand scales in beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) using a chronosequence approach.** *Tree Physiology*. 30:177–192.
- Godínez-Ibarra O, Ángeles-Pérez G, López-Mata L, García-Moya E, Valdez-Hernández JV, Santos-Posadas H, Trinidad-Santos A. 2007. **Lluvia de semillas y emergencia de plántulas de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* en La Mojonera, Hidalgo, México.** *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 78:117–128.
- Han Q, Kabeya D, Iio A, Kakubari Y. 2008. **Masting in *Fagus crenata* and its influence on the nitrogen content and dry mass of winter buds.** *Tree Physiology*. 28:1269–1276.
- Harcombe PA, Whitte BD, Glitzenstein JS. 1982. **Factors influencing distribution and first-year survivorship of a cohort of beech (*Fagus grandifolia* Ehrh.).** *Castanea*. 47:148–157.
- Hilton GM, Packham JR. 2003. **Variation in the masting of common beech (*Fagus sylvatica*) in northern Europe over two centuries (1800-2001).** *Forestry*. 76:319–328.
- Hirota J, Kamitani T. 1993. **The density effect on mother trees on the fruit bearing and dispersal of the beech (*Fagus crenata* Blume) forests after selective cutting.** *Journal of the Japanese Forest Society*. 75:313–320.
- Hodson MJ, Sangster AG. 1993. **The interaction between silicon and aluminium in *Sorghum bicolor* (L.) Moench: growth analysis and X-ray microanalysis.** *Annals of Botany*. 72:389–400.



- Jenni L. 1987. **Mass concentrations of bramblings *Fringilla montifringilla* in Europe 1900-1983: their dependence upon beech mast and the effort of snow cover.** *Ornis Scandinavia*. 18:84–94.
- Koenig WD, Knops JMH, Carmen WJ, Pearse IS. 2015. **What drives masting? The phenological synchrony hypothesis.** *Ecology*. 96:184–192.
- Levia DF, Frost EE. 2003. **A review and evaluation of stemflow literature in the hydrologic and biogeochemical cycles of forested and agricultural ecosystems.** *Journal of Hydrology*. 274:1–29.
- Lieberman D, Lieberman M. 1987. **Forest growth and dynamics at La Selva, Costa Rica.** *Journal of Tropical Ecology*. 3:347–358.
- Lindquist B. 1931. **The ecology of Scandinavian beechwoods.** *Svenska*. 29:486–520.
- Minor DM, Kobe RK. 2016. **Masting synchrony in northern hardwood forests: superproducers govern population fruit production.** *Journal of Ecology*. 105:987–998.
- Niembro RA, Vázquez-Torres M, Sánchez-Sánchez O. 2010. **Árboles de Veracruz: 100 especies para la reforestación estratégica.** Universidad Veracruzana. Estado de Veracruz. 253 pp.
- Nilsson GS, Wästljung U. 1987. **Seed predation and cross-pollination in mast seedling beech (*Fagus sylvatica*) patches.** *Ecology*. 68:260–265.
- Overgaard R, Gemmel P, Karlsson M. 2007. **Effects of weather conditions on mast year frequency in beech (*Fagus sylvatica* L) in Sweden.** *Forestry*. 80:555–565.
- Packer A, Clay K. 2000. **Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree.** *Nature*. 404:278–281.
- Rodríguez-Ramírez EC. 2009. **Diversidad de la familia Boletaceae en dos bosques de *Fagus grandifolia* var. *mexicana* del estado de Hidalgo, México.** Tesis, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.



- Rodríguez-Ramírez EC, Sánchez-González A, Ángeles-Pérez G. 2013. **Current distribution and coverage of Mexican beech forests *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* in Mexico.** *Endangered Species Research.* 20:205–216.
- Ryan MG, Binkley D, Fownes JH, Giardina CP, Senock RS. 2004. **An experimental test of the causes of forest growth decline with stand age.** *Ecological Monographs.* 74:393–414.
- Ryan MG, Phillips N, Bond BJ. 2006. **The hydraulic limitation hypothesis revisited.** *Plant Cell Environment.* 29:367–381.
- Oka T, Mura S, Masaki T, Suzuki W, Osumi K, Saitoh S. 2004. **Relationship between Changes in Beechnut Production and Asiatic Black Bears in Northern Japan.** *The Journal of Wildlife Management.* 68:979–986.
- Pearse IS, Koenig WD, Kelly D. 2016. **Mechanisms of mast seeding: resources, weather, cues, and selection.** *New Phytologist.* 212:546–562.
- Peters R. 1992. **Ecology of beech forests in the northern Hemisphere.** Tesis Doctoral. Wageningen Agricultural University. Wageningen
- Peters R. 1995. **Architecture and development of Mexican beech forest.** *In:* Vegetation science in forestry, Box E.O, Peet R.K. Masizawa T. Yamada I. Fujiwara K. and Maycock P.F. (eds.). Academic Publishers, Dordrecht.
- Plue J, Goyens G, Meirvenne MV, Verheys K, Hermy M. 2010. **Small-scale seed bank patterns in a forest soil.** *Seed Science Research.* 20:13–22.
- Pérez-Rodríguez PM. 1999. **Las hayas de México, Monografía de *Fagus grandifolia* spp. *mexicana*.** Universidad Autónoma Chapingo, Montecillo, Estado de México. 51 p.



- Piovesan G, Di Filippo A, Alessandrini A, Biondi F, Schirone B. 2005. **Structure, dynamics and dendroecology of an old-growth *Fagus* forest in the Apennines.** Journal of Vegetation Science. 16:13–28.
- Pretzsch H, Biber P. 2010. **Size-symmetric versus size-asymmetric competition and growth partitioning among trees in forest stands along an ecological Gradient in central Europe.** Canadian Journal of Forest Research. 40:370–384.
- Pukacka S, Ratajczak E. 2004. **Production and scavenging of reactive oxygen species in *Fagus sylvatica* seeds during storage at varied temperature and humidity.** Journal of Plant Physiology. 162:873–885.
- Shih-Chieh C, Egbert M. 2000. **The effect of beech stemflow on spatial patterns of soil solution chemistry and seepage fluxes in a mixed beech/oak stand.** Hydrological Processes. 14:135–144.
- Simak, M. 1991. **Testing of forest tree and shrub seeds by X-radiography.** Tree and shrub seed handbook. Intl. Seed Testing. In Gordon, A.G., P. Gosling, B.S.P. Wang (eds.). Zürich. 1–28 p.
- Soltani A. 2003. **Improvement of Seed Germination of *Fagus orientalis* Lipsky.** Tesis Doctoral. Swedish University of Agricultural Sciences.
- Smith C, Hamrick JL, Kramer CL. 1990. **The advantage of mast year for wind pollination.** America Naturalist. 136:156–166.
- Tabari, M. 2008. **Germination and initial growth of *Fagus orientalis* seedling under different stand canopies.** Journal of Applied Sciences. 8:1776–1780.



- Tigabu M, Fjellstrom J, Odén JP, Teketay D, 2007. **Germination of *Juniperus procera* seeds in response to stratification and smoke treatments, and detection of insect-damaged seeds with VIS + NIR spectroscopy.** *New Forests*. 33:155–169.
- Toledo-Aceves, T. 2017. **Germination rate of endangered cloud forest trees in Mexico: potential for *ex situ* propagation.** *Journal of Forest Research*. 22:61–63.
- Tylek, P., Walczyk, J. 2002. **The relationship between the viability and geometric characteristics of beechnuts (*Fagus sylvatica* L.).** *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities. Forestry*. 5:1–9.
- van der Burg WJ, Aartse JW, Van Zwol RA, Jalink H, Bino RJ. 1994. **Predicting tomato seedling morphology by X-ray analysis of seeds.** *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 2:258–263.
- Wagner S, Collet C, Madsen P, Nakashizuka T, Nyland RD, Sagheb-Talebi K. 2010. **Beech regeneration research: From ecological to silvicultural aspects.** *Forest Ecology and Management*. 259:2172–2182.
- Williams-Linera G, Devall MS, Alvarez-Aquino C. 2000. **A relict population of *Fagus grandifolia* var. *mexicana* at the Acatlan Volcano, Mexico: structure, litterfall, phenology and dendroecology.** *Journal of Biogeography*. 27:1297–1309.
- Williams-Linera G, Rowden A, Newton C. 2003. **Distribution and stand characteristics of relict population of Mexican beech (*Fagus grandifolia* var. *mexicana*).** *Biological Conservation*. 109:27–36.
- Yilmaz M. 2008. **Three-year storage of oriental beechnuts (*Fagus orientalis* Lipsky).** *European Journal of Forest Research*. 27:441–445.



4. Conclusiones generales

Este estudio contribuye al conocimiento y conservación de los bosques de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* (hayedos mexicanos), debido a su rareza, distribución restringida, vulnerabilidad al cambio climático, años semilleros variable y condiciones ambientales particulares para su establecimiento. Las hayas con mayor edad produjeron más hayucos, de mejor calidad y viables durante la época de lluvias, en contraste, la más jóvenes produjeron semillas en menor cantidad y calidad, más propensas al daño por hongos o insectos.

El análisis de Rayos X es una técnica útil para determinar la viabilidad de las semillas, además esta herramienta es rápida, no es destructiva y no afecta la germinación.

Cuando las semillas germinan *in situ*, no requieren de tratamientos pre-germinativos. La tasa de germinación *in situ* aparentemente aumentó con la tolerancia a la sombra, en las plántulas, la mortalidad no está determinada por alguna causa particular.

La luz está asociada con una mayor producción de hayucos, asimismo es un factor determinante para que ocurra la germinación y el establecimiento de las plántulas durante los primeros estadios de desarrollo.

Los árboles madre protegen a los hayucos después de caer al suelo forestal, proporcionándoles micrositios apropiados, incluyendo sombra y humedad para germinar durante los primeros estadios de desarrollo. La tasa de germinación y supervivencia de las plántulas es significativamente alta en condiciones *ex situ*, en consecuencia es importante conservar los bosques relicto de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* y utilizar las semillas y plántulas en programas de reintroducción.

Los estudios ecológicos sobre el manejo de *F. grandifolia* ssp. *mexicana*, contribuyen a la conservación *in situ* y *ex situ* del taxón, ya que en México el estatus de esta especie es en peligro de extinción.



El taxón requiere estudios coordinados a largo plazo basados en las condiciones ambientales características de los bosques, lo cual permitirá identificar micrositios adecuados para la germinación y establecimiento de las plántulas.

5. Recomendaciones

1. Proteger las localidades habitadas por las hayas para asegurar la producción de semillas.
2. Crear en conjunto con los ejidatarios Áreas Destinadas Voluntariamente a la Conservación (ADVC), en donde se prohíba la extracción de semillas durante los eventos semilleros.
3. Germinar las semillas en viveros y posteriormente reintroducir las plántulas en sitios idóneos para establecer nuevos bosques de haya.
4. La conservación *in situ* de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* se podría efectuar estableciendo plantaciones mixtas, utilizando especies como *Pinus patula*, *Liquidambar styraciflua* o *Quercus trinitatis*.
5. Llevar a cabo estudios sobre la posibilidad de adaptación de esta especie en condiciones climáticas diferentes a las de su hábitat natural.
6. Efectuar estudios sobre la anatomía de los elementos de vaso, para determinar su capacidad de adaptación al cambio climático global al que están sometidos los BMM sufre en la actualidad.