

98
zej



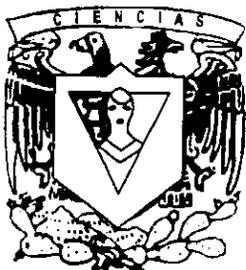
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

GERMINACION Y ESTABLECIMIENTO TEMPRANO
DE *Quercus rugosa* Y SUS IMPLICACIONES EN LA
REHABILITACION DE HABITATS PINARIZADOS EN
LOS ALTOS DE CHIAPAS, MEXICO.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G A
P R E S E N T A
FABIOLA LOPEZ BARRERA

DIRECTOR DE TESIS: DR. MARIO GONZALEZ ESPINOSA.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

1998.

REPOSICION DE TESIS
SOLAR

260964



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

M. en C. Virginia Abrin Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

Germinación y establecimiento temprano de Quercus rugosa y sus implicaciones en la rehabilitación de habitats pinarizados en Los Altos de Chiapas, México.

realizado por Fabiola López Barrera

con número de cuenta 9034929-8 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Propietario Dr. Mario González Espinosa

Mario González Espinosa

Propietario Dra. María Teresa Valverde Valdés

Ma. Teresa Valverde V.

Propietario M. en C. Consuelo Bonfil Sanders

~~Consuelo Bonfil Sanders~~

Suplente Dr. Zenón Cano Santana

Zenón Cano Santana

Suplente M. en C. Neptalí Ramírez Marcial

Neptalí Ramírez Marcial

Consejo Departamental de Biología

Alejandro Martínez Mena
M. en C. Alejandro Martínez Mena

Dedicatoria

**A mis padres por quienes soy. Por su amor, apoyo y comprensión, les
estoy sumamente agradecida:**

**Yolanda Barrera López
Roberto López Alexandre**

**A mis hermanos, porque aún en la distancia me han dado su cariño y
respaldo constante:**

**Lorena
Roberto**

Agradecimientos

Quiero expresar mi reconocimiento a Mario González Espinosa por su gran comprensión, paciencia y apoyo en la realización de esta tesis, por guiarme y por estimularme siempre en mi formación académica. A Neptalí Ramírez Marcial por su amistad, colaboración incondicional y por permitir que invadiera su cubículo. A Pedro F. Quintana Ascencio quien depositó su confianza en mi y por su valiosa colaboración en el análisis de los resultados al revisar una versión preliminar.

Gracias a Miguel Martínez Icó quien me apoyo y compartió conmigo su sabiduría, disposición y sencillez y por su ayuda en la selección de los sitios y en otras etapas del trabajo. A Alfonso Martínez Luna y Carmelino Santiz Ruiz, quienes me ofrecieron su amistad y siempre se mostraron entusiastas para ayudar.

Deseo expresar mi gratitud a Susana Ochoa, Mario Ishiki, Alejandro Morón, Ben de Jong, José Luis López, Fausto Bolom Ton y Luis Gasca Suárez quienes de una u otra forma colaboraron en la realización de este trabajo. A Esteban Fuentes por su ayuda entusiasta, el cual pudo participar en la etapa experimental de este trabajo gracias al apoyo de la Academia Mexicana de Ciencias en el programa "Un verano en la Ciencia".

Gracias a los habitantes del Ejido Mitzitón y su comisariado Mariano Jiménez Heredia por permitirnos trabajar en sus bosques, a Don Miguel Martínez Álvarez del bello bosque de Rancho Merced Bazom y a Romeo Domínguez y Juan Rabasa de PRONATURA, así como los vigilantes de la reserva del Huitepec por facilitarnos los sitios para la experimentación en el campo.

Expreso mi gratitud a Zenón Cano, Teresa Valverde y Cosuelo Bonfil, quienes además de sus valiosos comentarios críticos, mostraron gran disposición y comprensión durante la fase de revisión del trabajo.

Gracias al personal de la Biblioteca de ECOSUR donde siempre me facilitaron la obtención de la literatura. Agradezco a ECOSUR y a su director el Dr. Pablo Farías Campero el apoyo económico y logístico, y a Bruce Haines y la Universidad de Georgia.

Gracias a la Comisión Nacional del Agua por habernos proporcionado los datos climatológicos.

Agradezco el apoyo, amor y confianza permanentes de mis padres y hermanos sin los cuales no habría podido llegar hasta aquí. A mis amigos Gabriel, Olga, Maruca, Efraín, José Antonio, Tarín, Jorge y Nino que me enseñaron un nuevo concepto de amistad y jamás me han dejado sentir sola. A mis amigos de la Facultad, Deyra, Melisa, Gaby, Rodrigo, Graciela, Helga, Juan Carlos y Memo con quienes pude compartir a distancia este trabajo. A José Antonio, por su amor constante.

Contenido	Páginas
1. Resumen	1
2. Introducción	3
3. Antecedentes	4
3.1. Transformación del uso de la tierra en Los Altos de Chiapas	4
3.2. Pinarización	6
3.3. Regeneración natural de encinos	9
3.4. El efecto del piso forestal en la germinación y el establecimiento temprano de encinos	10
3.5. Restauración y rehabilitación ecológica	13
3.6. Rehabilitación de bosques en Los Altos de Chiapas	16
3. Objetivos e hipótesis	18
5. Materiales y métodos	20
5.1. Sitios de estudio	20
5.1.1 Reserva Ecológica Huitepec	20
5.1.2 Rancho Merced Bazom	23
5.1.3 Ejido Mitzitón	23
5.2. Características de la especie en estudio	24
5.3. Colecta de Semillas y caracterización de los sitios de estudio	25
5.4. Pruebas preliminares de germinación en el laboratorio	26
5.5. Efecto del piso forestal sobre el establecimiento temprano de <i>Q. rugosa</i> .	26
5.6. Efecto del suelo forestal sobre el establecimiento temprano de <i>Q. rugosa</i> .	30
5.7. Observación del desarrollo de la radícula de las plántulas	31
5.8. Experimento de establecimiento temprano de <i>Q. rugosa</i> en el campo	32
5.9. Estudio de remoción de semillas	33
5.10. Perfil de la acumulación del piso forestal y su relación con el tamaño de los árboles	35
6. Resultados	36
6.1. Caracterización florística y porcentaje de apertura del dosel	36
6.2. Pruebas preliminares de germinación de <i>Q. rugosa</i>	39
6.3. Efecto del piso forestal sobre el establecimiento temprano de <i>Q. rugosa</i> .	39
6.3.1 Emergencia y sobrevivencia	39
6.3.2 Crecimiento	44

6.4. Efecto del suelo forestal sobre el establecimiento temprano de <i>Q. rugosa</i> .	44
6.4.1 Emergencia y sobrevivencia	44
6.4.2 Crecimiento	44
6.5. Establecimiento temprano de <i>Q. rugosa</i> en el campo	53
6.6. Remoción de semillas	53
6.7. Acumulación del piso forestal y tamaño de los árboles	53
7. Discusión	60
7.1. Composición florística, estructura y apertura del dosel de los sitios de estudio	60
7.2. Viabilidad y germinación de las semillas	61
7.3. Efecto del piso forestal y suelo forestal sobre el establecimiento temprano de <i>Q. rugosa</i> .	61
7.4. Establecimiento temprano de <i>Q. rugosa</i> en el campo	65
7.5. Depredación de las semillas	66
7.6. Acumulación del piso forestal y el tamaño de los árboles	66
7.7. Plantaciones de encinos para la rehabilitación de bosques pinarizados	67
8. Conclusiones	71
9. Literatura citada	72
Apéndice 1	88
Apéndice 2	89

1. Resumen

Los Altos de Chiapas (1500-2700 m) presentan bosques húmedos de encinos sucesionalmente maduros que bajo el actual patrón de uso de la tierra sufren cambios hacia bosques más secos dominados por un dosel de pinos. Dado que la pinarización implica la disminución de la complejidad florística y cambios microambientales al nivel del piso forestal, se plantea en este estudio la introducción de bellotas de encinos como una posible práctica para la rehabilitación de estos sitios. Para conocer la influencia de la hojarasca y el suelo mineral sobre la germinación, establecimiento temprano y crecimiento de *Quercus rugosa* (una especie típica de bosques húmedos en la región) se sembraron bellotas en los sitios pinarizados y se realizaron experimentos en el laboratorio. Se evaluó el efecto de la composición de la hojarasca (pino ó encino), la profundidad de la hojarasca (0, 3, 6, 16 cm), la cobertura de las semillas por una capa de hojarasca de 3 cm (con y sin cobertura) y el efecto del suelo mineral proveniente de un bosque pinarizado, un encinar y un sustrato inerte. Además, se realizó un estudio de remoción de semillas en los encinares variando la densidad de siembra (1, 5, 35 semillas/m²) y la cobertura de las semillas (con y sin hojarasca). Por último, se caracterizó la acumulación del piso forestal de los sitios, evaluando la profundidad y el peso seco de la hojarasca cada 2m sobre transectos de 50 m. Las mejores condiciones para el establecimiento temprano de esta especie se dieron cuando las semillas se sembraron directamente en suelo mineral, sobre 3 y 6 cm de hojarasca de encino y estuvieron cubiertas por una capa de hojarasca de encino de aproximadamente de 3 cm de grosor. La remoción fue menor cuando las bellotas se sembraron en bajas densidades y cuando estaban cubiertas de hojarasca. Se considera viable la introducción de bellotas en los sitios pinarizados ya que éstos presentaron una acumulación de hojarasca que no sobrepasa los umbrales en los cuales las bellotas ya no pueden establecerse según los resultados del laboratorio. Sin embargo, la emergencia de plántulas fue muy baja (18.3%) lo cual indica la importancia de factores como las fluctuaciones en la temperatura y la humedad y la depredación por insectos, que aun cuando no fueron cuantificados, se presentaron como las principales causas de mortalidad de las semillas y las plántulas. Se presenta una discusión sobre algunas posibles estrategias

de rehabilitación de estos bosques pinarizados en Los Altos de Chiapas y regiones bajo condiciones similares.

2. Introducción

La región de Los Altos de Chiapas (1500-2700 m) presenta bosques húmedos y subhúmedos que por siglos han ofrecido leña y madera a los pobladores de la zona y que han sido desmontados con fines agrícolas. En las últimas décadas, el crecimiento poblacional y el desarrollo tecnológico han afectado la capacidad de regeneración natural de los bosques con dominancia de encinos (*Quercus*: Fagaceae). Como consecuencia, se ha dado un cambio por bosques más secos dominados por pinos (*Pinus*: Pinaceae) en los que se han documentado cambios en la composición florística, con una tendencia hacia la disminución de la complejidad del sistema (González-Espinosa *et al.* 1995b). Este tipo de reemplazo florístico ha ocurrido en otras regiones húmedas y subhúmedas del mundo donde estos géneros coexisten, aunque no ha sido tan ampliamente documentado (ver p. ej.: Brender 1974, Plummer 1975, Richardson y Bond 1991, Pendarakis 1994, Schneider 1996).

La dominancia de pinos en el dosel y el empobrecimiento florístico del sotobosque pueden ser causados por: (1) la tala selectiva de encinos para leña, especialmente los árboles prerreproductivos; (2) el favorecimiento del desarrollo de los pinos debido a que no son talados sino hasta que alcanzan dimensiones maderables y edades reproductivas y (3) el incremento del ramoneo, pastoreo y pisoteo por animales domésticos en los rodales pinarizados más abiertos con respecto a los encinares. Esta modificación del dosel hacia la dominancia de pinos trae como consecuencia cambios microclimáticos en el interior del bosque y en el piso forestal que aumentan la habilidad competitiva de las plántulas de pinos que se benefician en ambientes más iluminados, menos húmedos y con temperaturas más extremas (Richardson y Bond 1991). Además, cabe esperar que ocurran cambios fisicoquímicos del suelo superficial una vez que predomine la acumulación de hojarasca de pino durante varias décadas y cambios en la intensidad del fuego que los agricultores y ganaderos pueden provocar sobre este tipo de hojarasca (White *et al.* 1988, Klemmedson 1992, González-Espinosa *et al.* 1995b).

El grado de avance del proceso de pinarización en el corto y mediano plazo podrá ser aún mayor si los programas oficiales de reforestación para la producción sólo manejan especies de pino y no se diversifica la extracción de los recursos maderables en la región (González-Espinosa *et al.* 1995b). Para proponer la reorientación del uso de las especies de encino se requiere de un estudio sobre la factibilidad técnica y económica de su aprovechamiento industrial, que permita conciliar la conservación de la diversidad florística que aún se encuentra en los fragmentos de bosques mixtos sucesionalmente intermedios o maduros con la redituabilidad para los poseedores de estos bosques (González-Espinosa *et al.* 1992).

Con vistas a una rehabilitación de bosques pinarizados en Los Altos de Chiapas se plantea como un primer paso el asegurar el establecimiento y desarrollo de una población de encinos en el dosel, que ofrezca las condiciones necesarias para el restablecimiento en el interior del bosque de la riqueza de especies característica de los bosques maduros. La posibilidad de rehabilitación de estos bosques pinarizados dependerá de que se reconozca la necesidad de la misma por los pobladores de Los Altos de Chiapas. Este estudio constituye una fase preliminar hacia la restauración de bosques mixtos en Los Altos de Chiapas, en la cual se ha considerado fundamental la detección de los factores microambientales que afecten la regeneración de los encinos y explorar la modificación de ciertas variables que sean factibles de convertirse en prácticas transferibles a los indígenas propietarios de estos bosques.

3. Antecedentes

3.1. Transformación del uso de la tierra en Los Altos de Chiapas

La región de Los Altos de Chiapas (1500-2700 m) constituye una masa montañosa donde predominan las calizas del Terciario y algunos afloramientos de material volcánico en las cimas más elevadas (Mera Ovando 1989). Por las condiciones de relieve y la topografía abrupta, predominan suelos poco profundos y pedregosos. En la actualidad, en la región central de Los Altos de Chiapas más de la mitad de la superficie (56%) comprende hábitats secundarios (de Jong *et al.* 1998). La vegetación incluye extensas áreas de

acahuales arbustivos (27.7%), áreas permanentemente deforestadas por la agricultura (21.1%), bosques de pino-encino (20.6%), bosque mesófilo de montaña (3.6%), bosque de encino (7.4%) y bosques de pino (11.9%; González-Espinosa *et al.* 1995a, de Jong y Ruíz Díaz 1997).

La población se compone principalmente de indígenas tzotziles y tzeltales distribuidos en alrededor de 630 localidades, de las cuales el 90 % están por debajo de los 1000 habitantes, lo que denota un patrón disperso de asentamiento de las comunidades (Parra Vázquez y Díaz Hernández 1997). En la región, el bosque constituye un recurso indispensable y su producción se destina fundamentalmente al abastecimiento de combustible y madera de autoconsumo (Alemán Santillán 1997, de Jong y Ruíz Díaz 1997). La actividad económica predominante es la agricultura de subsistencia en unidades de producción de tipo campesino con un minifundismo extremo. La presión de la tierra derivada de la explosión demográfica ha desembocado en la abrupta ampliación de la frontera agrícola, junto con un proceso de ganaderización principalmente ovina (Nahed Toral 1989, Parra Vázquez y Díaz Hernández 1997, Pool Novelo 1997, Ochoa-Gaona y González Espinosa 1998).

En las últimas décadas, el cambio de bosques a comunidades secundarias poco productivas ha traído como consecuencia el sobrepastoreo, la erosión del suelo, la fragmentación de los bosques y la simplificación de la estructura de las comunidades forestales, lo cual ha provocado la escasez de leña para los pobladores (Alemán Santillán 1989, Parra Vázquez y Mera Ovando 1989). La disminución de las áreas arboladas ha tenido como consecuencia la reducción de los tiempos de descanso en los sistemas de roza-tumba-quema, lo que ha provocado que se reduzca la recuperación de la fertilidad de los suelos (Alvarez-Solis y León Martínez 1997), que se incrementen las poblaciones de arvenses (Ramírez-Marcial *et al.* 1992) y que se abatan los rendimientos agrícolas (Alvarez-Solis *et al.* 1995, Pool Novelo 1997, Parra Vázquez y Díaz Hernández 1997). La intensificación de la actividad agrícola ha requerido la utilización de fertilizantes, herbicidas y plaguicidas, fuentes importantes de contaminación que ocasionan un gasto

considerable que deteriora aún más la economía campesina (Parra Vázquez y Díaz Hernández 1997, Pool Novelo 1997). Este proceso, al igual que en otras regiones del país, fomenta la pérdida de la cultura agrícola en las generaciones más jóvenes (García-Barrios y García-Barrios 1992).

Por cientos de años el sistema agrícola tradicional (roza-tumba-quema) ha mantenido en la región la coexistencia temporal y espacial de todos los estados sucesionales que siguen al abandono de la milpa, desde el campo recientemente abandonado 3-4 años después del cultivo anual (pastoreado por ovejas), el pastizal, el matorral (por lo menos con tres estratos de vegetación, con esporádico pastoreo por ovejas), el bosque sucesional temprano (con pinos de 20-25 años de edad, dosel de pinos y encinos con 80-90% de cobertura y una altura de 10-15 m), bosque sucesional intermedio (con pinos de 40-45 años de edad, dosel de pinos y encinos de 70-80% de cobertura y 20-25 m de altura) y el bosque maduro (con pinos y encinos de 80-100 años de edad, un dosel abierto de 35-45 m de altura y un sotobosque continuo de hasta tres estratos de 8-12 m). La sucesión vegetal derivada del patrón de uso de la tierra en Los Altos de Chiapas implica el reemplazo de la comunidad herbácea por una comunidad con varios estratos de vegetación, lo cual se logra entre 15 y 20 años después del abandono de la milpa. Asimismo, el desarrollo de una composición florística típica de bosque maduro puede ocurrir en 60-80 años (González-Espinosa *et al.* 1991).

3.2. Pinarización

Los pobladores de Los Altos de Chiapas cotidianamente realizan aprovechamientos forestales de bosques maduros y secundarios (González-Espinosa *et al.* 1991, Tena-Morelos *et al.* 1996, Alemán Santillán 1997, Parra Vázquez y Díaz Hernández 1997). La extracción de leña como fuente de energía es posiblemente la actividad más importante de todas las que se realizan en el bosque y se efectúa cotidianamente en los alrededores de los centros de población (Alemán Santillán 1989, 1997). La preferencia por maderas de encino, principalmente chiquinib blanco y rojo (*Q. laurina* y *Q. crispipilis*, respectivamente), las cuales arden lentamente y se calientan mucho, ha propiciado su

agotamiento en los sitios más próximos a las viviendas, por lo que frecuentemente se usan sustitutos mas accesibles pero menos eficientes (p. ej.: *Arbutus xalapensis*, *Baccharis vaccinioides*, *Pinus* spp., *Prunus* spp.; M. Martínez Icó, ECOSUR, com. pers.). El proceso de extracción de leña abarca desde la recolección de ramas y rebrotes cortados con machete hasta la tumba de árboles. Las especies de encino también son utilizadas para la fabricación de carbón, escaleras, cercas y corrales (Alemán Santillán 1989).

Algunos miembros de la población rural realizan prácticas de manejo de los encinos que se basan en la persistencia de los individuos gracias a la capacidad de rebrote de los tocones dejados después del aprovechamiento (Fisher y López 1995, Moreno Gómez *et al.* 1995, Zavala Chávez y García-Moya 1997). Sin embargo, no se ha reportado en la región si los tocones pueden reducir su capacidad de rebrote al aumentar su edad y producir menor calidad y cantidad de bellotas, tal como se ha sugerido para otras especies de encinos (Daniel 1983).

Además de la creciente presión por la extracción de leña, los encinos que llegan a regenerarse por semillas sufren el ramoneo de las plántulas, por la indiscriminada introducción de animales a los bosques, retrasando los procesos de regeneración de los encinos y otras plantas leñosas (Quintana-Ascencio 1989, Ramírez-Marcial *et al.* 1996, Alemán Santillán 1997). En estudios realizados en bosques mixtos se ha encontrado que las plántulas de pinos presentan un menor daño y tolerancia relativa ante el pastoreo, en comparación con los encinos, asimismo, las mayores tasas de crecimiento de los pinos con respecto a los encinos (Eckelmann 1995) sugiere una cierta ventaja de los pinos en la regeneración bajo el actual patrón de uso.

En Los Altos de Chiapas se presentan bosques donde los pinos constituyen las especies dominantes del dosel, o bien forman asociaciones con los encinos. Entre las especies más importantes se encuentran *Pinus ayacahuite*, *P. chiapensis* (*P. strobus* var. *chiapensis*, *sensu* Farjon 1996) *P. oocarpa* var. *ochoterenai*, *P. montezumae*, *P. oaxacana*, *P. pseudostrobus*, *P. michoacana* (*P. devoniana sensu* Farjon 1996), entre otras (González-

Espinosa *et al.* 1997). En estos bosques, como en otras regiones, tanto las plántulas de pinos como las de encinos se establecen pocos años después del abandono de los campos de cultivo (Harrison y Werner 1982, González-Espinosa *et al.* 1991, Jiménez Marín y Chaverri Polini 1991, Jardel Peláez *et al.* 1995, Moreno Gómez *et al.* 1995) y en conjunto pueden alcanzar densidades muy altas (>7000 ind ha) en acahuales de 20-25 años de edad sin pastoreo (González-Espinosa *et al.* 1991). Sin embargo, la cosecha de encinos para leña o carbón puede ocurrir en árboles prerreproductivos desde que tienen 8-10 cm de diámetro a la altura del pecho (dap; Tena-Morelos *et al.* 1996), dejando los tocones para su posible regeneración. Los pinos son preferidos para usos maderables, por lo que se prefiere realizar la cosecha cuando los árboles alcanzan más de 15-20 cm de dap y ya han podido reproducirse varias veces. Este uso diferencial ocasiona una desventaja para los encinos desde el punto de vista poblacional, pues aunado a la menor abundancia y movilidad de las bellotas en comparación con las semillas de pino, existen pocos árboles semilleros en los rodales que puedan generar un reclutamiento suficiente, el cual podría incrementarse al presentarse aperturas en el dosel por la perturbación de los rodales (González-Espinosa *et al.* 1995b).

En la región es posible encontrar rodales con distintos grados de pinarización que reflejan una severa disminución de la complejidad florística y cambios en la distribución de tamaños de las especies de pinos y encinos (González-Espinosa *et al.* 1995b). La riqueza total de especies de plantas vasculares puede ser similar entre bosques maduros de encino (140-189 especies) y rodales pinarizados (119-158 especies), pero se ha detectado la eliminación de hasta el 75% de las especies de árboles del interior, el 50% de especies de arbustos y el 60% de especies de helechos, mientras que aumentan en un 100% las especies de anuales y un 40% las especies de herbáceas perennes (González-Espinosa *et al.* 1995b). Estos cambios en la flora local ocurren en unas pocas décadas junto con las modificaciones del microambiente del interior de los bosques y de los atributos físicos y químicos de los suelos que aún requieren ser documentados. Los árboles del interior del bosque en Los Altos de Chiapas que incluyen una amplia diversidad de especies de los géneros *Oreopanax*, *Rapanea*, *Magnolia*, *Clethra*, *Cleyera*, *Ostrya* *Prunus*, *Rhammus* y

Ternstroemia, entre otros, requieren hábitats frescos como los del interior de bosques sucesionalmente maduros, que en la región no incluyen a los pinos como árboles dominantes del dosel (González-Espinosa *et al.* 1991, Quintana-Ascencio *et al.* 1992a). No se ha documentado si los cambios florísticos en los bosques pinarizados generan a su vez condiciones microambientales que limitan el establecimiento natural de los encinos y de otras especies de latifoliadas.

3.3. Regeneración natural de encinos

El género *Quercus* (Fagaceae) tiene alrededor de 600 especies y está representado en las comunidades vegetales de regiones templadas y subtropicales (Valencia 1989). De estas especies, al menos 150 se encuentran en México (Rzedowski 1978). Los ecólogos han estado interesados desde hace tiempo en el estudio de la regeneración natural de encinos debido a las bajas tasas de reclutamiento que se observan en una amplia gama de condiciones naturales (Shaw 1968b, Crow 1988, Borchert *et al.* 1989, Adams *et al.* 1992, Lorimer *et al.* 1994).

Entre los factores más frecuentemente mencionados para explicar la escasa regeneración natural de los encinos están la depredación que sufren las bellotas desde su caída hasta la germinación, la disminución de la capacidad para germinar por ataque de hongos, insectos, bajas temperaturas y congelación, desecación o incluso por una elevada humedad y por el poco éxito de las bellotas para situarse bajo las condiciones del piso y el suelo forestal que propicien la germinación (Shaw 1968b, Borchert *et al.* 1989, Adams y Weitkamp 1992).

El principal factor climático que afecta la sobrevivencia y desarrollo de las plántulas de encinos puede ser la cantidad de luz disponible que llega al piso forestal (Carvell y Tryon 1961). Por ejemplo, *Quercus crispipilis*, un encino dominante en las laderas más secas de Los Altos de Chiapas, no es capaz de regenerarse en hábitats sombreados, por lo que su mayor tasa de crecimiento se registra en hábitats abiertos, con moderados niveles de perturbación por pisoteo y ramoneo (Quintana-Ascencio *et al.* 1992b). Las condiciones

necesarias para la regeneración de los encinos dependen de los eventos pasados en el uso del suelo y del extenso disturbio al que han sido sujetos por décadas. Sin embargo, puede decirse que el reclutamiento se favorece en lugares mésicos, no totalmente expuestos, ni demasiados sobreados por el sotobosque (Crow 1988, Lorimer *et al.* 1994, Ramirez García y Hernández Reyna 1995). Estos sitios se encuentran generalmente en los bordes o límites de los bosques (Shaw 1968b, Harrison y Werner 1982, Crow 1988, Bochert *et al.* 1989, Bonfil Sanders 1995) donde se reduce la competencia con las herbáceas y las tasas de evapotranspiración (Espelta *et al.* 1995, Adams *et al.* 1992).

Las especies de encino presentan gran variación interanual en cuanto a la producción de bellotas y éstas pueden almacenarse en condiciones naturales sólo por poco tiempo (Shaw 1968a, Sork 1984, Crow 1988, Zavala Chávez y Garcia Moya 1997). Se ha mencionado que la cantidad y viabilidad de las semillas no es un factor que limite la regeneración de algunos encinos (Shaw 1968a). Sin embargo, algunos estudios han atribuido el problema del reclutamiento en condiciones naturales a la depredación de las bellotas por insectos (Curculionidae: Coleóptera), aves y mamíferos. Estos dos últimos grupos, además de consumir las semillas pueden transportarlas o enterrarlas. (Shaw 1968b, Darley-Hill y Johnson 1981, Sork 1984, Price y Jenkins 1986, Borchert *et al.* 1989). Cuando las semillas atrapadas por los depredadores/dispersores son enterradas, aumenta la probabilidad de que germinen y las bellotas pueden también ser transportadas a sitios con mejores condiciones de crecimiento en comparación con los sitios donde la competencia reduce las posibilidades de sobrevivencia (Crow 1988). Los ratones y las ardillas típicamente acumulan las semillas en sitios cerca del árbol semillero (10-30 m; Price y Jenkins 1986). Sin embargo, algunas aves pueden transportar las semillas hasta varios kilómetros de distancia del árbol semillero (Darley-Hill y Johnson 1981).

3.4. El efecto del piso forestal en la germinación y el establecimiento temprano de encinos

El piso forestal es un componente importante de los sistemas forestales y está constituido por la hojarasca y por la capa de fermentación, que presenta cierta mezcla con el suelo

mineral y forma una capa no delimitada llamada humus (Fig. 1; Billings 1977, Switzer *et al.* 1979, Morris 1995). La acumulación de hojarasca en el piso forestal está determinada por: (1) el balance entre la producción temporal *in situ*, (2) la deposición de hojarasca que llega al sistema, (3) la degradación de ésta por factores físicos químicos y bióticos y (4) su remoción (Orndorff y Lang 1981, Facelli y Pickett 1991a). El piso forestal incrementa la heterogeneidad ambiental tanto temporal como espacialmente. Debido a que las especies vegetales responden diferencialmente en su establecimiento temprano al tipo y cantidad de hojarasca, ésta puede alterar las proporciones relativas de las especies, modificando con ello la estructura y dinámica de la comunidad (Facelli y Pickett 1991a, Molofski y Augspurger 1992, Itoh 1995).

La hojarasca de pino se diferencia de la de encino por ser más persistente y por presentar una mayor tasa de acumulación (Switzer *et al.* 1979, White *et al.* 1988, Klemmedson 1992, Shelton 1995). Una gran acumulación de hojarasca puede significar: (1) una barrera mecánica para la penetración de la radícula de las semillas que germinan (Sydes y Grime 1981b, Facelli y Pickett 1991a, Peterson y Facelli 1992, Shelton 1995, Itoh 1995); (2) una modificación del contenido de humedad del suelo, dependiendo de las características de la hojarasca (Facelli y Pickett 1991a); (3) un cambio en el ciclo de nutrientes (McClougherty *et al.* 1985, Klemmedson 1992, Morris 1995) y (4) un incremento de los patógenos y mayor exposición de las semillas a la depredación por insectos u hongos (Fowler 1988, Facelli 1994, Itoh 1995).

Existen pocos estudios que relacionen la germinación y el establecimiento de las plántulas de encinos con las características del piso forestal. En algunos de ellos se ha determinado que existe mejor establecimiento de plántulas cuando las bellotas se encuentran directamente sobre el suelo forestal poco compacto (mezclado con humus) para que las radículas puedan penetrarlo (Carvell y Tryon 1961, Ramírez García y Hernández Reyna 1995), mientras que en otros se considera la hojarasca en el suelo como un medio adecuado para la germinación de las semillas (Jiménez Marin y Chaverri Polini 1991). Collins y Good (1987) demostraron la necesidad de una capa mínima de 2.5 cm de

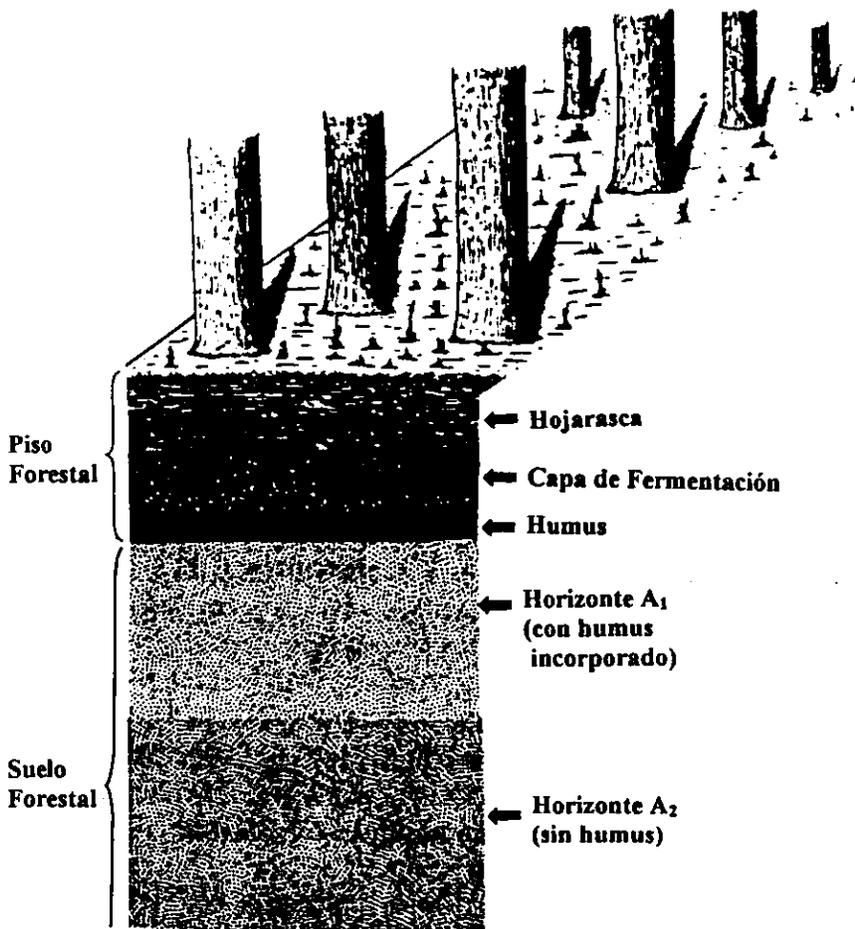


Fig. 1. Esquema del perfil del suelo de un viejo bosque de coníferas. Se muestra la diferencia entre piso y suelo forestal (obtenido de Billings, 1977).

hojarasca para garantizar una germinación exitosa; el porcentaje de germinación disminuyó cuando la profundidad era menor a ésta cantidad ó mayor a 5 cm. Sin embargo, encontraron que el efecto de la hojarasca no siempre es uniforme para las especies de *Quercus*, ya que *Q. coccinea* y *Q. alba* aparentemente no fueron afectadas por la profundidad de hojarasca como lo fueron *Q. velutina* y *Q. prinus*. Este mismo intervalo de profundidad del piso forestal (2.5- 5 cm) ha sido reportado en otros estudios como el más adecuado para la germinación y el establecimiento de encinos (Barrett 1931, Carvell y Tryon 1961). También se ha encontrado que una cubierta de hojarasca sobre las semillas favorece el establecimiento temprano de encinos, debido a que la capa de hojas reduce la pérdida de agua (Facelli y Pickett 1991a), disminuye las oscilaciones de la temperatura (Barrett 1931, Jarvis 1964, *vide* Sydes y Grime 1981a) y disminuye la destrucción de las bellotas por roedores al reducir la probabilidad de ser encontradas (Jarvis 1964, *vide* Sydes y Grime 1981a, Shaw 1968b, Borchert *et al.* 1989).

3.5. Restauración y rehabilitación ecológica

La restauración ecológica es una técnica de recuperación de comunidades naturales que permite acelerar un proceso sucesional en un tiempo relativamente corto en comparación a otro evento en el que no se haya llevado a cabo alguna manipulación (Martínez 1996). Se ha llegado a considerar un método de investigación básica en ecología que permite generar nuevos conocimientos a través de plantear y probar hipótesis. (Bradshaw 1987a, Cairns 1987, Jordan *et al.* 1987). El concepto de restauración se refiere a la generación de estrategias orientadas a recuperar el ecosistema original en aquellos casos en que se combinan la pérdida total o casi total de la cubierta forestal (deforestación) y la diversidad de especies con la degradación del suelo y la consiguiente reducción de la productividad. En cambio, el término rehabilitación, se da en un nivel medio de degradación del ecosistema y puede exigir períodos prolongados de recuperación natural, susceptibles de ser abreviados con la intervención del hombre (Maini 1992, Clüsener Godt y Hadley 1993). La rehabilitación no implica el retorno a las condiciones originales; es decir, se podría crear un bosque con especies diferentes o con una plantación (Bradshaw 1992, Huss y Sutisna 1993).

La sucesión ecológica provee el marco conceptual en el cual se basa la restauración ecológica (Ashby 1987, Gross 1987, MacMahon 1987, Jardel Peláez y Sánchez-Velásquez 1989). En los ecosistemas o comunidades que han sido degradados ocurren de manera natural eventos de recuperación que son parte de los procesos de sucesión. (Bradshaw 1987b, Jordan *et al.* 1987, Vanclay 1993, Martínez 1996). Cuando la degradación es moderada puede hablarse de autorrenovación, la cual ocurre cuando el sistema tiene la capacidad para renovarse por sí solo en relativamente poco tiempo y recuperar el estado que presentaba originalmente al desaparecer el disturbio (Gross 1987, Jardel Peláez y Sánchez-Velásquez 1989, Maini 1992).

La regeneración de los ecosistemas forestales en respuesta a las perturbaciones está determinada por la fragilidad del sistema de que se trate y por el tipo, duración e intensidad de los disturbios (Ashby 1987, Gross 1987, Maini 1992). Cualquier estrategia de recuperación de un ecosistema forestal debe comenzar desde el suelo, o al menos desde el sustrato donde las plantas establecen sus raíces, ya que éste determinará en gran medida la complejidad florística y el funcionamiento del sistema (Bradshaw 1987b, Gross 1987, Ferraz 1993, Miyawaki 1993). La actividad más simple de rehabilitación consiste en reducir la fuente del disturbio (p. ej.: fuego, sobrepastoreo, talas, podas, entre otras; Malaisse 1993). Un segundo nivel de actividad consiste en la adición de especies o materiales (p. ej.: agua, fertilizantes y suelo; Ashby 1987, Bradshaw 1987b, Maury-Lechon 1993, Miyawaki 1993, Teketay 1993). Un tercer nivel de actividades en este sentido es el desarrollo de sistemas por los cuales la fertilidad y la estabilidad del suelo puedan restaurarse rápidamente por medios naturales (p. ej.: introducción de especies fijadoras de nitrógeno, micorrizas, aereación del suelo; Ferraz 1993, Miyawaki 1987). La más difícil y última estrategia de rehabilitación requiere de cambiar o regular las entradas energéticas al sistema (p. ej.: cambiando la hidrología o la topografía de un sistema; Clüsener Godt y Hadley 1993).

Las plantaciones forestales constituyen una estrategia de rehabilitación aplicable en terrenos degradados y pueden tener diversos propósitos, tales como la producción de madera (Lamb y Lawrence 1993, Vanclay 1993), el mejoramiento del suelo (Evans 1992) y la aceleración del proceso de sucesión secundaria mediante mecanismos como la facilitación (Connell y Slatyer 1977, Ashby 1987, Bradshaw 1987b). En la elección del tipo de plantación que ha de establecerse en cada sitio deben considerarse criterios como la capacidad de las especies para (1) establecerse de acuerdo a las características físicas de los sitios, (2) resistir las sequías, el fuego, los parásitos y otros disturbios, (3) estabilizar los suelos, (4) incrementar la materia orgánica y la disponibilidad de nutrientes en el suelo, (5) incrementar la diversidad florística de los sitios y (6) facilitar el desarrollo del sotobosque (Ashby 1987, Bradshaw 1987b, Gilpin 1987b, Harper 1987, Evans 1992, Parrotta 1993).

El diseño de las plantaciones debe considerar aspectos tales como: (1) las tasas de colonización de las especies forestales (Gross 1987), (2) la localización de la plantación forestal con respecto a otros rodales de bosques primarios y secundarios (Ashby 1987, Parrotta 1993), (3) la densidad inicial de la plantación (Gilpin 1987a, Parrotta 1993), (4) la disminución de la competencia con herbáceas gracias al mantenimiento de cierta cobertura en el dosel (Sydes y Grime 1981a, Ashby 1987, Facelli y Pickett 1991a, Malaisse 1993, Parrotta 1993), (5) la orientación y proximidad de los árboles semilleros para el caso de bosques con animales dispersores nativos (Ashby 1987, Jardel Peláez y Sánchez-Velásquez 1989, Parrotta 1993) y (6) los requerimientos ambientales de las aves frugívoras, murciélagos y otros dispersores que pueden ser claves en el desarrollo de la diversidad florística de las plantaciones (Darley-Hill y Johnson 1981, MacMahon 1987, Evans 1992, González-Espinosa *et al.* 1995a, Parrotta 1993).

Los programas de rehabilitación requieren para su operación de la educación ambiental y la participación pública. Involucrar a la población local da la oportunidad de incorporar las estrategias de recuperación de bosques generadas y las disponibles del conocimiento tradicional como un elemento más en la cultura de las nuevas generaciones (Clüsener Godt

y Hadley 1993 Lamb y Lawrence 1993, Vanclay 1993). Los proyectos de rehabilitación de bosques deben ser ecológicamente sustentables, económicamente viables y socialmente aceptados (Vanclay 1993, Cairns Jr. 1987, Clüsener Godt y Hadley 1993).

3.6. Rehabilitación de bosques en Los Altos de Chiapas

En Los Altos de Chiapas las altas tasas de deforestación y erosión del suelo han ocasionado que la rehabilitación y restauración de ecosistemas se hayan convertido en una necesidad impostergable en la región. Las posibilidades de generar estrategias dependerá no sólo de adquirir los conocimientos básicos para iniciarlas sino también de programas a nivel estatal y regional que subsidien los costos de las prácticas. La rehabilitación puede ser cara, lenta e incierta debido a la falta de tecnología y de conocimientos de las especies nativas y por ello es necesario establecer, en una primera fase, proyectos en escalas temporales y espaciales relativamente cortas (Allen y Hoekstra 1987, Vanclay 1993).

Factores tales como la extrema pobreza, las presiones sobre el uso de la tierra, la heterogeneidad cultural, la inestabilidad política, los problemas de tenencia de la tierra y el bajo valor de la madera a nivel local, deben ser considerados al aplicar programas de rehabilitación. Las limitaciones en cuanto a costos y tiempo nos obligan a maximizar el uso de herramientas tales como la participación comunitaria y la experimentación de prácticas que no impliquen insumos costosos, la adición de especies y la formación de plantaciones en las que el manejo de semillas o de plántulas sea factible tanto en su obtención, como en su mantenimiento.

En Los Altos de Chiapas los sistemas de uso del suelo abarcan desde los sistemas más extensivos (p. ej.: roza, tumba y quema y pastoreo en agostaderos) hasta los más intensivos (p. ej.: huertos familiares e invernaderos; Alemán Santillán 1989). La tecnología agrícola tradicional aporta herramientas para acelerar la regeneración de la vegetación secundaria. Se ha especulado, por ejemplo, que mantener durante la fase de tumba tocones y árboles útiles en pie, como pinos y encinos, pudiera favorecer la reposición de nutrientes y la reducción de las poblaciones de plantas arvenses (Alemán Santillán 1989). El rescate y

mejoramiento de éstas y otras prácticas que podrían ser detectadas, dependerá de la posibilidad de reducir la intensificación del uso del suelo mediante la generación de alternativas reales para la economía de los campesinos.

Frente al proceso de pinarización, y sus consecuencias ya reportadas a nivel florístico, podemos hablar de rehabilitación para el caso de los bosques de la región, si asumimos que la degradación no ha sido total y que todavía contamos con elementos para restablecer comunidades vegetales similares a las originales. No sabemos acerca de la reversibilidad a corto o largo plazo del proceso de pinarización y, de hecho, no se tienen registros en la región de que sucesionalmente después de un bosque pinarizado se pueda establecer un bosque mixto de encino-pino. Sin embargo, es posible que en estos bosques se establezcan las plantaciones de encinos que pueden funcionar como especies clave que una vez alcanzando el dosel generen las condiciones microclimáticas que permitan aumentar la complejidad florística de los sitios ahora pinarizados y, sobre todo, que permita a los indígenas propietarios de estos bosques la extracción de leña de una manera sustentable y la posterior diversificación de los recursos maderables que ofrezcan estos sitios rehabilitados.

Si somos capaces de crear un sistema forestal que funcione, que tenga las propiedades deseadas y que sea sustentable, habremos probado nuestro conocimiento, y lo más importante, a la vez contribuiremos a la recuperación de la productividad y la complejidad florística de las tierras degradadas en la región.

4. Objetivos e hipótesis

Objetivo general

- Conocer el efecto de la cantidad y composición del piso forestal, que incluye la hojarasca y capa de fermentación, sobre la germinación y establecimiento temprano del tulán o roble, *Quercus rugosa* Née., y las implicaciones que se derivan para la rehabilitación de bosques pinarizados en Los Altos de Chiapas (2000 - 2350 m).

Objetivos particulares

- Describir el patrón de acumulación de la hojarasca en encinares y bosques severamente pinarizados.
- Realizar pruebas de germinación y seguimiento del establecimiento temprano de las plántulas de *Q. rugosa* en el laboratorio, simulando las condiciones del piso forestal de los dos tipos de bosque, así como en escenarios hipotéticos de acumulación de hojarasca de pino.
- Evaluar el establecimiento temprano de plántulas en el campo, a partir de bellotas germinadas en el laboratorio, en cada uno de los sitios de estudio (pinarizados y encinares).
- Elaborar recomendaciones sobre prácticas para el establecimiento de los encinos y su regeneración en sitios pinarizados.

Hipótesis

- Los bosques pinarizados presentan cambios microambientales asociados con la composición y acumulación del piso forestal. Se espera que la germinación y el establecimiento temprano de *Q. rugosa* sea mayor cuando: (1) el piso forestal corresponda al de un encinar, (2) existan bajas profundidades de piso forestal o cuando éste no se presente (directamente suelo mineral) y (3) exista una capa (≈ 3 cm) de hojarasca sobre las semillas sembradas.

5. Materiales y métodos

5.1. Sitios de estudio

Los tres sitios de estudio (Reserva Ecológica Huitepec, Rancho Merced Bazom y Ejido Mitzitón; Fig. 2) se encuentran dentro de la región fisiográfica conocida como la Altiplanicie de Chiapas o Altos de Chiapas (Müllerried 1957), constituida por una superficie accidentada como consecuencia del levantamiento de calizas en el Terciario. Se extiende en dirección NW-SE y mide aproximadamente 160 km de largo por 50 a 120 km de ancho (Mera Ovando 1989, Parra Vázquez y Díaz Hernández 1997). Los suelos son del tipo cambisol vértico y gléyico, con profundidades entre 70-100 cm, textura limo-arcillosa, poca pedregosidad y drenaje lento (Mera Ovando 1989). El clima regional es templado subhúmedo C (w''_2)(w) con abundantes lluvias en verano (más del 85 % de la precipitación anual ocurre entre mayo y octubre). La temperatura media anual oscila entre los 13-15 ° C y la precipitación media anual es de 1100-1200 mm (García 1987; Fig. 3). Las heladas nocturnas pueden ser frecuentes entre diciembre y marzo, aunque es raro que alcancen el piso forestal en los rodales más cerrados. La región carece de ríos caudalosos y se caracteriza por pequeñas corrientes a lo largo de vertientes de los cerros, que se intensifican durante la época lluviosa (Mera Ovando 1989). Los tipos de vegetación descritos para la región son los bosques perennifolios de neblina en las partes altas (>2400), de encino, de pino-encino y de pino (Breedlove 1981).

5.1.1 Estación Biológica Huitepec (EBH). La Estación Biológica Huitepec, decretada en 1987 como la primera reserva natural privada en México, cuenta con 136 ha y se ubica en la ladera E-NE del cerro Huitepec. Se localiza geográficamente a los 16° 44' 38'' de latitud norte y 92° 40' 15'' de longitud oeste, en el municipio de San Cristóbal de las Casas (Fig. 2). Consta de una serie de laderas con pendientes pronunciadas (40-60%), con altitudes que van de los 2230 hasta los 2710 m. La vegetación es de bosque de encino y es notable la casi total ausencia de coníferas con excepción de algunas comunidades de pino-encino en las partes intermedias y bajas de la ladera oeste, las cuales quedan fuera de los límites de la EBH. Las especies de encino que se han encontrado dentro de la EBH

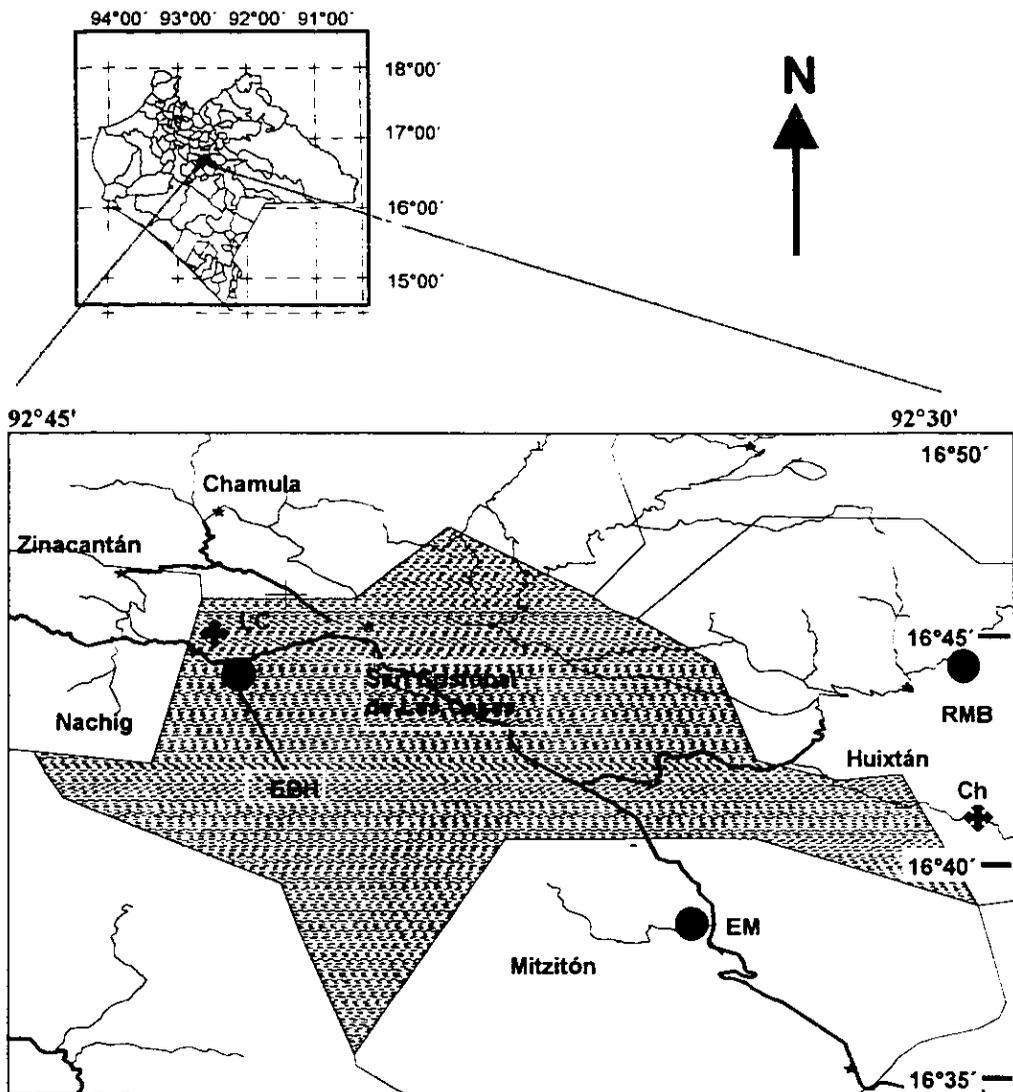


Fig. 2. Mapa de ubicación de los sitios de estudio y de las estaciones meteorológicas. EM=Ejido Mitzitón, EBH= Estación Biológica Huitepec y RMB=Rancho Merced Bazom. LC= La estación La Cabaña y Ch=La estación de Chillil.

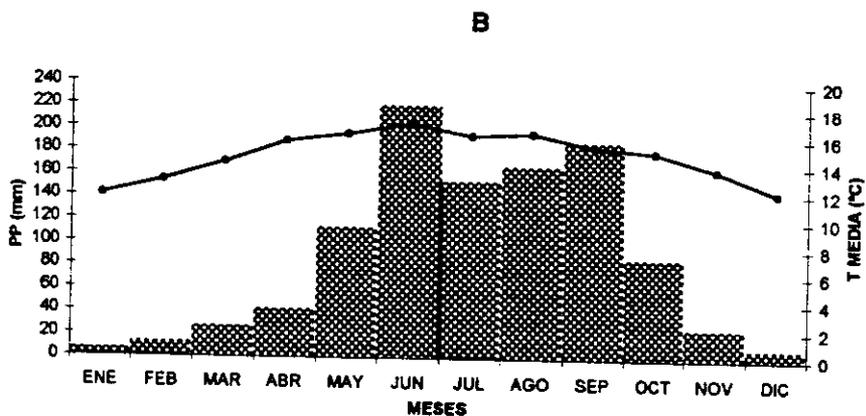
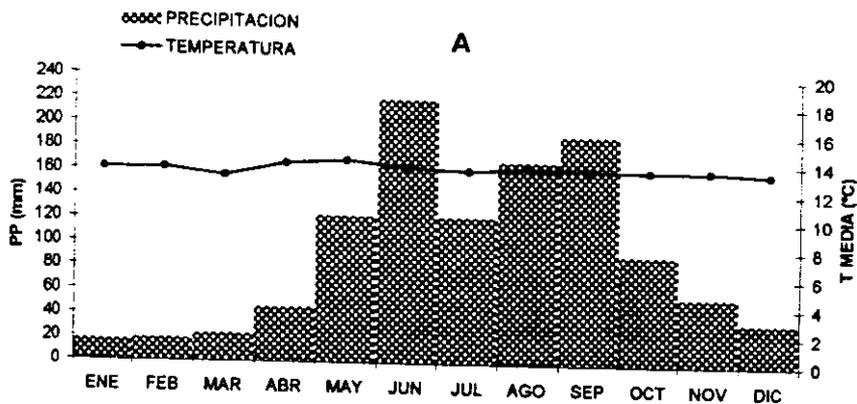


Fig. 3. Diagramas ombrotérmicos de dos estaciones meteorológicas. A= La Cabaña, municipio de San Cristóbal de Las Casas (16 44' 30" Lat. N, 92 38'15" Long. W, 2113 m), valores promedio para los años de 1978 a 1997. B= Chillil, municipio de Huixtán (16 40'30" Lat.N, 92 29'10"Long. W, 2200 m), valores promedio para los años de 1978 a 1995. Datos proporcionados por la Gerencia regional Golfo-Sur de la Comisión Nacional del Agua.

incluyen: *Q. aff. acutifolia*, *Q. candicans*, *Q. crassifolia*, *Q. crispipilis*, *Q. laurina*, *Q. rugosa* y *Q. skutchii*. Existe un estrato arbóreo bajo que incluye a *Garrya laurifolia*, *Oreopanax* spp., *Prunus serotina*, *Rapanea juergensenii* y *Viburnum jucundum*. De los 2400 a los 2700 m de altitud es posible encontrar el bosque de neblina que presenta encinos con un dosel de 30-35 m. El subdosel (20-25 m) presenta especies como *Clethra macrophylla*, *Cleyera theaeoides*, *Persea americana* y *Styrax argenteus* var. *ramirezi*. El sotobosque incluye especies de los géneros *Drimys*, *Miconia*, *Microtropis*, *Oreopanax*, *Ostrya*, *Prunus*, *Rapanea*, *Rhamnus*, *Saurauia* y *Ternstroemia*. Se tienen registradas 315 especies de plantas vasculares para la EBH, distribuidas en varios estados sucesionales, ésta área constituye uno de los últimos remanentes de bosque primario en la región central de Los Altos de Chiapas (Ramírez-Marcial *et al.* 1998).

5.1.2 Rancho Merced Bazom (RMB). Se localiza en el municipio de Huixtán a los 16°44'50" de latitud norte, 92°29'45" de longitud oeste, a 2300-2350 m de altitud (Fig. 2). Tiene una extensión de 22 ha y pertenece a tres campesinos. La parcela experimental se ubica en un bosque maduro con perturbación aislada y esporádica por talas selectivas. Alrededor de este rodal se encuentran bosques de pino-encino, pastizales y áreas de cultivo. El estrato arbóreo que forma el dosel forestal (35-45 m) se encuentra dominado por *Quercus crassifolia*, *Q. laurina* y *Q. rugosa*, existiendo sólo algunos pinos de las especies *P. ayacahuite*, *P. oaxacana*, *P. oocarpa* var. *ochotorenai* y *P. pseudostrobus*. El sotobosque (7-10m) incluye a especies como *Oreopanax xalapensis*, *Rapanea juergensenii*, *Rhamnus sharpii*, *Magnolia sharpii*, *Cleyera theaeoides*, *Symplocos limoncillo* y *Ternstroemia pringlei*. Las copas de ambos grupos de árboles forman un dosel cerrado de 85-95%. El estrato arbustivo es muy denso y presenta especies como *Viburnum elatum*, *Miconia* aff. *hemenostigma*, *Solanum nigricans*, *Fuchsia microphylla*, *Senecio* spp., *Cestrum anagrys*, *Saurauia latipetala* y *Verbesina perymenioides*. (Quintana-Ascencio 1989, González-Espinosa *et al.* 1991).

5.1.3 Ejido Mitzitón (EM). Se ubica en el municipio de San Cristóbal de Las Casas a los 16°40'15" de latitud norte y a 92°32'30" de longitud oeste, a 2430 m de altitud (Fig.

2). En este sitio se ubicaron dos parcelas experimentales con una separación de 3 km, ambas en bosques con dominancia reciente de pinos. EM1 se ubicó en un bosque continuo de pino de 2 ha con pequeños claros ocasionados por la extracción de pinos. EM2 se ubico en un bosque de pino de 4 ha con claros ocasionados por la extracción y por caminos para vehiculos. Los pinos de mayores dimensiones no exceden los 50 cm de dap y tienen alturas de 20-30 m. En ambos bosques se realizó en décadas pasadas una intensa cosecha de encinos para leña y actualmente realiza la extracción de pinos para la construcción, además de la ganadería ovina, y el cultivo de papa, maíz, frijol, calabaza, lechuga y flores, que constituyen las principales actividades económicas del ejido.

5.2. Características de la especie en estudio

Quercus rugosa Née, subgénero *Leucobalanus*. Es un árbol de 3-25 m de altura, con el tronco de 10-80 cm de diámetro y hasta de 1.20 m; hojas deciduas muy tardíamente al madurar suavemente engrosadas y rígidas, con frecuencia notablemente cóncavas, muy rugosas, obovadas, elíptico-obovadas o casi suborbiculares, de 4-17 cm de largo y de 1.8-10 cm de ancho, ampliamente obtusas o redondeadas hacia el ápice, la base cordada, de 3-17 dientes en cada lado; amentos masculinos de 3-7 cm de largo, de muchas flores, tomentosos, periantosésiles; flores femeninas de 2-12 distribuidas a lo largo de un pedúnculo pubescente; fruto anual solitario o en grupos de dos ó tres (a veces hasta cinco); bellota ovoide, con frecuencia angosta y puntiaguda, de 16-25 mm de largo y de 9-14 mm de diámetro, una tercera parte o la mitad de su largo incluida en su cúpula. Florece de abril a junio y fructifica de octubre a febrero (Bello-González y Labat 1987).

Q. rugosa es uno de los encinos de más amplia distribución en nuestro país. Se distribuye en los estados de Aguascalientes, Chiapas, Chihuahua, Coahuila, Colima, Distrito Federal, Durango, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Veracruz y Zacatecas (Bello-González y Labat 1987). En Chiapas esta especie habita en laderas de cerros, barrancas y cañadas húmedas, en terrenos planos con suelos someros o profundos. Generalmente forma parte de bosques de pino-encino y encino. Algunos nombre comunes que recibe son: roble o tulán en Chiapas, encino roble en Querétaro, encino cuero en Chihuahua, encino blanco liso en Durango,

encino de asta en Colima, encino avellano o tocuz en Michoacán, Hidalgo, Puebla y Veracruz, encino prieto, encino de miel, encino negro y sharari en otras localidades (Bello-González y Labat 1987).

5.3. Colecta de semillas y caracterización de los sitios de estudio

Se colectaron bellotas en los meses de enero y febrero de 1997 en la EBH. Las semillas fueron levantadas del piso forestal y algunas se encontraron debajo de la hojarasca (3-5 cm de profundidad). Se colectaron bellotas al pie de aproximadamente 20 árboles. Antes de hacer la colecta se aseguró que los árboles que produjeron las semillas del sitio fueran de la especie *Q. rugosa*. Las características de la testa (brillante, dura, sin huellas de depredación) permiten reconocer las semillas recientemente producidas. Las semillas se guardaron en bolsas de papel estraza y al llevarlas al laboratorio se metieron a su vez en bolsas plásticas para almacenarse en el refrigerador a 5° C. Para el experimento de laboratorio y el estudio en el campo estuvieron almacenadas por 3 y 5 meses, respectivamente. Cada vez que las bolsas de papel mostraron humedad, las semillas fueron cambiadas de bolsa para evitar la germinación.

Para el análisis de la estructura y composición de la vegetación de los sitios de estudio se utilizó el método de cuadrantes centrados en un punto (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974). Se eligieron los árboles mayores a 3 m de altura encontrados en puntos a cada 5 m sobre dos transectos de 75 m de largo (30 puntos por sitio). Los transectos fueron paralelos con una separación de 30 m con orientación N-S. A cada árbol (≈ 1.30 m) se le midió el dap y se determinó la especie. Con estos datos se obtuvo el área basal de las diferentes especies del rodal y la composición arbórea de los rodales, la densidad, dominancia, frecuencia y los valores de importancia relativos de cada especie. Esta caracterización se realizó en todos los sitios excepto en RMB, ya que ahí ya se contaba con información comparable obtenida en varios inventarios recientes realizados por el equipo de trabajo de ECOSUR (González-Espinosa *et al.* 1991, 1995a).

Para conocer el porcentaje de apertura del dosel en cada uno de los sitios se obtuvieron diapositivas de la cobertura del dosel y el sotobosque en cada una de las subparcelas de las áreas de estudio (8 por sitio; ver punto 5.8.). Las diapositivas a colores fueron obtenidas con una cámara Pentax K1000 y con un lente gran angular (28≈80 mm). Con un tripie se fijó la cámara a 1 m de altura del suelo y con la ayuda de un nivel se colocó la cámara horizontal con respecto a los árboles. Las diapositivas fueron posteriormente proyectadas sobre una cuadrícula para obtener el porcentaje de puntos que permite el libre paso vertical de luz en cada sitio.

5.4 Pruebas preliminares de germinación en el laboratorio

Se sometieron 143 semillas recién colectadas y seleccionadas al azar a una prueba de viabilidad por flotación (Quintana-Ascencio 1989, Robledo Jiménez 1997). Esta consiste en colocar las semillas en un recipiente con agua, considerando que las que flotan están dañadas o no viables, lo que generalmente es ocasionado por la destrucción del endospermo ya sea por insectos, por hongos o por putrefacción. Las semillas que se hundieron (100 semillas consideradas viables) fueron escarificadas a través de un leve golpe en la testa que provocara una hendidura para permitir la entrada de agua en la semilla y aumentar la probabilidad de la germinación (Quintana-Ascencio 1989). Las semillas ($n = 100$) presentaron las siguientes dimensiones 2.04 ± 0.34 cm de largo, 1.20 ± 0.21 cm de ancho y 1.91 ± 0.68 g de peso fresco. De acuerdo al peso fueron divididas en dos categorías: semillas chicas (0.9-1.59 g) y semillas grandes (1.6-3.5 g) y fueron puestas a germinar en charolas circulares de 5 cm de alto sobre un sustrato de papel filtro. Se mantuvo durante toda la prueba la humedad del papel recambiando el agua diariamente para evitar la infección con hongos. Se registró la fecha y el porcentaje de germinación, considerando ésta última cuando la radícula alcanzaba 0.5 cm de longitud.

5.5. Efecto del piso forestal sobre el establecimiento temprano de *Q. rugosa*

En el laboratorio se simularon las condiciones del piso y el suelo forestal de un bosque con dominancia reciente de pinos y de un bosque maduro de encino y se realizó un seguimiento del establecimiento temprano de las plántulas de *Q. rugosa*. Para definir las

profundidades del piso forestal que tendrían los tratamientos experimentales, se hizo un muestreo preliminar de la profundidad del piso forestal (a lo largo de transectos de 10 m se colectaron al azar tres muestras en cuadros de 15 x 15 cm) en un encinar (EBH) y en un sitio pinarizado (EM2). El diseño experimental factorial consistió de dos composiciones de hojarasca (pino y encino), cuatro profundidades del piso forestal (0, 3, 6 y 14 cm) y dos condiciones para la semilla al momento de la siembra (con cobertura de 3 cm de hojarasca o sin cobertura), siendo en total 16 tratamientos con tres repeticiones cada uno. Se sembraron 30 semillas por repetición (Cuadro 1).

Se colectó el piso forestal en la EBH y en el EM2, los cuales representan, respectivamente, un bosque maduro de encinos y un bosque pinarizado. El método de colecta fue el mismo para ambas localidades. Se cortó con un machete el piso forestal (hojarasca y capa de fermentación) de acuerdo al tamaño de cajas de cartón poco profundas y luego se levantó el cuadro con una pala recta para evitar en lo posible su destrucción. En el mismo punto se colectó el suelo mineral que se encontraba inmediatamente debajo de la muestra colectada (hasta 10 cm de profundidad). Las muestras fueron llevadas al laboratorio y puestas a secar al aire durante 72 horas.

Para el experimento se utilizaron charolas circulares de plástico de 24 cm de diámetro y 16 cm de profundidad, cuyo fondo fue previamente agujeradas para permitir el drenaje del agua. Se colocó una base de 2 cm (515.8 g) del suelo colectado en ambos sitios mezclado en partes iguales. La capa de fermentación ya seca se cortó con cuidado para ajustarla al tamaño de la superficie de la charola y se estandarizó a 3 cm de profundidad (siendo ésta la medida más comúnmente encontrada en el campo). Se colocaron después de ello 2 cm (35.4 g pino y 22.3 g encino) de hojas rotas en proceso de descomposición que se encuentran inmediatamente después de la capa de fermentación y por último se ajustaron las profundidades deseadas con la hoja entera según el tratamiento. Este procedimiento fue el mismo para la hojarasca del pino y para la del encino.

Las semillas (almacenadas por tres meses a 5° C) se seleccionaron en cuanto a su tamaño, desechando las pequeñas (<2 cm de largo) y recibieron el mismo tratamiento que

Cuadro 1. Diseño factorial y tamaño de muestra utilizados para el experimento de establecimiento temprano de plántulas de *Q. rugosa* en laboratorio.

Factor Composición De hojarasca	Factor Profundidad de hojarasca (cm)	Factor Cobertura de hojarasca	Número de repeticiones	Número de semillas por repetición	Total de semillas	
Pino	0	Sin cubrir	3	30	90	
		Cubiertas	3	30	90	
	3	Sin cubrir	3	30	90	
		Cubiertas	3	30	90	
	6	Sin cubrir	3	30	90	
		Cubiertas	3	30	90	
	14	Sin cubrir	3	30	90	
		Cubiertas	3	30	90	
	Encino	0	Sin cubrir	3	30	90
			Cubiertas	3	30	90
3		Sin cubrir	3	30	90	
		Cubiertas	3	30	90	
6		Sin cubrir	3	30	90	
		Cubiertas	3	30	90	
14		Sin cubrir	3	30	90	
		Cubiertas	3	30	90	
Totales			16	48	480	1440

tratamientos

en las pruebas preliminares de germinación. Se mantuvieron cubiertas por agua en un recipiente por 48 horas. Después de este período la condición de las semillas no fue homogénea y por ello se seleccionaron 20 de ellas para cada charola con la radícula visible menor de 0.5 cm y 10 sin la característica anterior. Las 30 semillas fueron colocadas superficialmente en cada una de las charolas. En el caso de la hojarasca de encino la forma y el tamaño de las hojas provocaron que las semillas se distribuyeran de manera heterogénea, ya que algunas se quedaron en la superficie y otras se fueron al fondo de la charola. Después de esto en los tratamientos que lo requerían se cubrieron las semillas con 3 cm de hojarasca. En total se sembraron 1440 semillas. La posición de las charolas fue aleatorizada y después del primer mes se realizó una rotación sistemática (cada tercer día) de las mismas sobre el banco de laboratorio ya que se tuvo cierta heterogeneidad en la distribución de luz en el lugar.

Los tratamientos tuvieron un riego inicial y uno diario durante los primeros 10 días de 300 ml y posteriormente cada tercer día con la misma cantidad de agua. Después de cinco semanas la hojarasca retuvo más el agua, por lo que se redujo el riego a 150 ml cada cuarto día. Se realizaron evaluaciones periódicas durante 145 días (cada tres días las primeras cuatro semanas y luego semanal y quincenalmente) de la germinación de las semillas (considerada cuando la radícula es igual o mayor a 0.5 cm), la aparición del epicótilo, la altura total y el número de hojas con la lámina extendida de 1 cm de largo o más. En las evaluaciones a lo largo de los experimentos se consideró que una plántula había emergido cuando la plúmula se hacía visible. Las plántulas fueron identificadas individualmente dentro de cada charola con una cuchara de plástico numerada. A los 12 días de la siembra de las semillas se aplicaron 20 ml de fungicida (Captan 50 WP al 0.03 %) a cada charola. Debido al daño por insectos herbívoros, a las seis semanas del experimento se aplicó la misma cantidad de insecticida para todo el experimento durante tres días consecutivos.

A los 145 días a partir de su inicio se dió por finalizado el experimento y las plantas de cada charola fueron extraídas registrándose las siguientes variables: altura máxima,

número de hojas mayores o igual a 1.0 cm de largo, longitud de la raíz más larga y peso seco tanto de la parte aérea como del sistema radicular. Para obtener éste último las plantas se mantuvieron en una secadora durante 72 horas a una temperatura constante de 75° C.

Los datos obtenidos fueron analizados con el programa SPSS (versión 8.0). La emergencia total acumulada, la sobrevivencia final de las plántulas (trasformadas con el arcoseno de la raíz cuadrada) y las variables de crecimiento registradas al final en el experimento (transformadas con el logaritmo natural) fueron analizadas con el procedimiento GLM para el análisis de varianza factorial, con los factores de composición de hojarasca, cobertura y profundidad de hojarasca, así como sus interacciones. A partir del peso seco de la raíz y del tallo, se obtuvo la relación raíz / tallo para la cual se realizó un análisis de varianza factorial (previa transformación de los datos con el arcoseno de la raíz cuadrada) de la misma forma que las otras variables de crecimiento. Para los contrastes en los casos en que se encontraron diferencias significativas se realizaron pruebas de Tukey (Sokal y Rohlf 1995). Para el número de hojas de las plántulas en función de la profundidad de la hojarasca se aplicó un análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis con un criterio de clasificación para cada factor por separado (Sokal y Rohlf 1995).

La emergencia de plántulas a través del tiempo en ambos experimentos fue analizada con una función de sobrevivencia (Fox 1993) para cada factor y sus combinaciones. Para realizar esta prueba se consideró a la emergencia como la muerte de la germinación y se utilizó la prueba estadística de Wilcoxon (Sokal y Rohlf 1995).

5.6 Efecto del suelo forestal sobre el establecimiento temprano de *Q. rugosa*

Este experimento fue similar al del efecto del piso forestal, con los siguientes tres tratamientos y seis repeticiones cada uno: (1) suelo de un bosque pinarizado, (2) suelo de un bosque de encinos y (3) agrolita como suelo inerte. Fue montado 15 días después del experimento de piso forestal y se utilizaron charolas del mismo tipo y las mismas

condiciones de almacenaje, escarificación y remojo de las semillas (30 en cada charola). Se aplicó un riego inicial de 300 ml, uno diario por 10 días y luego cada tercer día. Las evaluaciones se realizaron de la misma forma que en el experimento de pisos forestales.

A los 145 días a partir de su inicio se dió por finalizado el experimento y las plantas de cada charola fueron extraídas registrándose las mismas variables que en el experimento de pisos forestales. Los datos obtenidos fueron analizados con el programa SPSS (versión 8.0). La emergencia total acumulada, la sobrevivencia final de las plántulas (previamente transformadas con el arcoseno de la raíz cuadrada) y las variables de crecimiento registradas al final en el experimento (transformadas con logaritmo natural) fueron analizadas con un análisis de varianza con un criterio de clasificación. A partir del peso seco de la raíz y del tallo se obtuvo la relación raíz / tallo para la cual se realizó un análisis de varianza con un criterio de clasificación (previa transformación de los datos con el arcoseno de la raíz cuadrada) de la misma forma que las otras variables de crecimiento. Para los contrastes en los casos en que se encontraron diferencias significativas se realizaron pruebas de Tukey (Sokal y Rohlf 1995). Para el número de hojas de las plántulas en función de la profundidad de la hojarasca se aplicó un análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis con un criterio de clasificación (Sokal y Rohlf 1995). La emergencia de plántulas a través del tiempo fue analizada de la misma forma que el experimento de pisos forestales.

5.7. Observación del desarrollo de la radícula de las plántulas

Para apoyar la interpretación de los resultados mediante la observación del desarrollo y crecimiento de las radículas, se construyeron cajas rectangulares (33 x 20 cm) de vidrio selladas con silicón. Se reconstruyó en cada caja la estructura del piso forestal de la misma manera que en los tratamientos del experimento del efecto del piso forestal. Las semillas tuvieron el mismo tratamiento que el experimento del piso forestal. Se sembraron 20 bellotas, 10 con la radícula apenas visible (menor de 0.5 cm) y 10 sin la característica anterior. La siembra de las semillas se hizo adyacente al borde de las cajas, de manera que la radícula tocara la pared de las cajas para posibilitar la observación de su

crecimiento. Las cajas fueron cubiertas con cartoncillo negro que sólo se removía para hacer las evaluaciones, con el fin de evitar la entrada de luz a las raíces y facilitar su observación. Se realizó un riego inicial de 200 ml y luego cada tercer día junto con la evaluación en la cual se registró la germinación y el crecimiento de la radícula y del epicótilo. Las semillas fueron identificadas en cada caja con una etiqueta numerada adherible en el vidrio. Se registraron observaciones como el grosor, las ramificaciones, el color y la forma de crecimiento de la radícula en cada caja. A los 12 días de la siembra se aplicaron a cada caja 10 ml de fungicida (Captan 50 WP al 0.03 %). Las observaciones registradas durante este experimento no se consideraron en un apartado en resultados, sino que sólo sirvieron para apoyar algunos puntos en la discusión de los resultados.

5.8. Experimento de establecimiento temprano de *Q. rugosa* en el campo

En este experimento se tuvo como objetivo el evaluar la germinación y el establecimiento temprano de plántulas en bosques pinarizados y encinares. Para conocer la viabilidad de las semillas que se utilizarían (después de haber estado almacenadas por cinco meses), se realizó una prueba de germinación con 120 semillas, escarificadas, remojadas por 48 horas y colocadas en charolas con agrolita. Para el experimento se seleccionaron las semillas grandes (≥ 2 cm de largo), las cuales presentaron mayor porcentaje de germinación en las pruebas preliminares de germinación. A partir de una muestra aleatoria de 100 semillas ya seleccionadas se obtuvieron las siguientes dimensiones: 2.18 ± 0.29 cm de largo, 1.32 ± 0.15 cm de ancho y 2.30 ± 0.61 g de peso fresco.

En cada uno de los cuatro sitios elegidos se estableció una parcela de 12 x 6 m. Las parcelas fueron seleccionadas con base en la estructura de la vegetación general de los rodales. En los sitios que lo requerían, estas parcelas fueron cercadas con malla de gallinero (1.5 m de altura) y un hilo de alambre de púas para proteger el experimento del pastoreo. Dentro de las parcelas se delimitaron ocho subparcelas de 1 x 1 m, en un arreglo de 4 x 2 dejando entre ellas un espacio de 2 m y con los bordes de 1 m. En cada una de éstas se sembraron 35 semillas de *Q. rugosa* que previamente fueron escarificadas y remojadas en agua durante 48 horas. Cuatro de estas subparcelas elegidas al azar fueron

cubiertas con una capa de 3 cm de hojarasca recién caída, colectada en el mismo sitio. En total se sembraron 1120 semillas (Fig. 4).

Se realizaron evaluaciones semanales durante el primer mes y luego quincenales hasta completar un período de 150 días; se registró el estado de las semillas sembradas superficialmente y luego la emergencia de las plántulas y su sobrevivencia en todas las subparcelas. Con el fin de asegurar que las plántulas emergidas que se evaluarían en las subparcelas fueran sólo las que se introdujeron como parte del experimento, se realizó en ambos encinares un transecto de 20 m y a cada dos metros sobre el mismo se evaluó en 1 m² el número y condición de las semillas de encinos y el tamaño y la especie de las plántulas presentes naturalmente establecidas.

5.9. Estudio de remoción de semillas

Para conocer la influencia de la cobertura de las semillas por una capa de hojarasca y la densidad de siembra sobre la remoción de las bellotas por roedores o aves, se realizó un estudio en los encinares (EBH y RMB) durante la segunda semana de Junio de 1997. Se ubicaron dos transectos paralelos de 72 m de longitud separados 20 m con orientación E-W y cada dos metros se colocaron semillas (sometidas al mismo proceso de almacenaje, escarificación y de remojo que en los experimentos anteriores) en tres densidades consecutivas diferentes, 1, 15, 35 semillas/ m², con ocho repeticiones cada una. En uno de los transectos, adicionalmente a la siembra, se cubrieron las semillas con una capa de hojarasca (3 cm de espesor) del sitio. Este proceso fue igual para los dos sitios. Se realizó una única evaluación del número de semillas removidas, una semana después de la siembra. La remoción de semillas con respecto a la cobertura de hojarasca y a las diferentes densidades de siembra fue analizada con el procedimiento GLM del programa estadístico SAS (versión 6.0) por medio de un análisis de varianza factorial con la previa transformación de las proporciones (arcoseno de la raíz cuadrada).

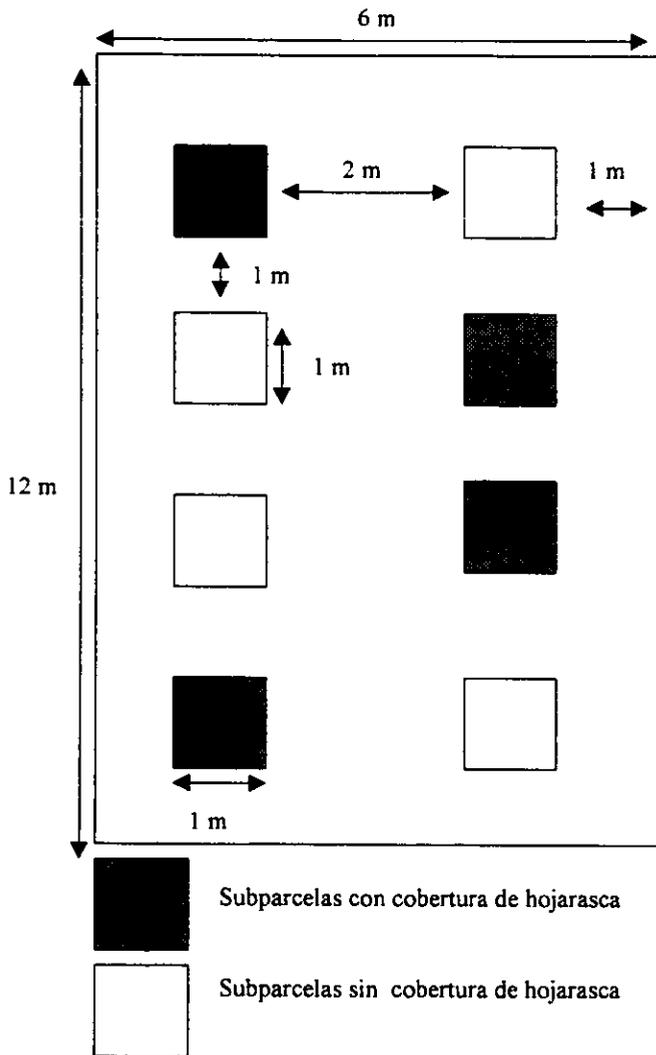


Fig. 4. Disposición espacial de las parcelas y subparcelas experimentales en el campo. La ubicación de las cuatro subparcelas con cobertura fue aleatorizada en cada una de las cuatro parcelas de estudio (EM1, EM2, EBH y RMB).

5.10. Perfil de la acumulación del piso forestal y su relación con el tamaño de los árboles

Se obtuvo un perfil de la acumulación del piso forestal a lo largo de un transecto de 50 m en cada uno de los cuatro sitios. Cada dos metros sobre el transecto se colectó el piso forestal (hojarasca y capa de fermentación) acumulado en un cuadro de 15 x 15 cm y se evaluó la profundidad promedio. Las muestras de piso forestal fueron pesadas (peso húmedo) y secadas durante 48 horas a 75° C para obtener el peso seco.

Considerando la posibilidad de predecir a partir del tamaño de los árboles de un rodal la acumulación de piso forestal del mismo, se realizó la evaluación de estas variables para conocer su relación. Se realizaron dos transectos de 50 m en cada uno de los cuatro sitios y a cada 5 m sobre el mismo se determinó el árbol más cercano, al cual se le midió la altura con un clinómetro (Olvera Vargas *et al.* 1996) y el dap. Con una reglilla metálica se midió la profundidad de la hojarasca en los cuatro puntos cardinales a una distancia de 1.5 m de la base de éste mismo árbol. Se obtuvo información de 20 árboles por sitio.

Se obtuvieron correlaciones lineales entre el tamaño de los árboles y la acumulación del piso forestal. Para conocer las diferencias de la acumulación del piso forestal entre sitios se realizó una comparación de la profundidad y el peso seco del piso forestal con la prueba no paramétrica de Wilcoxon para dos muestras (Sokal y Rohlf 1995; utilizando el programa Sigma Stat 2.0).

6. Resultados

6.1. Caracterización florística y porcentaje de apertura del dosel

La composición, abundancia, frecuencia y dominancia de las especies en cada uno de los sitios de estudio se presenta en el Cuadro 2. Los bosques con dominancia de encinos, (EBH y RMB) se distinguen por la presencia de un alto número de latifoliadas (al menos 15 especies) del sotobosque llegando a alcanzar en EBH hasta 2229 ind/ha. En RMB la presencia de pinos es mínima (72 ind/ha) y la especie con mayor dominancia del dosel es *Quercus laurina* con un estrato denso de árboles del sotobosque con predominancia de *Rapanea juergensenii*. En EBH no se encuentran pinos, la especie de encino más dominante es *Quercus crassifolia* y se presenta un estrato de latifoliadas del sotobosque predominadas por *Viburnum jucundum*.

En los sitios EM1 y EM2 se observa una marcada disminución de árboles del interior junto con mayor dominancia de pinos en el dosel. Ambos rodales son de reciente invasión de pinos y presentan a *Pinus oocarpa* var. *ochoterenai* como especie dominante en el dosel. Sin embargo, estos rodales presentan diferencias notables en la densidad de pinos y en la cobertura de latifoliadas, presentando EM1, 1024 pinos/ha (en conjunto VIR 59.21) y seis especies del sotobosque (en conjunto su VIR fue de 9.2), mientras que en EM2 se encontraron 737 pinos/ha (VIR conjunto de 87.98) y dos especies en el sotobosque (VIR conjunto 1.59). Esto se asocia con la presencia de encinos en estos rodales, que en EM1 alcanzan en conjunto un VIR de 31.59, mientras que en EM2 sólo 10.43. Los encinares (EBH y RMB) mostraron aproximadamente el doble de la riqueza total de especies (20 y 19 respectivamente) que los sitios pinarizados (EM1 con 11 y EM2 con 10 especies). En el caso del porcentaje de apertura del dosel, a partir de las diapositivas se encontraron diferencias en cuanto a la cobertura foliar de los bosques pinarizados y encinares. EM1 y EM2 presentan dosel y sotobosque más abierto, con valores de $15.31 \pm 3.70\%$ y $15.29 \pm 4.27\%$ de apertura del dosel, respectivamente. En comparación, EBH presentó $6.41 \pm 2.19\%$ y RMB tuvo un valor de $7.97 \pm 2.65\%$.

Cuadro 2. Valores de importancia relativa (VIR), densidad absoluta (ind/ha), dominancia absoluta (dom, cm²/100m²) y frecuencia absoluta (frec, %) de las especies registradas en cada uno de los sitios. Para el RMB se tienen valores comparables obtenidos de inventarios realizados en la misma zona estudio.

Especie	EM1				EM2				EBH				RMB			
	ind/ha	dom	frec	VIR	ind/ha	dom	frec	VIR	ind/ha	dom	frec	VIR	ind/ha	dom	frec	VIR
Latifoliadas																
<i>Alnus acuminata</i>	-	-	-	-	7	2.2	3	0.7	27	9.79	3.33	0.61	-	-	-	-
<i>Arbutus xalapensis</i>	32	189	6.6	2.54	-	-	-	-	27	209.35	3.33	1.66	-	-	-	-
<i>Buddleia nitida</i>	15	78	1	0.83	-	-	-	-	27	4.92	3.33	1.74	-	-	-	-
<i>Clethra macrophylla</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	27	21.37	3.33	0.67	-	-	-	-
<i>Cleyera theaeoides</i>	47	167	10	3.16	7	2.1	3	0.7	54	15.57	6.6	3.58	120	163	56	6.68
<i>Cornus disciflora</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	82	15.35	10	1.75	16	2	12	1.08
<i>Eupatorium ligustrinum</i>	47	12	6.6	1.83	-	-	-	-	190	8.09	23.33	3.93	-	-	-	<1
<i>Garrya laurifolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	136	24.42	16.66	2.91	4	7	4	0.34
<i>Holodiscus argenteus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	109	9.38	13.33	2.27	-	-	-	-
<i>Juniperus gamboana</i>	15	5	1	0.43	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Litsea glaucescens</i>	15	0.6	1	0.41	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	<1
<i>Magnolia sharpii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	40	39	28	2.67
<i>Oreopanax xalapensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	463	66.56	56.66	8.8	24	10	16	1.50
<i>Prunus serotina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	54	11.8	6.66	1.17	20	42	16	1.55
<i>Rapanea juergensenii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	381	34.6	46.66	7.96	412	255	92	16.08
<i>Rhamnus sharpii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	32	32	24	2.23
<i>Symplocos limoncillo</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	54	3.55	6.66	1.13	-	-	-	<1
<i>Ternstroemia</i> spp.	-	-	-	-	-	-	-	-	27	1.92	3.33	0.57	184	120	52	7.81
<i>Viburnum jucundum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	571	67.88	70	10.02	-	-	-	<1

Cuadro 2
(continuación).

	EM1				EM2				EBH				RMB			
	ind/ha	dom	frec	VIR	ind/ha	dom	frec	VIR	ind/ha	dom	frec	VIR	ind/ha	dom	frec	VIR
Arboles del dosel																
<i>Pinus ayacahuite</i>	-	-	-	-	71	128	30	7.79	-	-	-	-	16	73	8	1.14
<i>Pinus montezumae</i>	-	-	-	-	7	2.1	3	0.7	-	-	-	-	-	-	-	<1
<i>Pinus oocarpa</i> var. <i>ochoterenai</i>	977	4608	93.3	55.76	404	3060	90	49.05	-	-	-	-	40	1019	36	7.41
<i>Pinus oaxacana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	39	24	1
<i>Pinus pseudostrobus</i>	-	-	-	-	7	10	3	0.76	-	-	-	-	12	1105	4	5.34
<i>Pinus pseudostrobus</i> var <i>apulcencis</i>	47	218	10	3.44	248	1577	67	29.68	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus benthamii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	37	8	0.9
<i>Quercus crassifolia</i>	251	346	43.3	12.45	14	9	7	1.57	517	3196.47	63.33	27.4	104	1163	56	10.67
<i>Quercus crispipilis</i>	64	14	13.3	3.08	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus rugosa</i>	378	424	50	16.06	7	3	3	0.71	354	1619	43.33	15.75	16	99	16	1.7
<i>Quercus candicans</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	27	133.56	3.33	1.26	-	-	-	-
<i>Quercus laurina</i>	-	-	-	-	78	80	33	8.15	82	857.79	10	6.19	216	3163	76	23.22
<i>Quercus</i> sp	-	-	-	-	-	-	-	-	27	13.67	3.33	0.63	-	-	-	-
Latifoliadas	171	451.6	26.2	9.2	14	4.3	6	1.59	2229	504.55	263.21	48.77	968	740	300	48.53
Encinos	693	784	106.6	31.59	99	92	43	10.43	1007	5820.5	123.32	51.23	344	4462	156	36.49
Pinos	1024	4826	103.3	59.21	737	4777.1	193	87.98	0	0	0	0	72	2384	72	14.98
Total	1888	6061.6	236.1	100	850	4873.4	242	100	3236	6325	386.53	100	1384	7586	528	100**

**En la lista detallada de latifoliadas del sotobosque se omitieron algunas de las especies muy escasas presentes en RMB; sin embargo, en este resumen se incorpora su aportación en cobertura, abundancia y en el VIR.

6.2. Pruebas preliminares de germinación de *Quercus rugosa*

La prueba de flotación mostró que un 76.92 % de las semillas colectadas en el campo no presentaban daño por depredación y conservaban el cotiledón en buenas condiciones para la germinación. El porcentaje total de germinación para las semillas grandes (1.6-3.5 g) en el laboratorio fue de 73.43%, mientras que para las semillas chicas (0.9-1.6 g) fue de 22.22%. El porcentaje total de germinación sin distinción de tamaño fue de 55% hasta los 41 días. En el caso de las semillas utilizadas en el experimento de campo, con 5 meses de almacenamiento a 5° C, se obtuvo el 75 % de germinación en 42 días. Este último experimento difirió del inicial en el remojo de las semillas (48 horas) y en la germinación sobre agrolita (ver punto 5.4.).

6.3. Efecto del piso forestal sobre el establecimiento temprano de *Q. rugosa*

6.3.1 Emergencia y Supervivencia. Se encontró un efecto significativo de la composición de hojarasca, la cobertura de las semillas por hojarasca y de la profundidad del piso forestal, así como de las interacciones (exceptuando la de la profundidad y la cobertura) sobre la emergencia total acumulada (Cuadro 3). Hubo mayor emergencia cuando las semillas se sembraron en hojarasca de encino, cuando se cubrieron de hojas y cuando las semillas germinaron directamente en suelo mineral o sobre 3 cm de hojarasca (Cuadro 4).

La supervivencia no fue afectada significativamente por ninguno de los factores experimentales ($P > 0.05$). Sin embargo, se encontró un efecto marginalmente significativo ($0.05 < P < 0.10$) para el factor de cobertura de hojarasca (Cuadro 5), presentándose mayor supervivencia cuando las semillas se cubrieron de hojarasca (Cuadro 4).

En la Fig. 5 puede apreciarse que la emergencia para la hojarasca de pino sin cobertura resultó ser menor cuando las semillas estuvieron cubiertas (26.67 vs. 53.61 %). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en el comportamiento de las curvas de emergencia a través del tiempo ($P > 0.05$; Fig. 5). Para la composición de encino y su interacción con el factor de cubierta de hojarasca si existe un comportamiento significativamente diferente de las curvas de emergencia a través del tiempo cuando se

Cuadro 3. Análisis de varianza de la emergencia acumulada después de 145 días a partir de la siembra en función de la composición de hojarasca (pino o encino), de la presencia de cobertura sobre las semillas (cubierta o sin cubierta de hojas) y de la profundidad (1 = 0 cm, 2 = 3 cm, 3 = 6 cm y 4 = 14 cm). SC = suma de cuadrados, CM = cuadrados medios, g.l. = grados de libertad, F = estadístico de prueba y P = probabilidad calculada.

Fuente de variación	g.l.	SC	CM	F	P
Modelo	16	26.282	1.643	134.90	0.000
Composición	1	0.121	0.121	9.95	0.003
Cobertura	1	0.539	0.539	44.52	0.000
Profundidad	3	0.489	0.163	13.39	0.000
Composición x Cobertura	1	0.127	0.127	10.44	0.003
Composición x Profundidad	3	0.245	0.082	6.70	0.001
Profundidad x Cobertura	3	0.069	0.023	1.91	0.148
Composición x Cobertura x Profundidad	3	0.114	0.038	3.13	0.039
Error	32	0.390	0.02860		

Cuadro 4. Promedios (\pm error estándar) del porcentaje de emergencia y de sobrevivencia después de 145 días a partir de la siembra en función de los factores de composición de hojarasca (1 = pino, 2 = encino), cobertura de hojarasca (1 = sin cubrir, 2 = cubiertas) y profundidad (1 = 0 cm, 2 = 3 cm, 3 = 6 cm y 4 = 14 cm). La misma letra al final de los promedios en cada columna indica que los tratamientos no difieren con $P < 0.05$ (pruebas de Tukey).

Factor	Nivel	n	emergencia	sobrevivencia
Composición	Pino	24	40.14 \pm 4.50 b	64.61 \pm 4.88 a
	Encino	24	48.06 \pm 2.35 a	61.97 \pm 4.74 a
Cobertura	Sin cubrir	24	34.72 \pm 3.74 b	54.81 \pm 5.55 a
	Cubiertas	24	53.47 \pm 2.35 a	71.77 \pm 3.06 a
Profundidad (cm)	0	12	56.38 \pm 3.32 a	68.21 \pm 5.59 a
	3	12	47.50 \pm 4.44 a	57.31 \pm 7.93 a
	6	12	38.33 \pm 5.57 a	67.58 \pm 4.51 a
	14	12	34.16 \pm 4.83 b	60.36 \pm 8.96 a
Composición x Cobertura	Pino x Sin cubrir	12	26.67 \pm 6.21 b	52.08 \pm 7.55 a
	Pino x Cubiertas	12	53.61 \pm 3.63 a	77.14 \pm 3.74 a
Composición x Cobertura	Encino x Sin cubrir	12	42.78 \pm 2.84 b	57.54 \pm 8.39 a
	Encino x Cubiertas	12	53.33 \pm 3.15 a	66.41 \pm 4.45 a
Composición x Profundidad	Pino x 0	6	63.89 \pm 2.32 a	69.20 \pm 7.54 a
	Pino x 3	6	41.11 \pm 6.53 b	62.11 \pm 4.92 a
	Pino x 6	6	30.00 \pm 9.27 bc	70.97 \pm 5.98 a
	Pino x 14	6	26.67 \pm 8.65 c	72.82 \pm 14.01 a
	Encino x 0	6	50.00 \pm 4.55 a	67.22 \pm 8.93 a
	Encino x 3	6	53.89 \pm 5.08 a	51.90 \pm 14.22 a
	Encino x 6	6	46.67 \pm 4.53 a	64.20 \pm 7.31 a
	Encino x 14	6	41.67 \pm 3.32 a	64.57 \pm 7.01 a
Profundidad x Cobertura	0 x Sin cubrir	6	52.22 \pm 3.96 a	57.05 \pm 8.38 a
	0 x Cubiertas	6	61.67 \pm 4.29 a	79.37 \pm 4.13 a
Profundidad x Cobertura	3 x Sin cubrir	6	37.78 \pm 3.78 a	44.32 \pm 12.8 a
	3 x Cubiertas	6	57.22 \pm 5.43 a	69.69 \pm 2.89 a
	6 x Sin cubrir	6	27.78 \pm 8.25 a	73.09 \pm 7.31 a
	6 x Cubiertas	6	48.89 \pm 3.78 a	62.08 \pm 4.89 a
	14 x Sin cubrir	6	22.22 \pm 6.80 a	61.45 \pm 12.16 a
	14 x Cubiertas	6	46.11 \pm 1.02 a	75.93 \pm 9.35 a

Cuadro 5. Análisis de varianza de la sobrevivencia de las plántulas después de 145 días a partir de la siembra en función de la composición de hojarasca (pino o encino), de la presencia de cobertura sobre las semillas (cubierta o sin cubierta de hojas) y de la profundidad (0, 3, 6 y 14 cm). S C= suma de cuadrados, C M= cuadrados medios, g.l.=grados de libertad, F = estadístico de prueba y P = probabilidad calculada.

Fuente de variación	g.l.	S C	C M	F	P
Modelo	16	45.105	2.819	36.952	0.000
Composición	1	0.096	0.0964	1.264	0.269
Cobertura	1	0.284	0.284	3.729	0.062
Profundidad	3	0.297	0.099	1.300	0.292
Composición x Cobertura	1	0.032	0.032	0.428	0.518
Composición x Profundidad	3	0.042	0.013	0.183	0.907
Profundidad x Cobertura	3	0.366	0.122	1.599	0.209
Composición x Cobertura x Profundidad	3	0.263	0.088	1.149	0.344
Error	32	2.441	0.076		

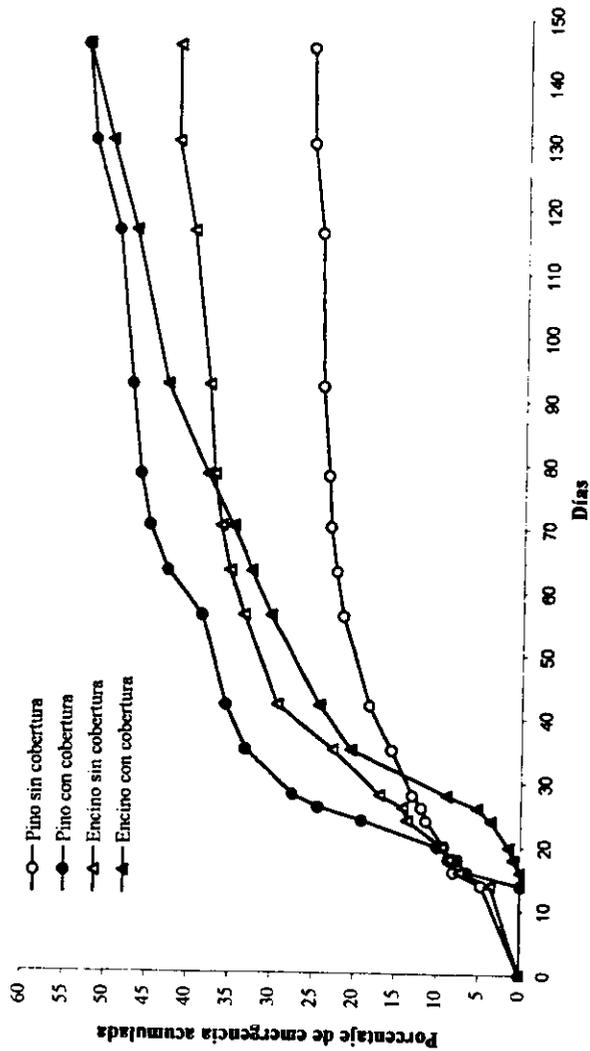


Fig. 5. Efecto de la interacción de la composición de hojarasca (pino o encino) y la cobertura de las semillas por hojarasca (con y sin cobertura) sobre el porcentaje de emergencia acumulada de plántulas de *Q. rugosa* a través del tiempo.

presenta o no la cobertura (prueba de Wilcoxon, $T=27.367$, g.l.=1, $P<0.001$; Fig. 5). La emergencia a través del tiempo fue significativamente más rápida en el suelo desnudo en comparación con las otras profundidades del piso forestal ($T= 59.61$, g.l.=3, $P<0.001$; Fig. 6).

6.3.2 Crecimiento. Con respecto a las variables de crecimiento registradas al final del experimento, se encontró un efecto significativo ($P<0.05$) del factor profundidad del piso forestal sobre la longitud de la raíz de las plántulas (Cuadro 6). La longitud de la raíz se incrementó conforme se aumentaba la profundidad del piso forestal; la diferencia significativa se encontró entre las profundidades 0, 3 y 6 cm y la profundidad de 14 cm (Cuadro 7). El número de hojas de las plántulas sólo mostró efecto significativo (prueba de Kruskal-Wallis, $\chi^2=10.16$, g.l.=1, $P<0.05$) por el efecto de la composición de hojarasca, presentándose los valores más altos en las plántulas que emergieron en hojarasca de pino (Cuadro 7). En cuanto a la relación raíz / tallo se encontró un efecto significativo del factor composición y profundidad de hojarasca, así como su interacción (Cuadro 6). Las plántulas que crecieron en hojarasca de encino asignaron más recursos a la raíz que al tallo conforme aumentaba la profundidad de la hojarasca; no ocurrió lo mismo para los tratamientos con hojarasca de pino (Cuadro 8).

6.4. Efecto del suelo forestal sobre el establecimiento temprano de *Q. rugosa*

6.4.1 Emergencia y Supervivencia. No se encontraron diferencias significativas entre los diferentes sustratos (suelo de un bosque de pino, de un bosque de encino y agrolita) para la emergencia total acumulada, la emergencia en el tiempo y la supervivencia de las plántulas ($P>0.05$; Cuadro 9).

6.4.2 Crecimiento. Las variables de crecimiento de las plántulas no fueron significativamente afectadas por el tipo de suelo forestal, con excepción de la longitud máxima de la raíz (Cuadro 10). Las diferencias se encontraron entre las plantas sembradas en suelo de un encinar, cuya longitud promedio de la raíz fue menor con respecto a los sustratos de un bosque de pino y la agrolita (Cuadro 11).

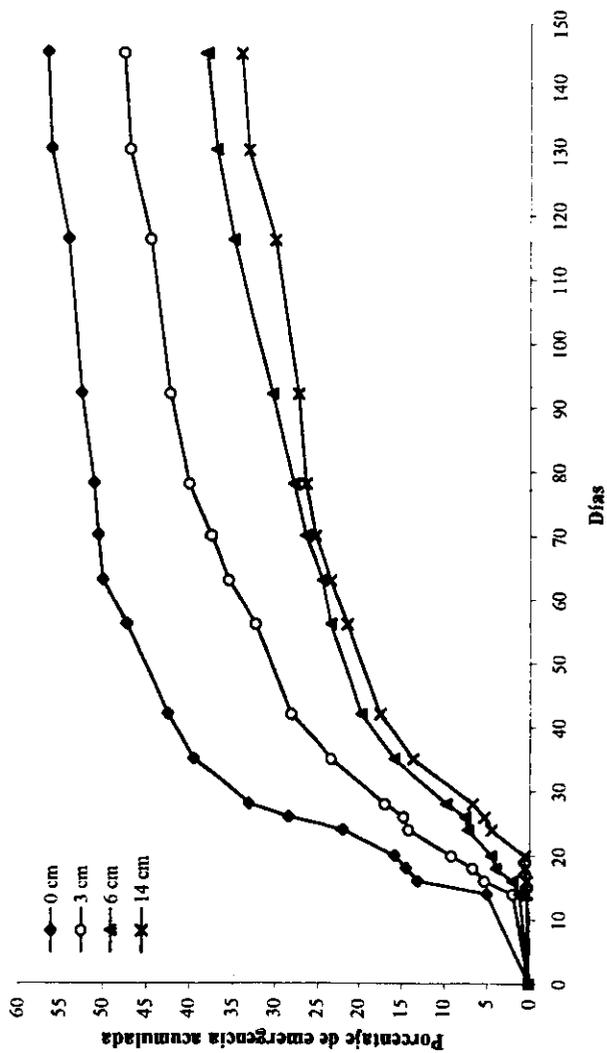


Fig. 6. Efecto de la profundidad de hojarasca (0, 3, 6 y 14 cm) sobre el porcentaje de emergencia acumulada de plántulas de *Q. rugosa* a través del tiempo.

Cuadro 6. Resultados del análisis de varianza de la composición de la hojarasca (pino o encino), cobertura (cubiertas y no cubiertas de hojarasca) y la profundidad de hojarasca (0, 3, 6 y 14 cm), para las variables de crecimiento de las plántulas de *Q. rugosa* evaluadas después de 145 días a partir de la siembra, g.l. = grados de libertad, *F*=estadístico de prueba, * =*P*<0.05, ns=no hay efecto significativo.

Fuente de variación		Altura máxima	Diámetro basal	Longitud de la raíz	Peso seco del tallo	Peso seco de la raíz	Relación raíz / tallo
Factores	g.l.	<i>F</i>	<i>F</i>	<i>F</i>	<i>F</i>	<i>F</i>	<i>F</i>
Composición	1	0.057 ns	0.008 ns	2.172 ns	0.739 ns	0.158 ns	12.75 *
Cobertura	1	0.068 ns	0.703 ns	0.829 ns	0.283 ns	0.097 ns	2.86 ns
Profundidad	3	1.105 ns	1.892 ns	6.359 *	0.396 ns	1.454 ns	3.806 *
Composición x Cobertura	1	0.205 ns	0.170 ns	0.175 ns	0.078 ns	0.007 ns	0.725 ns
Composición x Profundidad	3	0.252 ns	0.117 ns	0.951 ns	0.631 ns	0.117 ns	4.488 *
Profundidad x Cobertura	3	0.464 ns	0.394 ns	1.263 ns	0.056 ns	0.270 ns	0.991 ns

Cuadro 7. Promedios (± 1 error estándar) de las variables de crecimiento de las plántulas registradas después de 145 días a partir de la siembra (el número de hojas fue el de las mayores a 1 cm de largo) en función de la composición de hojarasca (1=pino 2=encino), cobertura de hojarasca (1=sin cubrir 2=cubiertas) y la profundidad de hojarasca (1 = 0 cm, 2 = 3cm, 3 = 6 cm y 4 =14 cm). La misma letra al final de los promedios en cada columna indica que los tratamientos no difieren con $P < 0.05$ (pruebas de Tukey).

Factor	Nivel	n	Altura (cm)	Hojas	Diámetro basal (cm)	Longitud de la raíz (cm)	Peso seco del tallo (g)	Peso seco de la raíz (g)
Composición	1	202	16.37 \pm 0.58 a	4.17 \pm 0.19 a	0.093 \pm 0.006 a	12.28 \pm 0.50 a	0.143 \pm 0.011 a	0.057 \pm 0.003 a
	2	221	15.26 \pm 0.61 a	3.24 \pm 0.16 b	0.084 \pm 0.006 a	13.84 \pm 0.39 a	0.109 \pm 0.008 a	0.062 \pm 0.003 a
Cobertura	1	143	15.88 \pm 0.65 a	3.86 \pm 0.20 a	0.094 \pm 0.009 a	12.61 \pm 0.46 a	0.132 \pm 0.012 a	0.061 \pm 0.004 a
	2	280	15.75 \pm 0.52 a	3.55 \pm 0.14 a	0.085 \pm 0.004 a	12.67 \pm 0.33 a	0.121 \pm 0.007 a	0.059 \pm 0.002 a
Profundidad	1	140	16.76 \pm 0.60 a	3.87 \pm 0.18 a	0.103 \pm 0.009 a	9.42 \pm 0.43 c	0.123 \pm 0.008 a	0.052 \pm 0.003 a
	2	102	17.01 \pm 0.81 a	3.80 \pm 0.22 a	0.086 \pm 0.005 a	12.83 \pm 0.53 b	0.135 \pm 0.012 a	0.056 \pm 0.004 a
	3	92	13.92 \pm 0.96 a	3.28 \pm 0.28 a	0.076 \pm 0.009 a	13.75 \pm 0.56 b	0.106 \pm 0.011 a	0.057 \pm 0.004 a
	4	89	14.81 \pm 0.97 a	3.43 \pm 0.26 a	0.079 \pm 0.006 a	16.39 \pm 0.63 a	0.140 \pm 0.018 a	0.079 \pm 0.006 a
Composición x Cobertura	1x1	53	17.64 \pm 0.92 a	4.31 \pm 0.32 a	0.105 \pm 0.018 a	12.08 \pm 0.92 a	0.139 \pm 0.017 a	0.053 \pm 0.007 a
	1x2	149	15.92 \pm 0.65 a	4.04 \pm 0.19 a	0.087 \pm 0.004 a	12.30 \pm 0.40 a	0.129 \pm 0.009 a	0.058 \pm 0.003 a
Cobertura	2x1	90	14.84 \pm 0.87 a	3.41 \pm 0.24 a	0.085 \pm 0.009 a	13.40 \pm 0.57 a	0.102 \pm 0.010 a	0.066 \pm 0.005 a
	2x2	131	15.55 \pm 0.83 a	3.07 \pm 0.20 a	0.082 \pm 0.007 a	13.09 \pm 0.53 a	0.115 \pm 0.009 a	0.060 \pm 0.003 a
Composición x Profundidad	1x1	79	17.55 \pm 0.98 a	4.19 \pm 0.27 a	0.110 \pm 0.009 a	9.32 \pm 0.57 a	0.124 \pm 0.013 a	0.049 \pm 0.005 a
	1x2	47	16.83 \pm 1.31 a	4.02 \pm 0.36 a	0.095 \pm 0.013 a	13.39 \pm 0.76 a	0.139 \pm 0.017 a	0.057 \pm 0.007 a
	1x3	36	15.06 \pm 1.76 a	4.36 \pm 0.49 a	0.068 \pm 0.017 a	11.90 \pm 1.02 a	0.127 \pm 0.023 a	0.044 \pm 0.009 a
	1x4	40	15.64 \pm 2.52 a	4.04 \pm 0.70 a	0.082 \pm 0.024 a	14.54 \pm 1.46 a	0.183 \pm 0.032 a	0.092 \pm 0.013 a
Profundidad	2x1	61	15.83 \pm 1.12 a	3.44 \pm 0.31 a	0.102 \pm 0.011 a	9.54 \pm 0.65 a	0.122 \pm 0.014 a	0.052 \pm 0.006 a
	2x2	55	17.41 \pm 1.30 a	3.87 \pm 0.36 a	0.082 \pm 0.012 a	12.65 \pm 0.75 a	0.131 \pm 0.017 a	0.057 \pm 0.007 a
	2x3	56	13.48 \pm 1.12 a	2.76 \pm 0.31 a	0.085 \pm 0.011 a	14.61 \pm 0.65 a	0.086 \pm 0.014 a	0.061 \pm 0.006 a
	2x4	49	13.89 \pm 1.99 a	2.92 \pm 0.33 a	0.070 \pm 0.012 a	16.72 \pm 0.69 a	0.098 \pm 0.015 a	0.081 \pm 0.006 a

Cuadro 7
(continuación)

Factor	Nivel	n	Altura (cm)	Hojas	Diámetro basal (cm)	Longitud de la raíz (cm)	Peso seco del tallo (g)	Peso seco de la raíz (g)
Profundidad x	1x1	50	16.72±1.19 a	3.84±0.33 a	0.118±0.011 a	9.49±0.69 a	0.122±0.015 a	0.047±0.006 a
	1x2	90	16.66±0.89 a	3.78±0.25 a	0.094±0.009 a	9.38±0.52 a	0.123±0.011 a	0.055±0.004 a
Cobertura	2x1	29	17.54±1.56 a	4.24±0.43 a	0.091±0.015 a	13.66±0.90 a	0.139±0.020 a	0.061±0.008 a
	2x2	73	16.70±0.99 a	3.65±0.27 a	0.085±0.009 a	12.38±0.57 a	0.131±0.013 a	0.054±0.005 a
	3x1	37	14.86±1.76 a	3.98±0.50 a	0.076±0.017 a	12.39±1.09 a	0.104±0.023 a	0.048±0.009 a
	3x2	55	13.69±1.33 a	3.14±0.31 a	0.075±0.011 a	14.11±0.66 a	0.109±0.014 a	0.057±0.006 a
	4x1	27	14.83±2.57 a	3.58±0.71 a	0.073±0.025 a	14.80±1.48 a	0.161±0.033 a	0.098±0.013 a
	4x2	62	14.70±1.09 a	3.38±0.30 a	0.080±0.010 a	16.45±0.63 a	0.119±0.014 a	0.074±0.005 a

Cuadro 8. Promedio (± 1 error estándar) de la relación del peso seco de la raíz y del peso seco del tallo en función de los factores de composición de hojarasca, cobertura de las semillas por hojarasca y profundidad de hojarasca, así como sus interacciones. La misma letra al final de los promedios en cada columna indica que los tratamientos no difieren con $P < 0.05$ (pruebas de Tukey).

Factor	Nivel	n	Relación raíz/tallo
Composición	Pino	24	0.417 \pm 0.032 b
	Encino	24	0.614 \pm 0.026 a
Cobertura	Sin cubrir	24	0.512 \pm 0.039 a
	Cubiertas	24	0.519 \pm 0.022 a
Profundidad (cm)	0	12	0.426 \pm 0.031 b
	3	12	0.432 \pm 0.040 b
	6	12	0.524 \pm 0.046 b
	14	12	0.680 \pm 0.058 a
Composición x Cobertura	Pino x Sin cubrir	12	0.369 \pm 0.067 a
	Pino x Cubiertas	12	0.465 \pm 0.029 a
	Encino x Sin cubrir	12	0.655 \pm 0.046 a
	Encino x Cubiertas	12	0.572 \pm 0.032 a
Composición x Profundidad	Pino x 0	6	0.417 \pm 0.041 a
	Pino x 3	6	0.443 \pm 0.055 a
	Pino x 6	6	0.353 \pm 0.077 a
	Pino x 14	6	0.455 \pm 0.104 a
Composición x Profundidad x Cobertura	Encino x 0	6	0.434 \pm 0.048 b
	Encino x 3	6	0.421 \pm 0.057 b
	Encino x 6	6	0.695 \pm 0.048 b
	Encino x 14	6	0.904 \pm 0.052 a
Profundidad x Cobertura	0 x Sin cubrir	6	0.402 \pm 0.050 a
	0 x Cubiertas	6	0.450 \pm 0.038 a
	3 x Sin cubrir	6	0.443 \pm 0.068 a
	3 x Cubiertas	6	0.421 \pm 0.041 a
	6 x Sin cubrir	6	0.489 \pm 0.078 a
	6 x Cubiertas	6	0.559 \pm 0.048 a
	14 x Sin cubrir	6	0.715 \pm 0.065 a
	14 x Cubiertas	6	0.645 \pm 0.046 a

Cuadro 9. Promedios (± 1 error estándar) del porcentaje de emergencia y de sobrevivencia de plántulas para los diferentes suelos forestales provenientes de un bosque de pino (pinar), de un bosques de encino (encinar) y un sustrato inerte (agrolita). La misma letra al final de los promedios en cada columna indica que los tratamientos no difieren con $P < 0.05$ (pruebas de Tukey).

Substratos	n	emergencia %	sobrevivencia %
Encinar	6	51.11 \pm 0.621 a	68.93 \pm 0.924 a
Pinar	6	52.78 \pm 0.290 a	72.82 \pm 1.009 a
Agrolita	6	54.44 \pm 1.001 a	74.88 \pm 0.837 a

Cuadro 10. Resultados del análisis de varianza de las variables de crecimiento evaluadas en función de los diferentes suelos minerales utilizados, provenientes de un bosque de encino (encinar), de un bosque de pino (pinar) y un sustrato inerte (agrolita), g.l. = grados de libertad, F = estadístico de prueba, * = $P < 0.001$, ns = no hay efecto significativo ($P > 0.05$).

Variables	g.l.	F
Altura máxima	2	0.55 ns
Diámetro basal	2	0.04 ns
Longitud de la raíz	2	8.35 *
Peso seco del tallo	2	0.88 ns
Peso seco de la raíz	2	1.28 ns
Relación raíz / tallo	2	1.272 ns

Cuadro 11. Promedios (\pm 1 error estándar) de las variables de crecimiento registradas después de 145 días a partir de la siembra (el número de hojas fue el de las mayores a 1 cm de largo) en función de los diferentes suelos minerales provenientes de un bosque de encino (encinar), de un bosque de pino (pinar) y un sustrato inerte (agrolita). La misma letra al final de los promedios en cada columna indica que los tratamientos no difieren con $P < 0.05$ (pruebas de Tukey).

Sustrato	n	Altura máxima (cm)	Hojas	Diámetro basal (cm)	Longitud de la raíz (cm)	Peso seco del tallo (cm)	Peso seco de raíz (cm)
Encinar	63	16.48 \pm 1.11 a	3.78 \pm 0.36 a	0.0797 \pm 0.006 a	10.52 \pm 0.58 a	0.102 \pm 0.012 a	0.0527 \pm 0.005 a
Pinar	69	15.62 \pm 1.11 a	3.35 \pm 0.29 a	0.0806 \pm 0.007 a	13.83 \pm 0.60 b	0.0945 \pm 0.011 a	0.0613 \pm 0.005 a
Agrolita	73	14.99 \pm 0.84 a	2.74 \pm 0.20 a	0.0784 \pm 0.005 a	13.17 \pm 0.59 b	0.0838 \pm 0.008 a	0.0637 \pm 0.005 a

6.5. Establecimiento temprano de *Q. rugosa* en el campo

Las semillas sembradas en los encinares (EBH y RMB) mostraron una remoción del 100% por vertebrados (posiblemente roedores en la mayoría de los casos) en tan solo una semana. Debido a la escasez de semillas disponibles no se repitió el experimento en estos sitios. En los pinares las bellotas no mostraron porcentajes altos de remoción (6.78% la más alta en EM1) aunque hubo depredación por insectos, la mayoría por coleópteros (Curculionidae: Coleoptera), tanto en su fase larval como adulta. En EM1 se presentó durante las primeras dos semanas un alto porcentaje de germinación (60.00%) y un vigoroso desarrollo de las radículas, sin embargo, no hubo emergencia de plántulas. En EM2 hubo una germinación del 61.70% en los primeros 16 días y la emergencia de plántulas alcanzó en toda la parcela el 18.33 % de las 280 semillas sembradas. Las diferencias entre las subparcelas por el efecto de cobertura de hojarasca fueron relativamente bajas (8.33 % cubiertas vs. 10.00 % descubiertas).

6.6. Remoción de semillas

Se obtuvieron diferencias significativas para la remoción de las semillas por el efecto de la presencia de una capa de hojarasca sobre ellas, ($F=16.37$ g.l.=1,84, $P<0.05$) y por la variación en la densidad de semillas sembradas ($F=43.66$ g.l.=2,84, $P<0.05$). El porcentaje de remoción fue menor cuando las semillas estaban cubiertas ($50.73\pm 42.34\%$ vs. $74.54\pm 34.35\%$.) y cuando sólo había 1 semilla/m² ($31.25\pm 47.09\%$) en comparación a las otras densidades (15 y 35 semillas/m²) que presentaron niveles semejantes de remoción ($73.53\pm 25.26\%$ y $83.12\pm 22.77\%$, respectivamente).

6.7. Acumulación del piso forestal y tamaño de los árboles

La acumulación local de la hojarasca varió espacialmente dentro de las comunidades forestales. En una escala espacial pequeña (50 m) se encontraron diferencias en la profundidad del piso forestal en distancias de apenas 1 m (Figs. 7 y 8). El sitio EM1 fue el sitio con menor acumulación del piso forestal y mayor variación en la profundidad; el promedio de la profundidad del piso forestal presentó diferencias significativas al ser

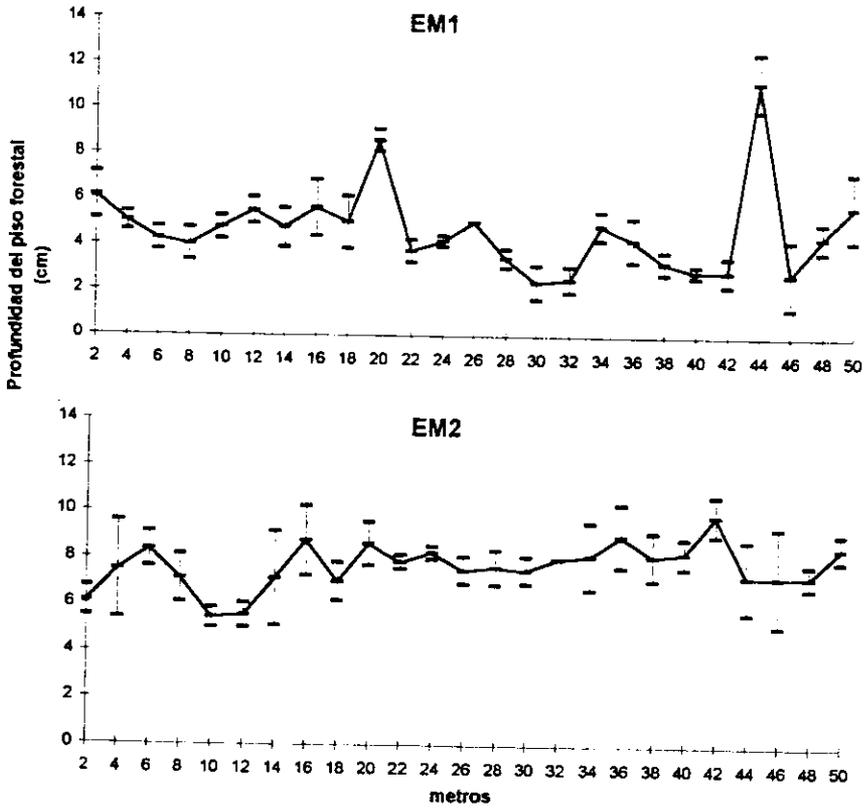


Fig. 7. Perfiles de profundidad del piso forestal (promedio \pm desviación estándar, $n=4$) a lo largo de un transecto de 50 metros. EM1=Ejido Mitzitón 1, EM2=Ejido Mitzitón 2. Ambos son sitios pinarizados.

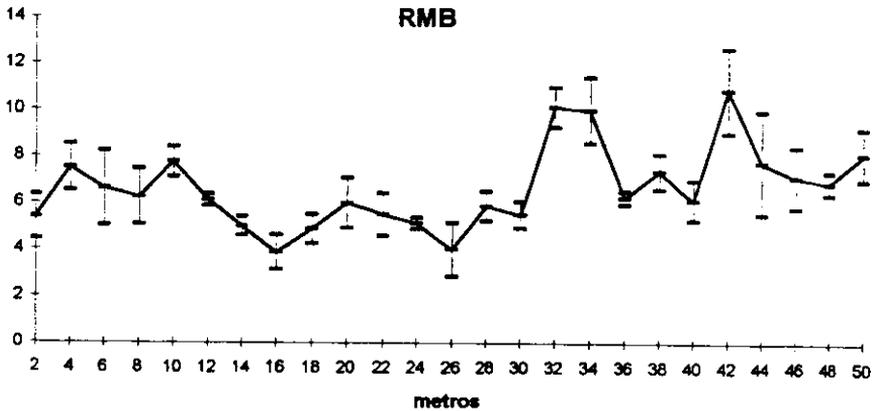
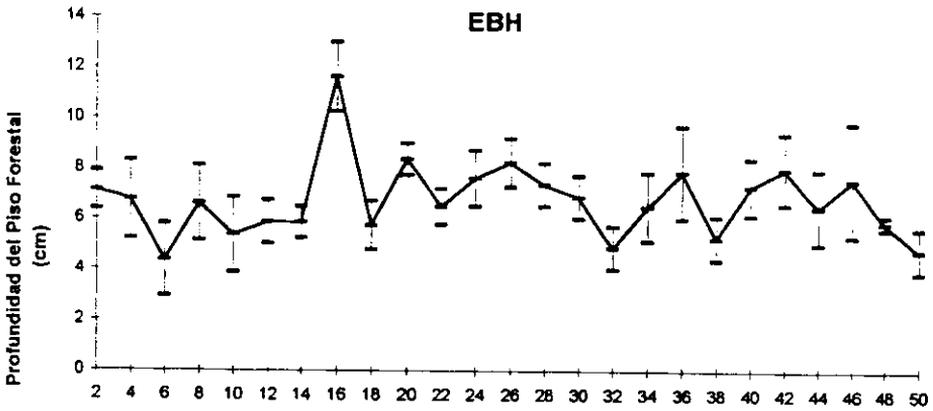


Fig. 8. Perfiles de profundidad del piso forestal (promedio \pm desviación estándar, $n=4$) a lo largo de un transecto de 50 metros. EBH=Estación Biológica Huitepec, RMB= Rancho Merced Bazom. Ambos son bosques de encinos.

comparado con el de EM2 (prueba de Wilcoxon de dos colas. $T=6069$, $P<0.001$), con el de RMB ($T=6875$, $P<0.001$) y con el de EBH ($T=7030.5$ y $P<0.001$). EM2 presentó diferencias significativas con EBH ($T=12038$, $P<0.001$) y RMB ($T=11791.5$ y $P<0.001$). No hubo diferencias significativas entre RMB y EBH ($P>0.05$; Cuadro 12).

Para el caso del peso seco de las muestras de piso forestal, EM1 presentó diferencias significativas con EM2 ($T=811$, $P<0.001$), con EBH ($T=422$, $P<0.001$) y con RMB ($T=331$, $P<0.001$). EM2 presentó diferencias con RMB ($T=419$, $P<0.001$) pero no con EBH ($P>0.05$). EBH y RMB mostraron diferencias significativas entre sí ($T=386.5$ $P<0.001$; Cuadro 12).

En la Fig. 9 se muestran las diferencias en la distribución de frecuencias de los puntos muestrados en cada sitio. En el caso de EM1 el 88% de los puntos estuvieron entre 2 y 6 cm de profundidad, para EM2 el 92 % entre 6 y 10 cm y para EBH y RMB aproximadamente el 80 % de los puntos estuvieron entre 4 y 8 cm.

No se encontraron coeficientes de correlación significativos ($P>0.05$) entre el dap o la altura de los árboles y la profundidad del piso forestal, con excepción del sitio EM1. Sin embargo, en este sitio, la R^2 no resultó mayor de 0.3 tanto para la altura como para el dap de los árboles, lo que indica un valor predictivo bajo de la relación entre estas variables (Cuadro 13).

Cuadro 12. Promedios (± 1 error estándar) de la profundidad (cm) y del peso seco (g) de las muestras de piso forestal para cada uno de los sitios de estudio. EM1 y EM2 corresponden a los sitios de bosque de pino y EBH y RMB a los encinares. La misma letra al final de los promedios en cada columna indica que los tratamientos no difieren con $P < 0.05$ (pruebas apareadas de Wilcoxon).

Sitios	n	Profundidad	n	Peso Seco
EM1	100	4.68 \pm 0.20 c	25	84.21 \pm 5.78 c
EM2	100	7.68 \pm 0.14 a	25	135.85 \pm 7.68 a
EBH	100	6.64 \pm 0.20 b	25	120.94 \pm 8.78 a
RMB	100	6.75 \pm 0.18 b	25	116.54 \pm 17.82 b

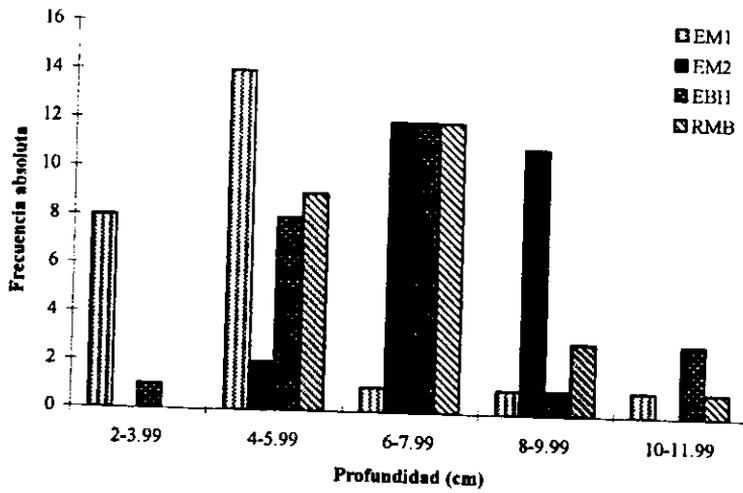


Fig. 9. Distribución de la frecuencia de las profundidades evaluadas (n=100) en cada uno de los sitios. EM1 y EM2 son sitios de dominancia reciente de pinos y EBH y RMB corresponden a bosques maduros de encinos.

Cuadro 13. Promedio(\pm error estándar) de la profundidad del piso forestal, la altura (m) de los árboles y el dap (cm). Los valores del coeficiente de correlación entre estas variables: r1 (profundidad-altura) y r2 (profundidad-dap). El * indica la existencia de una correlación significativa ($P < 0.05$) entre las variables.

Sitio	n	Profundidad	altura	r 1	dap	r 2
EM1	20	6.13 \pm 0.34	16.36 \pm 1.63	0.509 *	20.83 \pm 2.12	0.538 *
EM2	20	7.41 \pm 0.30	23.82 \pm 1.83	0.425	26.63 \pm 2.54	0.284
EBH	20	8.64 \pm 0.66	13.20 \pm 1.10	0.131	30.7 \pm 4.33	0.071
RMB	20	5.76 \pm 0.44	19.25 \pm 2.23	0.181	33.59 \pm 5.96	0.23

7. Discusión

7.1. Composición florística, estructura y apertura del dosel de los sitios de estudio

La complejidad y riqueza florística de los encinares (sitios RBM y EBH) son atributos que sirven como punto de comparación para determinar el cambio florístico que han sufrido los sitios pinarizados. Según los pobladores del lugar, hasta hace unas pocas décadas estos bosques presentaban gran densidad de encinos en el dosel. En EBH no hay pinos y es un sitio en el que no ha habido desmontes en los últimos 100 años. Sin embargo, debe notarse que la interpretación de su estructura y composición se complica por la presencia de suelos de origen volcánico. En RBM se encuentra la coexistencia de encinos y pinos, aunque éstos últimos están muy poco representados y es un sitio que ha tenido ligeras perturbaciones antropogénicas como la tala selectiva para la obtención de leña (Quintana-Ascencio 1989). En términos generales, en ambos casos se muestra la asociación de una alta densidad de encinos con un sotobosque bien desarrollado en términos de su riqueza de especies y la densidad de las poblaciones.

Los sitios de estudio considerados como pinarizados presentan una estructura y composición semejante a la que previamente ha sido descrita en la literatura para otros rodales así calificados en la región (González-Espinosa *et al.* 1995b). Ambos sitios presentan una simplificación florística al ocurrir la dominancia de una sola especie de pinos y una representación muy pobre de árboles del interior con respecto a los encinares relativamente cercanos. Sin embargo, EM1 muestra menor grado de pinarización al tener mayor densidad arbórea, en las que aún se incluyen encinos y árboles del sotobosque, pinos de menor tamaño y una menor acumulación del piso forestal.

Las diferencias que se presentan en la estructura foliar de las acículas de los pinos a diferencia de las hojas de encinos (Sprugel 1989) y la poca o nula abundancia de latifoliadas en el sotobosque ocasiona que los bosques de pinos presenten menos apertura del dosel que los encinares ($\approx 9\%$ más abiertos). Se ha encontrado que esta característica puede ser más favorable para la regeneración de los encinos (Hodges 1989,

Crow 1992, Lorimer *et al.* 1994, Espelta *et al.* 1995) que doseles demasiado cerrados o una apertura plena.

7.2. Viabilidad y germinación de las semillas

El almacenamiento de las semillas durante cinco meses a baja temperatura (5° C) no parece haber afectado considerablemente la viabilidad ni el porcentaje de germinación, lo cual coincide con lo reportado por Villalón Mendoza (1995) para otras especies de encinos mexicanos. Se han registrado altas tasas de germinación y de emergencia de *Quercus rugosa* en la Reserva del Ajusco, Distrito Federal (al cabo de 10 semanas se puede obtener hasta un 93.0 % de germinación y un 92.9% de sobrevivencia para las plántulas en viveros) utilizando agrolita como sustrato (Robledo Jiménez 1997). Las diferencias en el porcentaje de germinación obtenidas en el presente estudio con base en la categorización en semillas chicas y semillas grandes han sido ya reportadas para *Quercus rugosa*, obteniéndose un 17 % menos en la germinación de las semillas chicas con respecto a las semillas grandes (Robledo Jiménez 1997). Estas diferencias son atribuibles a que las semillas más pesadas contienen mayor contenido de proteínas y carbohidratos que proporcionan la energía para estimular la germinación y ofrecen mayor reserva energética para el crecimiento (Tripathi y Khan 1990, Bonfil Sanders 1998).

La selección del tamaño de las semillas (≥ 2 cm largo), la prueba de flotación para evaluar la viabilidad, el método de escarificación (preferentemente con la abertura en el vértice en el que sale la radícula), el remojo de las bellotas en agua (durante 48 horas) y la utilización de la agrolita como sustrato aseguran en gran proporción el éxito de la germinación de estas semillas. Estas técnicas pueden ser útiles en la producción de plántulas para viveros forestales.

7.3. Efecto del piso y suelo forestal sobre el establecimiento temprano de *Q. rugosa*

Este estudio demuestra la importancia de la influencia del piso forestal en la germinación y establecimiento temprano de *Q. rugosa*. Estas relaciones han sido señaladas para otras especies de encinos (Barrett 1931, Carvell y Tryon 1961, Shaw 1968b, Collins y Good 1987, Bochert *et al.* 1989, Tripathi y Khan 1990). La cobertura de las semillas con

hojarasca favorece el establecimiento temprano de encinos al aumentar la emergencia y la sobrevivencia de plántulas. Una capa de hojarasca de alrededor de 3 cm es adecuada, ya que es suficientemente gruesa para conservar de manera homogénea la humedad del suelo disponible para las bellotas, pero suficientemente delgada para permitir el paso de la luz y no obstaculizar la emergencia de la plúmula. Barrett (1931) encontró que la hojarasca recién caída que cubre las semillas de *Quercus montana* es muy favorable para el establecimiento temprano, mientras forme una capa de hojas de 2.5 a 5 cm, ya que en ese intervalo se permite todavía la captación de luz por las plántulas.

Para el caso específico de las semillas cubiertas y sombreadas por las grandes hojas de encino, también se observó una alta emergencia, pero fue tardía con respecto a la emergencia de las semillas cubiertas por las acículas de pino (Fig. 5). Las plántulas recién emergidas bajo esta última condición pudieron captar la luz desde los primeros días a diferencia de las plántulas que emergieron bajo las hojas de encino y, posiblemente debido a esto, las plántulas atrasaron su crecimiento y además tuvieron que empujar las hojas para salir a la superficie (Barrett 1931).

Las semillas sembradas directamente en suelo mineral presentaron mayor y más rápida emergencia (Fig. 6). Sin embargo, es necesario considerar la interacción con la cobertura de las semillas, pues aunque las bellotas puedan penetrar y establecerse rápidamente, un suelo desnudo presenta desventajas para las bellotas por ser éstas más susceptibles a la desecación por la alta evapotranspiración (Borchert *et al.* 1989), a la congelación, (Facelli y Pickett 1991a) y a la depredación (Shaw 1968b). Por todo esto, la capa de hojarasca sobre las semillas sembradas directamente en el suelo mineral disminuye las oscilaciones de temperatura y de humedad protegiendo las características del suelo (Ahlgren y Ahlgren 1981). Las profundidades de 6 y 14 cm de hojarasca, aunque presentaron una menor emergencia ($\approx 40\%$), mostraron porcentajes altos de sobrevivencia ($\approx 67\%$). Esto indica, que incluso bajo estas condiciones, pueden encontrarse micrositios que permiten el establecimiento de las bellotas.

En este estudio se encontró que las plántulas de *Q. rugosa* tienen una amplia plasticidad para responder a diferentes condiciones del sustrato. Este tipo de respuesta también ha sido encontrada en otros estudios que relacionan el crecimiento de las plántulas de encinos con los micrositios ambientales (Matsuda y McBride 1986, Matsuda *et al.* 1989). Sin embargo, en estos trabajos no se ha encontrado una relación entre la variación del crecimiento y el éxito de establecimiento. Las plántulas que se encontraban en la hojarasca de encino extendieron más su sistema radical, lo que les permitió encontrar los recovecos que quedan entre las hojas ante la imposibilidad, en algunos casos, de romper las hojas y penetrar hasta el suelo mineral. Las plántulas que emergieron en la hojarasca de pino extendieron menos sus raíces, y en cambio, pudieron, aparentemente, asignar más recursos para la formación de hojas (Cuadro 8). La profundidad de la hojarasca también afectó la asignación de recursos al crecimiento de las plántulas, ya que conforme aumentaba la profundidad, aumentaba la biomasa de la raíz con respecto al tallo (Reich *et al.* 1980, Matsuda y McBride 1986).

Las diferencias en la estructura foliar de las hojas de pino y de encino deben ser consideradas al hablar de profundidades del piso forestal. La hojarasca de pino, por su forma y su manera de estructurarse durante su acumulación, genera un entramado de hojas muy homogéneo, relativamente compacto y casi plano que no permite que las bellotas, al caer, se entierren o cambien de posición. Esto determina que una profundidad de piso forestal dada sea consistente y por ello pueda relacionarse con la posibilidad de la plántula para establecerse. En cambio, en el caso de las hojas de encino se forma un sustrato sumamente inestable e irregular que permite que las semillas puedan enterrarse al caer (6-8 cm según observaciones obtenidas en las cajas) existiendo con ello más posibilidades de que las bellotas queden cerca del humus o del suelo mineral y que sean cubiertas por la hojarasca. Esto significa que una evaluación de la profundidad del piso forestal de un encinar no necesariamente representa con exactitud la barrera física que tienen que penetrar las radículas de las plántulas para establecerse. Otra observación importante sobre la hojarasca de encino, es que aquellas semillas que no llegaron a enterrarse y quedaron en la superficie, al germinar extendieron su sistema radical lateral (3-5 cm según observaciones en las cajas) que les permitió rodear y encontrar los

recovecos entre las gruesas hojas de encinos. No obstante, en las profundidades de 6 y 14 cm de hojarasca la mayoría de las radículas acababan por secarse. Por otro lado en la capa de hojas de pino el sistema radicular se extiende de forma vertical entre las acículas que dejan entre sí espacios suficientes para la penetración de las raíces. Si la profundidad no es muy grande el establecimiento puede ser rápido y exitoso. En este experimento a pesar de que existieron diferencias significativas en la emergencia para la hojarasca de encino y de pino, esta última permitió la emergencia del 40% de las plántulas. A partir de los resultados obtenidos se sugiere que las mejores condiciones al nivel del piso forestal para el establecimiento temprano de *Q. rugosa* se presentan cuando (1) las semillas se siembran sobre hojarasca de encino, (2) se siembran directamente en suelo mineral o sobre una capa de hojarasca de 3 cm y (3) están cubiertas por una capa de alrededor de 3 cm de hojarasca.

La relación entre las propiedades del piso y el suelo forestal ha sido demostrada en algunos estudios (Melillo *et al.* 1982, Morris 1995). Las diferencias encontradas entre los suelos provenientes de bosques de pinos y de encino en otros sitios en cuanto al pH (Crow 1988), N disponible (McClagherty *et al.* 1985), a la movilización del Ca, S y Mg (Klemmedson 1992) y las concentraciones de K y P (Switzer *et al.* 1979) no parecieron reflejarse en la germinación y establecimiento temprano de *Q. rugosa*. Esto probablemente se deba al hecho de que las reservas contenidas en los cotiledones de las semillas grandes (como las usadas en este experimento) son suficientes para abastecer a las plántulas durante la germinación y el establecimiento inicial (Tripathy y Khan 1990, Bonfil Sanders 1998). Sin embargo, esto no necesariamente indica que el suelo forestal no limite el establecimiento tardío de los encinos. Considerando esto, es necesario dar seguimiento al establecimiento en etapas secundarias bajo estos suelos forestales. Las diferencias encontradas en la longitud de la raíz de las plántulas sugieren que el sistema radicular que crece en suelos provenientes de encinos no necesitó extenderse demasiado por la facilidad de captación de agua y de minerales, a diferencia de los suelos de un bosque de pino y el inerte (Matsuda y McBride 1986, Matsuda *et al.* 1989). Esto podría generar cambios en las tendencias de crecimiento de las partes aéreas en etapas posteriores al establecimiento temprano.

7.4. Establecimiento temprano de *Q. rugosa* en el campo

En los sitios pinarizados se presentó una sucesión de factores de mortalidad de las semillas cuyo efecto es difícil definir en su intensidad e importancia. La desecación a la que se sometieron las bellotas durante un período sin lluvias de aproximadamente un mes después de dos semanas de sembradas (con abundantes lluvias y un alto porcentaje de germinación), provocó en la mayoría de las semillas el desprendimiento de las radículas y un intenso ataque por insectos (95%). Esto se observó más claramente en los casos en que las semillas fueron sembradas de manera superficial sin cubrirse de hojarasca. Posteriormente, las abundantes lluvias que se presentaron durante los siguientes dos meses generaron la putrefacción de las semillas y la depredación por otros insectos (i.e. insectos no curculiónidos). La diferente respuesta que presentaron las bellotas sembradas en el campo y en el laboratorio se deben posiblemente a que en este último no influyeron factores tales como la depredación y las fluctuaciones en la temperatura y la humedad en las capas de aire inmediatamente encima del piso forestal. Se ha encontrado que estos dos últimos factores pueden provocar variación en el efecto de la profundidad del piso forestal sobre las plántulas de pinos (Shelton 1995).

Las diferencias en la abundancia, composición florística y la acumulación del piso forestal entre EM1 y EM2, pueden relacionarse con los resultados de la siembra de las semillas. A pesar de ser EM1 el sitio que presentó menor profundidad del piso forestal, no se observó la emergencia de plántulas y la totalidad de las semillas estaban dañadas. Por su parte, EM2 presentó baja emergencia de plántulas aunque había semillas que aparentemente conservaron la capacidad de emerger, pues presentaron rebrote de radículas en la última evaluación. Si en el futuro se desea rehabilitar EM1 parecería necesario hacer un experimento adicional para explorar qué factores ambientales (p.ej.: luz, temperatura, humedad, compuestos fitotóxicos del suelo, tipo de suelo mineral) o factores derivados del uso de la tierra (edad del piso forestal, densidad y composición de fauna edáfica) pueden inhibir el establecimiento natural no sólo de los encinos, ya que en el lugar la densidad de otras plántulas de otras especies arbóreas y de herbáceas era notablemente menor en comparación con EM2.

7.5. Depredación de las semillas

La depredación de semillas puede ser un factor determinante para la regeneración de la población de encinos a partir de la introducción de semillas. El momento en el que se realizó la siembra experimental (junio) correspondió a una temporada de escasez de bellotas para los depredadores-dispersores, lo cual pudo acentuar más su atractivo y, por lo tanto, la intensidad de la remoción. Esta relación se ha encontrado ya en otros estudios, donde el riesgo de remoción de una semilla dada se reduce al incrementarse la abundancia de bellotas (Quintana-Ascencio 1989), debido a una posible saciedad temporal de los depredadores dispersores (Janzen 1971, Stapanian 1986). También es posible que la mayor disponibilidad de bellotas (invierno) coincida con el periodo de menor actividad y/o abundancia de los roedores.

Otro factor que pudo influir en la alta remoción de semillas observada fue la densidad de siembra de las semillas, pues dentro de cada parcela (12 x 6 m) se encontraban 280 bellotas en una densidad de 35 semillas/m², la cual experimentalmente mostró mayor depredación que las bajas densidades (1 y 5 semillas/m²). Se ha encontrado que los roedores y las aves frecuentemente prefieren cosechar las semillas donde se encuentren con mayor abundancia (Price y Jenkins 1986, Darley-Hill y Johnson 1981) y que la probabilidad de encuentro de semillas por roedores depende en gran parte de la capacidad olfativa de estos para detectar las semillas que liberan compuestos químicos volátiles (Price y Jenkins 1986). La cobertura de las semillas por una capa de hojarasca y las bajas densidades de siembra posibilitan a las semillas a escapar a la remoción al hacerse menos evidentes a los roedores y aves. Resultados similares han sido encontrados para la remoción de semillas de esta especie en el Ajusco Medio, Distrito Federal (Bonfil Sanders y Soberón Mainero 1998).

7.6. Acumulación del piso forestal y el tamaño de los árboles

La variación en pequeña escala de la acumulación del piso forestal dentro de los rodales estudiados muestra la heterogeneidad de micrositos en donde las bellotas de encino pueden caer y posiblemente establecerse. Los sitios pinarizados no muestran una gran

acumulación de hojarasca, a pesar de presentar diferencias con los encinares (EM2 estuvo por arriba del promedio y EM1 tuvo la menor acumulación; Fig. 9). Esta baja acumulación relativa del piso forestal, se debe posiblemente, a que son sitios de reciente pinarización y a las diferencias en la disposición de las estructuras foliares, que en los pinares forman substratos más compactos y densos en comparación con los encinares. Con base en los resultados obtenidos se aprecia que no es posible utilizar un modelo predictivo sencillo para la profundidad del piso forestal a partir de conocer solamente el dap y la altura de los árboles del rodal. Esto puede deberse a que la acumulación del piso forestal depende también de factores como la tasa de descomposición de hojarasca (a su vez están determinada por la humedad, la temperatura, la composición química de las hojas; McClaugherty *et al.* 1985, Tanner 1981), la microtopografía, que genera zonas de acumulación y pequeñas pendientes donde la hojarasca se desplaza (Orndorff y Lang 1981, Sydes y Grime 1981a) y la densidad de árboles del rodal. Otra posibilidad es que el número de árboles muestrados (20 por sitio) no fuera suficiente para mostrar la correlación de estas variables o que la técnica empleada para esta evaluación no haya sido la correcta. Respecto a este último punto, la distancia a la que se midió la profundidad con respecto al fuste del árbol se determinó con base en las copas de los encinos y de los pinos, siendo una distancia en la que, en la mayoría de los casos, se asegura que el aporte de hojarasca al piso forestal es por ese árbol y no por otro. Sin embargo, este supuesto en muchos casos se vió afectado por la sobreposición de las copas.

7.7. Plantaciones de encinos para la rehabilitación de bosques pinarizados

Los encinos se han sugerido como especies clave en la rehabilitación y restauración de bosques, pues aunque no se consideran especies pioneras, pueden reclutarse en etapas tempranas de la sucesión secundaria e incluso en suelos desnudos y erosionados (Ashby 1987, Vogel 1989). Sin embargo, se ha encontrado que en ciertas condiciones su reintroducción en sitios perturbados en etapas iniciales de la restauración puede verse limitada (Bonfil Sanders y Soberón Mainero 1998, Cabrera *et al.* 1998). Los encinos pueden ofrecer ventajas para los programas de rehabilitación en la región de Los Altos de Chiapas, entre ellas: (1) pueden establecerse en campos abandonados después de 3 ó 4

años del cultivo (González-Espinosa *et al.* 1991, Ramírez Marcial *et al.* 1996) , (2) pueden establecerse tanto en suelos compactos como no compactos (Lavelle Prewitt 1983, Ashby 1987), (3) pueden colectarse las bellotas cuando están en el suelo y que por su tamaño son fácilmente detectables, (4) pueden funcionar como especies estabilizadoras del suelo, evitar la erosión y generar piso forestal (Switzer *et al.* 1979, Ashby 1987, Bracho y Puig 1987), (5) pueden mejorar la productividad del sistema al aportar nutrientes al suelo mineral por la descomposición de la hojarasca (Carvell y Tryon 1961, Switzer *et al.* 1979, McClougherty *et al.* 1985, Klemmedson 1991, 1992), (6) pueden facilitar el establecimiento de las especies de latifoliadas del sotobosque, aumentando la complejidad florística (González-Espinosa *et al.* 1995b, Jardel Peláez *et al.* 1995, Reyes J. y Gama-Castro 1995) y (7) pueden aportar un potencial utilitario muy amplio, además, del uso que ya tienen como la principal fuente de combustible en la región (Zavala Chávez 1990, Huerta Cisneros *et al.* 1995, Hernández Pérez 1995, Reyes J. y Gama-Castro 1995, Zamora Serrano y Pérez G. 1995).

Se ha sugerido que los bosques de pinos ofrecen buenos sitios para la regeneración de encinos (Zavala Chávez 1995, Ashby 1987, Jardel Peláez *et al.* 1995), ya que las condiciones microclimáticas bajo una plantación reciente de pinos es de muchas formas similar a los bordes de los bosques de encinos (Crow 1988). A partir de los resultados de este estudio y de otros trabajos, se pueden proponer algunas de las ventajas que aportan los sitios pinarizados para establecer encinos desde la introducción de bellotas: (1) la hojarasca de pino no funciona como un limitante para el establecimiento temprano de *Q. rugosa*, (2) las profundidades del piso forestal en los dos bosques de pino muestreados no sobrepasan los umbrales en los cuales los encinos aún pueden establecerse (considerándose el establecimiento en los tratamientos de profundidades de 3 y 6 cm en el laboratorio), (3) los niveles de apertura del dosel permiten mayor entrada de luz, lo cual es más favorable para la regeneración de encinos (Crow 1988), (4) la hojarasca de pino evita el desarrollo de una gran cantidad de herbáceas que podrían ocasionar competencia para las plántulas de encinos (Crow 1988, Tripathi y Khan 1990, Adams y Weitkamp 1992) y (5) la menor densidad de roedores y aves que consuman las bellotas durante la germinación, en relación a las que se encuentran en un encinar.

Las experiencias obtenidas en el laboratorio, sugieren recomendaciones sobre las condiciones que favorecen el establecimiento de *Q. rugosa*, las cuales no pudieron ser verificadas en el campo. Sin embargo, algunas prácticas de manejo pueden disminuir la intensidad de los factores que limitaron el establecimiento de las bellotas en los bosques pinarizados, como la depredación por insectos y la desecación de las semillas. Podría incluso pensarse que si se aumenta la velocidad de establecimiento, el daño causado por la depredación podría ser menor. Por ello, sería recomendable explorar varias épocas del año en que puedan ser más favorables las condiciones (humedad, temperatura, abundancia de depredadores) para la germinación y establecimiento de las bellotas (Adams y Weitkamp 1992), aprovechando la capacidad de éstas de mantener la viabilidad al ser almacenadas en frío hasta por cinco meses. Con base en las observaciones del establecimiento temprano de *Q. rugosa* en encinares, parecería apropiado introducir bellotas en los pinares durante las primeras lluvias invernales (enero-febrero), removiendo la hojarasca en los sitios en que la profundidad del piso forestal rebasa los 6 cm de profundidad y colocando hojarasca del sitio encima de las semillas sin rebasar los 3 cm. Los programas para las plantaciones de encino pueden también efectuarse a partir de colocar las bellotas en estados más avanzados de germinación (p.ej.: emergencia de la plúmula) y con ello se aumentaría la velocidad de establecimiento. Otra alternativa es la introducción de plántulas, pues aunque con ello se aumentarían los costos, disminuirían los problemas causados por la depredación por insectos y la susceptibilidad a las variaciones en la humedad. En cualquier caso, los programas deben incluir un estudio de costo-beneficio y pueden plantearse en un plazo relativamente corto (15-30 años), en áreas no muy extensas. Podrían considerarse las variaciones interanuales en la producción de bellotas y la mejor época de colecta, que en este caso para *Q. rugosa* es en enero y febrero. La colecta temprana de bellotas (poco después de que caen al suelo) disminuye los problemas causados por el ataque de insectos.

En Los Altos de Chiapas los encinos son el principal combustible utilizado en las comunidades rurales. Sin embargo, muchos estudios muestran que el aprovechamiento del encino se encuentra muy por debajo de su potencial (Zavala Chávez 1990, Reyes J. y Gama-Castro 1995). La rehabilitación de bosques con encinos es una estrategia viable y

que beneficiaría mucho a los propietarios del recurso, ya que además de propiciar hábitats favorables para la diversidad y abundancia de especies arbóreas del sotobosque con potencial de uso (González-Espinosa *et al.* 1995b), el encino por si mismo podría aprovecharse más intensivamente con un plan de manejo silvícola sustentable (Moreno Gómez *et al.* 1995). El éxito de estos programas dependerá de la transferencia de tecnología para su utilización industrial, de fomentar la asociación de pequeños propietarios con líneas de financiamiento eficaces, de las estrategias para estimular a los consumidores y del establecimiento de mecanismos de comercialización.

Por lo que corresponde a las líneas de investigación en la región, deberían desarrollarse estudios de los factores ecológicos que afectan la regeneración de las especies más importantes desde el punto de vista económico, promoviendo su cultivo y, sobre todo, explorar los mecanismos sucesionales y la estructura ecológica de los bosques que deseamos recuperar. Los programas oficiales de reforestación deben también considerar a las especies nativas de encinos, incluso en las zonas más perturbadas.

El trabajo de comunicación con las comunidades de la región es de vital importancia, así como el rescate de las propias prácticas silvícolas y del conocimiento que se ha generado sobre la regeneración natural e inducida de los bosques secundarios a partir del sistema tradicional de roza-tumba-quema. Sin duda, los pobladores indígenas de estos bosques estarán muy interesados en la introducción de encinos en las etapas sucesionales que siguen al abandono de la milpa o en bosques pinarizados. La recuperación de bosques de encino dependerá entonces de programas de rehabilitación bien diseñados y que consideren las experiencias de otros estudios para incrementar el éxito en el establecimiento, ya sea a partir de bellotas o de plántulas, y con ello intentar recuperar la complejidad florística de la cual dependen también los pobladores rurales en la región.

8. Conclusiones

1. Las mejores condiciones a nivel del piso forestal para la germinación y el establecimiento temprano de *Q. rugosa* se dan cuando las bellotas se siembran (1) directamente sobre el suelo forestal o en profundidades de hojarasca de encino que no rebasen los 6 cm y (2) cubiertas por una capa de alrededor de 3 cm de hojarasca de encino.
2. La remoción de las semillas por depredadores disminuye cuando las densidades de siembra son bajas y las semillas se cubren de hojarasca.
3. Los sitios pinarizados estudiados presentan una acumulación de hojarasca sobre la cual *Q. rugosa* puede establecerse, por lo que es factible su introducción a partir de bellotas siempre y cuando la siembra se realice en un período de lluvias frecuentes para aumentar la velocidad de establecimiento y con ello reducir la depredación del cotiledón por insectos.

9 Literatura citada

- Adams, Jr., T.E., P.B. Sands, W.H. Weitkamp, y N.K. Mcdougald. 1992. Oak seedling establishment on California range lands. *Journal of Range Management*. 45: 93-98.
- Adams, Jr., T.E., y W.H. Weitkamp. 1992. Gophers love oak-to death. *California Agriculture* 46:27-29.
- Ahlgren, C.E., y I.F. Ahlgren. 1981. Some effects of different forest litters on seed germination and growth. *Canadian Journal of Forest Research* 11:710-714.
- Alemán Santillán, T. 1989. Los sistemas de producción forestal y agrícola de roza. Páginas 83-151 en M.R. Parra Vázquez, coordinador. *El subdesarrollo agrícola en Los Altos de Chiapas*. Colección de cuadernos universitarios. Serie Agronomía Numero 18. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México, México.
- Alemán Santillán, T. 1997. La explotación del bosque en las regiones indígenas: sus aportes y perspectivas en la generación de alternativas de uso sostenido de los recursos naturales. Páginas 65-84 en M.R. Parra Vázquez, y B. M. Díaz Hernández, editores. *Los Altos de Chiapas: Agricultura y crisis rural*. Tomo 1. Los recursos naturales. El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de Las Casas Chiapas, México.
- Allen, T.F.H., y T.W. Hoekstra. 1987. Problems of scaling in restoration ecology: a practical application. Páginas 289-300 en W.R. Jordan III, M.E. Gilpin, y J.D. Aber, editores. *Restoration ecology. A synthetic approach to ecological research*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Alvarez-Solis, J.D., P. M. Rosset, B.M. Díaz-Hernández, H. Plascencia-Vargas, y R.R. Rice. 1995. El impacto de la transformación del paisaje sobre la base productiva de Los Altos de Chiapas, México (avances preliminares). *Memorias de la reunión sobre manejo y conservación de suelos y agua en el estado de Chiapas*. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. En prensa.

- Alvarez-Solis, J.D. y S. León Martínez. 1997. Fertilidad del suelo y sistemas simbióticos. Páginas 43-64 en M.R. Parra Vázquez, y B. M. Díaz Hernández, editores. Los Altos de Chiapas: Agricultura y crisis rural. Tomo 1. Los recursos naturales. El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
- Ashby, W.C. 1987. Forest. Páginas 89-108 en W.R. Jordan III, M.E. Gilpin, y J.D. Aber editores. Restoration ecology. A synthetic approach to ecological research. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Ashton, M.S., y B.C. Larson. 1996. Germination and seedling growth of *Quercus* across openings in a mixed-deciduos forest of Southern New England, USA. Forest Ecology and Management 80:81-94.
- Barrett, L. I. 1931. Influence of forest litter on the germination and early survival of chesnut oak, *Quercus montana*, Willd. Ecology 3: 476-484.
- Bello-González M., y J.N. Labat. 1987. Los encinos (*Quercus*) del Estado de Michoacán, México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias. Secretaria de Agricultura y Recursos Hidráulicos, México, Distrito Federal, México.
- Billings, W.D. 1977. Las plantas y el ecosistema. Herrero Hermanos, Sucesores. México, Distrito federal, México.
- Bonfil Sanders, C. 1995. Establecimiento, sobrevivencia y crecimiento de plántulas de dos especies de encinos en el Ajusco, D. F. Memorias del Tercer Seminario Nacional sobre Utilización de Encinos. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma de Nuevo León. Linares, Nuevo León, Monterrey, México. Reporte Científico. Número Especial 15: 350-365.
- Bonfil Sanders, C. 1998a. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). American Journal of Botany. 85:79-87.
- Bonfil Sanders, C., y J. Soberón Mainero. 1998. Seedling dynamics of *Quercus rugosa* as a tool for its reintroduction in a disturbed landscape. Sometido en Journal of Vegetation Science.

- Borchert, M.I., F.W. Davis, J. Michaelsen, y L.D. Oyler. 1989. Interactions of factors affecting seedling recruitment of blue Oak (*Quercus Douglasii*) in California. *Ecology* 70:389-404.
- Bracho, R. y H. Puig. 1987. Producción de hojarasca y fenología de ocho especies importantes del estrato arbóreo. Páginas 91-106 en H. Puig, y R. Bracho, editores. El bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas. Instituto de Ecología A.C. México, Distrito Federal, México.
- Bradshaw, A.D. 1987a. Restoration: an acid test for ecology. Páginas 23-30 en W.R. Jordan III, M.E. Gilpin, y J.D. Aber, editores. Restoration ecology. A synthetic approach to ecological research. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Bradshaw, A.D. 1987b. The reclamation of derelict land and the ecology of ecosystems. Páginas 53-74 en W.R. Jordan III, M.E. Gilpin, y J.D. Aber, editores. Restoration ecology. A synthetic approach to ecological research. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Bradshaw, A.D. 1992. The biology of land restoration. Páginas 25-44 en S.K. Jain, y L.W. Botsford, editores. Applied Population Biology. Kluwer Academic Publishers. Países Bajos.
- Breedlove, D.E. 1981. Flora de Chiapas. Part I: Introduction to the Flora of Chiapas. The California Academy of Sciences. San Francisco. California.
- Brender, E.V. 1974 Impact of past land use on the lower Piedmont forest. *Journal of Forestry* 72:34-36.
- Cabrera García, L. P., E. Mendoza Hernández, V. Peña Flores, C. Bonfil Sanders, y J. Soberón Mainero. 1998. Evaluación de una plantación de encinos (*Quercus rugosa*) en el Ajusco Medio, D.F. En prensa en *Agrociencia*.
- Cairns, Jr., J. 1987. Disturbed ecosystems as opportunities for research in restoration ecology. Páginas 307-320 en W.R. Jordan III, M.E. Gilpin, y J.D. Aber, editores. Restoration ecology. A synthetic approach to ecological research. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

- Carvell, K.L., y E.H. Tryon. 1961. The effect of environmental factors on the abundance of oak regeneration beneath mature oak stands. *Forest Science* 7: 98-105.
- Clüsener Godt, M., y M. Hadley. 1993. Ecosystem rehabilitation and forest regeneration in the humid tropics: Case studies and management insights. Páginas 25-36 en H. Lieth, y M.Lohmann, editores. *Restoration of Tropical Forest Ecosystems*, Kluwer Academic Publishers. Países Bajos.
- Connell, N.J., y R.D. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Collins, S.L., y R. E. Good. 1987. The seedling regeneration niche: habitat structure of tree seedlings in an oak-pine forest. *Oikos* 48:89-98.
- Crow, T.R. 1988. Reproductive mode and mechanisms for self-replacement of Northern Red Oak (*Quercus rubra*) - A Review. *Forest Science* 34:19-40.
- Crow, T.R. 1992. Population dynamics and growth patterns for a cohort of northern red oak (*Quercus rubra*) seedlings. *Oecologia* 91:192-200.
- Daniel, T.W. 1983 *Principios de Silvicultura*. Editorial Mcgraw-Hill. México
- Darley-Hill, S., y C. Johnson. 1981. Acorn dispersal by the blue jay (*Cyanocitta cristata*). *Oecologia* 50:231-232.
- de Jong, B.H.J., y M.J. Ruíz Díaz. 1997. La investigación forestal y su contribución al manejo de bosques. Páginas 149-165 en M.R. Parra-Vázquez, y B. M. Díaz Hernández, editores. *Los Altos de Chiapas: Agricultura y crisis rural*. Tomo1. Los recursos naturales. El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
- de Jong, B.H.J., M. A. Cairns, N. Ramírez-Marcial, S. Ochoa-Gaona, J. Mendoza-Vega, P.K. Haggerty, M. González-Espinosa, e I. March-Mifsut. 1998. Land-use carbon flux in the Chiapas highlands. En prensa en *Environmental Management*.

- Eckelmann, C. 1995. Regeneración y dinámica de un bosque de pino-encino en la Sierra Madre Oriental en el noroeste de México. Memorias del Tercer Seminario Nacional sobre Utilización de Encinos. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma de Nuevo León. Linares, Nuevo León, Monterrey, México. Reporte Científico. Número Especial 15:199-212.
- Espelta, J.M., M. Riba, y J. Retana. 1995. Patterns of seedling recruitment in West-Mediterranean *Quercus ilex* forest influenced by canopy development. *Journal of Vegetation Science* 6: 465-472.
- Evans, J. 1992. *Plantation forestry in the tropics*. Oxford University Press. Nueva York, USA.
- Facelli, J.M., y S.T.A. Pickett 1991a. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review* 57: 2-25.
- Facelli, J. M., y S.T. A. Pickett. 1991b. Plant litter: Light interception and effects on an old-field plant community. *Ecology* 72: 1024-1031.
- Facelli, J.M. 1994. Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedlings in old fields. *Ecology* 75:1727-1735.
- Farjon, A. 1996. Biodiversity of *Pinus* (Pinacea) in Mexico: speciation and palaeo-endemism. *Botanical Journal of the Linnean Society* 121:365-384.
- Ferraz, J.B.S. 1993. Soil site factors influencing the reforestation on mining sites in Amazonia. Páginas 47-52 en H. Lieth, y M. Lohmann, editores. *Restoration of Tropical Forest Ecosystems*. Kluwer Academic Publishers. Países Bajos.
- Fischer, M., y R. López Aguillón. 1995. Observaciones sobre la regeneración de dos especies de encinos en Santa Rosa, Iturbide, Nuevo León. Memorias del Tercer Seminario Nacional sobre Utilización de Encinos. Facultad de Ciencias forestales. Universidad Autónoma de Nuevo León. Linares, Nuevo León, Monterrey, México. Reporte Científico. Número Especial 15: 234-237.
- Fowler, N.L. 1988. What is a safe site? neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology* 69:947-961.

- Fox, G.A. 1993. Failure-time analysis: emergence, flowering, survivorship, and other waiting times. Páginas 253-289 en S.M. Scheiner, y J. Gurevitch, editores. Design and analysis of ecological experiments. Chapman & Hall. Nueva York, USA.
- García, E. 1987. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México, Distrito Federal, México.
- García-Barrios, L., y R. García-Barrios. 1992. La modernización de la pobreza: dinámicas de cambio técnico entre los campesinos temporales de México. Estudios Sociológicos 10:263-288.
- Gilpin, M.E. 1987a. Experimental community assembly: competition, community structure and order of species introductions. Páginas 151-162 en W.R. Jordan III, M.E. Gilpin y J.D. Aber, editores. Restoration ecology. A synthetic approach to ecological research. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Gilpin, M.E. 1987b. Minimum viable populations: a restoration ecology perspective. Páginas 301-306 en W.R. Jordan III, M.E. Gilpin y J.D. Aber, editores. Restoration ecology. A synthetic approach to ecological research. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- González-Espinosa, M., P.F. Quintana-Ascencio, N. Ramírez-Marcial, y P. Gaytán-Guzmán. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forest in the highlands of Chiapas, México. Journal of Vegetation Science 2:351-360.
- González-Espinosa, M., P.F. Quintana-Ascencio, y N. Ramírez-Marcial. 1992. La demanda de recursos naturales y la alteración de la estructura y diversidad de los bosques tropicales. Ciencia 43:53-55.
- González-Espinosa, M., S. Ochoa-Gaona, N. Ramírez-Marcial, y P.F. Quintana-Ascencio. 1995a. Current land use trends and conservation of old growth forest habitats in the Highlands of Chiapas, México. Páginas 190-198 en M.H. Wilson, y S.A. Sader, editores. Conservation of Neotropical migrant birds in Mexico. Smithsonian Institution Press. Washington, USA.

- González-Espinosa, M., N. Ramírez-Marcial, P.F. Quintana-Ascencio, y M. Martínez-Icó. 1995b. La utilización de los encinos y la conservación de la biodiversidad en Los Altos de Chiapas. Memorias del Tercer Seminario Nacional sobre Utilización de Encinos. Facultad de Ciencias forestales. Universidad Autónoma de Nuevo León. Linares, Nuevo León, Monterrey, México. Reporte Científico. Número Especial 15: 183-197.
- González-Espinosa, M., S. Ochoa-Gaona, N. Ramírez-Marcial, y P.F. Quintana-Ascencio. 1997. Contexto vegetacional y florístico de la agricultura. Páginas 85-117 en M.R. Parra-Vázquez, y B. M. Díaz Hernández, editores. Los Altos de Chiapas: Agricultura y crisis rural. Tomo 1. Los recursos naturales. El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
- Gross, K.L. 1987. Mechanisms for colonization and species persistence in plant communities. Páginas 173-188 en W.R. Jordan III, M.E. Gilpin y J.D. Aber, editores. Restoration ecology. A synthetic approach to ecological research. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Harrison, J.S., y P.A. Werner. 1982. Colonization by oak seedlings into a heterogeneous successional habitat. Canadian Journal of Botany 62:559-563.
- Harper, J.L. 1987. The heuristic value of ecological restoration. Páginas 35-46 en W.R. Jordan III, M.E. Gilpin y J.D. Aber, editores. Restoration ecology. A synthetic approach to ecological research. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Hernández Pérez, J. 1995. Posibles usos de encinos de Puebla, de acuerdo con su composición química. Memorias del Tercer Seminario Nacional sobre Utilización de Encinos. Facultad de Ciencias forestales. Universidad Autónoma de Nuevo León. Linares, Nuevo León, Monterrey, México. Reporte Científico. Número Especial 15: 786-797.
- Hodges, J.D. 1989. Early growth patterns of cherrybark oak: environmental and physiological influences. Fourth workshop on seedling physiology and growth problems in oak plantings. Columbus, Ohio. USA. (resumen)

- Huerta Cisneros, M., H. Palacios Juárez, y C. Ramírez Serrano. 1995. Encinos de *Quercus* spp.) usos actuales y potenciales. . Memorias del Tercer Seminario Nacional sobre Utilización de Encinos. Facultad de Ciencias forestales. Universidad Autónoma de Nuevo León. Linares, Nuevo León, Monterrey, México. Reporte Científico. Número Especial 15: 798-813.
- Huss, J., y M. Sutisna. 1993. Conversion of exploited natural Dipterocarp forest into semi-natural production forests. Páginas 145-154 en H. Lieth, y M. Lohmann, editores. Restoration of Tropical Forest Ecosystems, Kluwer Academic Publishers. Países Bajos.
- Itoh, A. 1995. Effects of forest floor environment on germination and seedling establishment of two bornean rainforest emergent species. Journal of Tropical Ecology 11: 517-527.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. Annual Review of Ecology and Systematics 2:465-492.
- Jardel Peález, E., y L.R. Sánchez-Velásquez. 1989. La sucesión forestal: fundamento ecológico de la silvicultura. Ciencia y Desarrollo 14: 33-38.
- Jardel Peález, E., A.L. Santiago, y M.E. Muñoz M. 1995. Conservación y manejo de los encinos en el bosque mesófilo de montaña de la Sierra de Manantlán, Jalisco y Colima. Memorias del Tercer Seminario Nacional sobre Utilización de Encinos. Facultad de Ciencias forestales. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México. Linares, Nuevo León. Reporte Científico. Número Especial 15: 285-300.
- Jiménez Marín, W., y A. Chaverri Polini. 1991. Consideraciones ecológicas y silviculturales acerca de los robles (*Quercus* sp.). Ciencias ambientales 7:49-53.
- Jordan III, W.R., M.E. Gilpin, y J.D. Aber. 1987. Restoration Ecology: ecological restoration as a technique for basic research. Páginas 3-21 en W.R. Jordan III, M.E. Gilpin y J.D. Aber, editores. Restoration ecology. A synthetic approach to ecological research. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.

- Klemmedson, J.O. 1991. Oak influence on nutrient availability in pine forest of Central Arizona. *Soil Science Society of America Journal* 55:248-253.
- Klemmedson, J.O. 1992. Decomposition and nutrient release from mixtures of Gambel oak and ponderosa pine leaf litter. *Forest Ecology and Management* 47: 349-361.
- Lamb, D., y P. Lawrence. 1993. Mixed species plantations using high value rainforest trees in Australia. Páginas 101-108 en H. Lieth, y M. Lohmann, editores. *Restoration of Tropical Forest Ecosystems*, Kluwer Academic Publishers. Países Bajos.
- Lavelle Prewitt, E. 1983. Establishment of Nutall oak on difficult sites. Second Workshop on seedling physiology and growth problems in oak planting. Mississippi, USA. (resumen)
- Lorimer, C.G., J.W. Chapman, y W.D. Lambert. 1994. Tall understorey vegetation as a factor in the poor development of oak seedlings beneath mature stands. *Journal of Ecology* 82:227-237.
- MacMahon, J. A. 1987. Disturbed lands and ecological theory: an essay about a mutualistic association. Páginas 221 -238 en W.R. Jordan III, M.E. Gilpin, y J.D. Aber, editores. *Restoration ecology. A synthetic approach to ecological research*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Maini, J.S. 1992. Desarrollo sostenible de los bosques. *Unasyuva* 169 43:3-8.
- Malaisse, F.P. 1993. The ecology of Zambezian dry evergreen forest with recommendations for conservation management. Páginas 75-90 en H. Lieth, y M. Lohmann, editores. *Restoration of Tropical Forest Ecosystems*, Kluwer Academic Publishers. Países Bajos.
- Martínez, E. 1996. La restauración ecológica. *Ciencias* 43:56-61.
- Matsuda, K., y J. R. McBride. 1986. Difference in seedling growth morphology as a factor in distribution of three oaks in central California. *Madroño* 33:207-216.
- Matsuda, K., J.R. McBride, y M. Kimura. 1989. Seedling growth form of oaks. *Annals of Botany* 64: 439-446.

- Maury-Lechon, G. 1993. Biological characters and plasticity of juvenile tree stages to restore degraded tropical forests. Páginas 37-52 en H. Lieth, y M.Lohmann, editores. Restoration of Tropical Forest Ecosystems, Kluwer Academic Publishers. Países Bajos.
- McClagherty, C. A., J. Pastor, J.D. Aber, y J.M. Melillo. 1985. Forest litter decomposition in relation to soil nitrogen dynamics and litter quality. Ecology 66: 266-275.
- Melillo, J.M., J.D. Aber, y J.F. Muratore. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. Ecology 63:621-626.
- Mera Ovando, L.M. 1989. Condiciones naturales para la producción. Páginas 21-82 en M.R. Parra Vázquez, coordinador. El subdesarrollo agrícola en Los Altos de Chiapas. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, México, México.
- Miyawaki, A. 1993. Restoration of native forests from Japan to Malaysia. Páginas 5-24 en H. Lieth, y M. Lohmann, editores. Restoration of Tropical Forest Ecosystems, Kluwer Academic Publishers. Países Bajos.
- Molofski, J., y C. K. Augspurger. 1992. The effect of litter on early seedling establishment in a tropical forest. Ecology 73:68-77.
- Moreno Gómez, S., M. Olvera Vargas, y B. L. Figueroa Rangel. 1995. Sistemas silvícolas para encinares en Cerro Grande, Sierra de Manantlán, Jalisco. Memorias del Tercer Seminario Nacional sobre Utilización de Encinos. Facultad de Ciencias forestales. Universidad Autónoma de Nuevo León. Linares, Nuevo León, Monterrey, México. Reporte Científico. Número Especial 15: 301-319.
- Morris, A. R. 1995. Forest floor accumulation, nutrition and productivity of *Pinus patula* in the Usutu Forest, Swaziland. Plant and Soil 168-169: 271-278.
- Mueller-Dombois, D., y H. Ellenberg. 1974. Aims and Methods of vegetation ecology. Wiley, Nueva York, U.S.A.
- Müllerried, F,K,G. 1957. Geología de Chiapas. Gobierno Constitucional del Estado, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.

- Nahed Toral, J. 1989. Descripción y análisis del sistema de producción ovina. Páginas 239-282 en M.R. Parra-Vázquez, coordinador. El subdesarrollo agrícola en Los Altos de Chiapas. Colección de cuadernos universitarios. Serie Agronomía Numero 18. Universidad Autónoma de Chapingo, Chapingo, México, México.
- Ochoa-Gaona, S., y M. González-Espinosa. 1998. Land-use patterns and deforestation in the highlands of Chiapas, México. Sometido a Applied Geography.
- Olvera Vargas, M., S. Moreno Gómez, y B. L. Figueroa Rangel. 1996. Sitios permanentes para la investigación silvícola Manual para su establecimiento. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco, México.
- Orndorff, K. A., y G. E. Lang. 1981. Leaf litter redistribution in a West Virginia hardwood forest. Journal of Ecology 69: 225-235.
- Parra Vázquez, M. R., y L.M. Mera Ovando. 1989. La organización social para la producción. Páginas 315-399 en M.R. Parra-Vázquez, coordinador. El subdesarrollo agrícola en Los Altos de Chiapas. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, México, México.
- Parra Vázquez, M. R., y B. M. Díaz Hernández (editores). 1997. Los Altos de Chiapas: Agricultura y crisis rural. (Introducción) Tomo I. Los recursos naturales. El Colegio de la Frontera Sur. Chiapas, México.
- Parrota, J.A. 1993. Secondary forest regeneration on degraded tropical lands: The role of plantations as "foster ecosystems". Páginas 63-73 en H. Lieth, y M. Lohmann, editores. Restoration of Tropical Forest Ecosystems, Kluwer Academic Publishers. Países Bajos.
- Pendarakis, K. 1994. Structure and dynamics of *Pinus brutia* var. *brutia* (Ten.) stands naturally established on abandoned fields, at Anopolis Plateau, southern Crete. Tesis de maestría. Institut Agronomique Mediterranéen. Grecia (Resumen).
- Peterson, C. J., y J. M. Facelli. 1992. Contrasting germination and seedling growth of *Betula allegheniensis* and *Rhus typhina* subjected to various amounts and types of plant litter. American Journal of Botany 79: 1209-1216.

- Plummer, G.L. 1975. 18TH Century forest in Georgia. Bulletin of the Georgia Academy of Science 33: 1-19.
- Price, M.V., y S.H. Jenkins. 1986. Rodents as seed consumers and dispersers. Páginas 191-235 en D.R. Murray, editor. Seed dispersal. Academic Press. Nueva York, USA.
- Pool Novelo, L. 1997. Intensificación de la Agricultura Tradicional y cambios en el uso del suelo. Páginas 1-22 en M.R. Parra Vázquez, y B. M. Díaz Hernández, editores. Los Altos de Chiapas: Agricultura y crisis rural. Tomo I. Los recursos naturales. El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.
- Quintana-Ascencio, P.F. 1989. La condición sucesional de dos encinos dominantes (*Quercus laurina* Humb. & Bonpl. y *Quercus crispipilis* Trel.) de los bosques templados de Los Altos de Chiapas. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados, Centro de Botánica, Chapingo, México, México.
- Quintana-Ascencio, P.F., N. Ramírez-Marcial, y M. González-Espinosa. 1992a. Sobrevivencia y crecimiento de juveniles de árboles del dosel y del interior en bosques sucesionales de Los Altos de Chiapas. Informe técnico. Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste. San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México.
- Quintana-Ascencio, P.F., N. Ramírez-Marcial, y M. González-Espinosa. 1992b. Acorn removal, seedling survivorship and seedling growth of *Quercus crispipilis* in successional forest of the highlands of Chiapas, México. Bulletin of the Torrey Botanical Club 119:6-18.
- Ramírez García, J., y A. Hernández Reyna. 1995. Ensayos de propagación por semilla de *Quercus mexicana* en el A. E. F. Piedra Alta de la sierra de Álvarez (San Luis Potosí). Memorias del Tercer Seminario Nacional sobre Utilización de Encinos. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma de Nuevo León. Linares, Nuevo León, Monterrey, México. Reporte Científico. Número Especial 15: 340-349.

- Ramírez-Marcial, N., M. González-Espinosa, y P.F. Quintana-Ascencio. 1992. Banco y lluvia de semillas en comunidades sucesionales de bosques de pino-encino en Los Altos de Chiapas. *Acta Botánica Mexicana* 20:59-75.
- Ramírez-Marcial, N. 1994. Supervivencia y Crecimiento de árboles en Matorrales y Pastizales de Los Altos de Chiapas. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados, Centro de Botánica, Chapingo. México, México.
- Ramírez-Marcial, N., M. González-Espinosa y E. García-Moya. 1996. Establecimiento de *Pinus* spp. y *Quercus* spp. en matorrales y pastizales de Los Altos de Chiapas, México. *Agrociencia* 30:249-257.
- Ramírez-Marcial, N, S. Ochoa-Gaona, M. González-Espinosa, y P.F. Quintana-Ascencio. 1998. Análisis florístico y sucesional en La Estación Biológica Cerro °Huitepec, Chiapas, México. En prensa en *Acta Botánica Mexicana*.
- Reich, P.B., R.O. Teskey, P.S. Johnson, y T.M. Hinckley. 1980. Periodic root and growth in oak. *Forest Science* 26:590-598.
- Reyes J., I., y J.E. Gama-Castro. 1995. Revaloración de la importancia de los encinos. Memorias del Tercer Seminario Nacional sobre Utilización de Encinos. Facultad de Ciencias forestales. Universidad Autónoma de Nuevo León. Linares, Nuevo León, Monterrey, México. Reporte Científico. Número Especial 15: 44-55.
- Richardson, D. M., y W. J. Bond. 1991. Determinants of plant distribution: Evidence from pine invasions. *American Naturalist* 137: 639-668.
- Robledo Jiménez, A. 1997. Germinación y crecimiento de plántulas de cuatro especies de encinos del Ajusco, D.F. Efecto del tamaño de la semilla. Tesis de Licenciatura en Biología. ENEP-Zaragoza. UNAM. México, Distrito Federal, México.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, Distrito Federal, México.
- Schneider, D.W. 1996. Effects of European settlement and land use on regional patterns of similarity among Chesapeake forests. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 123: 223-239.

- Shaw, M.W. 1968a. Factors affecting the natural regeneration of sessile Oak (*Quercus petraea*) in North Wales. I. A preliminary study of acorn production, viability and losses. *Journal of Ecology* 56:565-583.
- Shaw, M.W. 1968b. Factors affecting the natural regeneration of sessile Oak (*Quercus petraea*) in North Wales. II. Acorn losses and germination under field conditions. *Journal of Ecology* 56:647-660.
- Shelton M.G. 1995. Effects of the amount and composition of the forest floor on emergence and early establishment of loblolly pine seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* 25:480-486.
- Sokal, R.R., y F.J. Rohlf. 1995. *Biometry*. Tercera ed., Freeman. Nueva York, Nueva York, USA.
- Sork, V. 1984. Examination of seed dispersal and survival in red oak *Quercus rubra* (Fagaceae), using metal tagged acorns. *Ecology* 65:1029-1022.
- Sprugel, D. 1989. The relationship of evergreenness, crown architecture, and leaf size. *The American Naturalist* 133:465-479.
- Stapanian, M.A. 1986. Seed dispersal by birds and squirrels in the deciduous forest of the United States. Páginas 225-236 en A. Estrada, y T.H. Fleming, editores. *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers. Dordrecht, Países Bajos.
- Switzer, G.L., M.G. Shelton, y L.E. Nelson. 1979. Successional development of the forest floor and soil surface on upland sites of the East Gulf Coastal Plain. *Ecology* 60:1162-1171.
- Sydes, C., y J.P. Grime. 1981a. Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. I. Field investigations. *Journal of Ecology* 69:237-248.
- Sydes, C., y J.P. Grime. 1981b. Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. II. An experimental investigation. *Journal of Ecology* 69:249-262.
- Tanner, E.V.J. 1981. The decomposition of leaf litter in Jamaican montane rain forest. *Journal of Ecology* 69: 263-275.

- Tena-Morelos, C., M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial, y J.H.D Wolf. 1996. Efecto del uso forestal sobre la diversidad florística de bosques de pino-encino en Los Altos de Chiapas, México. El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México. Manuscrito no publicado.
- Teketay, D. 1993. Problems associated with raising trees from seeds: The Ethiopian experience. Páginas 91-100 en H. Lieth, y M.Lohmann, editores. Restoration of Tropical Forest Ecosystems, Kluwer Academic Publishers. Países Bajos .
- Tripathi, R. S., y M. L. Khan. 1990. Effects of seed weight and microsite characteristics on germination and seedling fitness in two species of *Quercus* in a subtropical wet hill forest. *Oikos* 57: 289-296.
- Valencia, A.S. 1989. Contribución al conocimiento del género *Quercus* (Fagaceae) en el estado de Guerrero, México. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM. México, Distrito Federal, México.
- Vanclay, J.K. 1993. Environmentally sound timber harvesting: Logging guidelines, conservation reserves and rehabilitation studies. Páginas 185-192 en H. Lieth, y M.Lohmann, editores. Restoration of Tropical Forest Ecosystems, Kluwer Academic Publishers. Países Bajos.
- Villalón Mendoza, H. 1995. Germinación de semillas almacenadas de encino (*Quercus polymorpha* Schl. et Cham.) bajo diferentes tratamientos. Memorias del Tercer Seminario Nacional sobre Utilización de Encinos. Facultad de Ciencias forestales. Universidad Autónoma de Nuevo León. Linares, Nuevo León. Reporte Científico. Número Especial 15: 331-339.
- Vogel, W.G. 1989. Results of planting oaks on coal surface-mined lands. Fourth workshop on seedling physiology and growth problems in oak plantings. Columbus, Ohio. USA. (Resumen)
- White, D.L., B.L. Haines, y L.R. Boring. 1988. Litter decomposition in southern Appalachian black locust and pine-hardwoods stands: litter quality and nitrogen dynamics. *Canadian Journal of Forest Research* 18:54-63.

- Zamora Serrano, C., y M.C. Pérez G. 1995. Contribución al conocimiento ecológico de los encinos de la región Los Altos de Chiapas (Subregión San Cristóbal). Memorias del Tercer Seminario Nacional sobre Utilización de Encinos. Facultad de Ciencias forestales. Universidad Autónoma de Nuevo León. Linares, Nuevo León, Monterrey, México. Reporte Científico. Número Especial 15: 112-128.
- Zavala Chávez, F. 1990. Los encinos mexicanos: un recurso desaprovechado. Ciencia y Desarrollo 16:43-51.
- Zavala Chávez, F. 1995. Algunos efectos de los aprovechamientos forestales sobre la vegetación en el suroeste de Durango, con énfasis en encinos. Memorias del Tercer Seminario Nacional sobre Utilización de Encinos. Facultad de Ciencias forestales. Universidad Autónoma de Nuevo León. Linares, Nuevo León, Monterrey, México. Reporte Científico. Número Especial 15: 220-233.
- Zavala Chávez, F., y E. García Moya. 1997. Plántulas y rebrotes en la regeneración de encinos en la Sierra de Pachuca, Hidalgo. Agrociencia 31:323-329.

Apéndice 1. Promedios (± 1 error estándar) de las variables de crecimiento registradas después de 145 días a partir de la siembra, en función de la composición de la hojarasca, la cobertura de las semillas por hojarasca y la profundidad.

Composición	Profundidad (cm)	Cobertura	n	Altura (cm)	Diámetro basal (cm)	Hojas	Longitud de la raíz (cm)	Peso seco del tallo (g)	Peso seco de la raíz (g)	Relación raíz/tallo
Pino	0	Sin cubrir	28	18.30 \pm 1.59	0.12 \pm 0.015	4.14 \pm 0.44	9.07 \pm 0.92	0.129 \pm 0.20	0.048 \pm 0.008	0.604 \pm 0.065
		Cubiertas	51	16.80 \pm 1.17	0.10 \pm 0.011	4.24 \pm 0.33	9.57 \pm 0.68	0.118 \pm 0.015	0.052 \pm 0.006	0.621 \pm 0.050
	3	Sin cubrir	15	17.72 \pm 2.17	0.10 \pm 0.021	4.20 \pm 0.60	15.20 \pm 1.25	0.149 \pm 0.028	0.063 \pm 0.011	0.624 \pm 0.092
		Cubiertas	32	15.95 \pm 1.48	0.09 \pm 0.014	3.84 \pm 0.41	11.57 \pm 0.86	0.130 \pm 0.019	0.052 \pm 0.007	0.591 \pm 0.061
	6	Sin cubrir	7	15.89 \pm 3.17	0.08 \pm 0.030	4.86 \pm 0.88	10.93 \pm 1.84	0.121 \pm 0.041	0.033 \pm 0.016	0.653 \pm 0.141
		Cubiertas	29	14.24 \pm 1.56	0.06 \pm 0.015	3.86 \pm 0.43	12.87 \pm 0.90	0.133 \pm 0.02	0.055 \pm 0.008	0.443 \pm 0.064
	14	Sin cubrir	3	15.30 \pm 4.85	0.07 \pm 0.046	4.0 \pm 1.34	12.83 \pm 2.80	0.227 \pm 0.062	0.107 \pm 0.024	0.596 \pm 0.199
		Cubiertas	37	15.98 \pm 1.38	0.09 \pm 0.013	4.08 \pm 0.38	16.24 \pm 0.80	0.139 \pm 0.018	0.080 \pm 0.007	0.587 \pm 0.058
Encino	0	Sin cubrir	22	15.14 \pm 1.79	0.11 \pm 0.017	3.55 \pm 0.49	9.90 \pm 1.04	0.115 \pm 0.023	0.045 \pm 0.009	0.503 \pm 0.075
		Cubiertas	39	16.52 \pm 1.34	0.09 \pm 0.013	3.33 \pm 0.37	9.18 \pm 0.78	0.128 \pm 0.017	0.060 \pm 0.007	0.529 \pm 0.058
	3	Sin cubrir	14	17.36 \pm 2.24	0.08 \pm 0.022	4.28 \pm 0.62	12.12 \pm 1.30	0.129 \pm 0.029	0.060 \pm 0.011	0.705 \pm 0.100
		Cubiertas	41	17.45 \pm 1.31	0.08 \pm 0.013	3.46 \pm 0.36	13.18 \pm 0.76	0.132 \pm 0.017	0.060 \pm 0.007	0.549 \pm 0.056
	6	Sin cubrir	30	13.83 \pm 1.53	0.08 \pm 0.015	3.10 \pm 0.42	13.86 \pm 0.89	0.090 \pm 0.020	0.064 \pm 0.008	0.579 \pm 0.066
		Cubiertas	26	13.13 \pm 1.65	0.10 \pm 0.016	2.42 \pm 0.46	15.36 \pm 0.95	0.090 \pm 0.021	0.059 \pm 0.008	0.564 \pm 0.071
	14	Sin cubrir	24	14.36 \pm 1.71	0.07 \pm 0.016	3.17 \pm 0.48	16.78 \pm 0.99	0.10 \pm 0.022	0.090 \pm 0.009	0.653 \pm 0.077
		Cubiertas	25	13.43 \pm 1.68	0.06 \pm 0.016	2.70 \pm 0.46	16.67 \pm 0.97	0.10 \pm 0.021	0.070 \pm 0.008	0.528 \pm 0.071

Apéndice 2. Promedios (\pm 1 error estándar) del porcentaje de emergencia y de sobrevivencia de las plántulas registrados después de 145 días a partir de la siembra, en función de la composición de la hojarasca, la cobertura de las semillas por hojarasca y la profundidad.

Composición	Profundidad (cm)	Cobertura	Número de semillas	Emergencia %	Sobrevivencia de las plántulas emergidas %
Pino	0	Sin cubrir	90	60.00 \pm 3.34	56.50 \pm 9.31
		Cubiertas	90	67.80 \pm 1.09	81.90 \pm 6.07
	3	Sin cubrir	90	30.00 \pm 3.34	56.81 \pm 9.18
		Cubiertas	90	52.22 \pm 8.89	67.39 \pm 3.00
	6	Sin cubrir	90	11.11 \pm 2.94	75.55 \pm 12.37
		Cubiertas	90	48.89 \pm 8.01	66.39 \pm 2.19
	14	Sin cubrir	90	7.78 \pm 4.04	52.78 \pm 2.37
		Cubiertas	90	45.56 \pm 1.09	92.85 \pm 4.04
Encino	0	Sin cubrir	90	44.44 \pm 4.04	57.59 \pm 1.66
		Cubiertas	90	55.56 \pm 8.01	76.85 \pm 6.48
	3	Sin cubrir	90	45.56 \pm 2.94	31.82 \pm 2.36
		Cubiertas	90	62.22 \pm 7.77	71.98 \pm 5.31
	6	Sin cubrir	90	44.44 \pm 9.68	70.63 \pm 10.4
		Cubiertas	90	48.89 \pm 4.04	57.78 \pm 9.82
	14	Sin cubrir	90	36.67 \pm 5.77	70.12 \pm 10.10
		Cubiertas	90	46.67 \pm 1.73	59.01 \pm 11.58