

Procesos de regeneración natural en bosques de encinos: factores facilitadores y limitantes

Pérez López Patricia¹, López Barrera Fabiola², García Oliva Felipe³, Cuevas-Reyes Pablo¹ y González-Rodríguez Antonio³✉

¹Laboratorio de Ecología de Interacciones Bióticas, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo

²Red de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, A. C.

³Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Col. Ex-Hacienda de San José de la Huerta, Morelia, 58190, Michoacán, México

Resumen

La regeneración natural de las poblaciones de árboles es fundamental para el mantenimiento a largo plazo de las comunidades boscosas. La regeneración puede verse como un ciclo continuo de procesos ecológicos, tales como la polinización, el desarrollo de las semillas y su posterior dispersión y depredación; la germinación y el establecimiento de plántulas, entre otros. De estos procesos ecológicos depende el éxito y la dominancia de las especies arbóreas a largo plazo. El objetivo de este artículo es analizar y discutir los principales factores bióticos y abióticos que modulan el proceso de regeneración en cada etapa del ciclo, como también sus distintas interrelaciones. Así mismo, se describen detalladamente las particularidades de la regeneración en el género *Quercus* (encinos), dada la gran importancia ecológica y económica de este grupo de árboles a nivel mundial y en particular en México. Finalmente, se evalúan los efectos de las distintas perturbaciones antropogénicas sobre los procesos de regeneración de los bosques de encinos y se destaca la necesidad de realizar más estudios sobre este tema, especialmente en México.

Palabras clave: depredación de semillas, características del suelo, efecto de borde, micorrizas

Abstract

Natural regeneration of tree populations is fundamental for the long-term maintenance of forest communities. Regeneration can be understood as a continuous cycle of ecological processes, such as pollination, seed development, seed dispersal and predation, germination and seedling establishment, among others. In the long term, the success and dominance of tree species depends on these processes. The objective of this paper is to analyze and discuss the main biotic and abiotic factors that modulate the regeneration process at each stage of the cycle, as well as their different interactions. Also, we describe the particularities of the regeneration process in the genus *Quercus* (the oaks), given the great ecological and economic importance of this group worldwide, and in particular for Mexico. Finally, we evaluate the effects of the different anthropogenic disturbances on the regeneration processes in oak forests and highlight the need of performing further studies on this subject, particularly in Mexico.

Key words: seed predation, soil characteristics, border effects, mycorrhizas.

Introducción

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

ciclo (Pérez-Ramos, 2007).

En cada uno de estos procesos, hay factores que determinan el éxito de la regeneración. Los factores que modulan la regeneración natural del bosque se han descrito como bióticos y abióticos. Se entienden como factores bióticos todas aquellas interacciones bióticas que las especies vegetales pueden sostener con otras especies microbianas, vegetales o animales. Por su parte, los factores abióticos son las condiciones ambientales, derivadas de las características propias del suelo (e. g. disponibilidad de agua, compactación, infiltración, etc.), del microclima (e. g. disponibilidad de luz, humedad, temperatura, etc.) o relacionadas con el uso del espacio, que las especies vegetales tienen que enfrentar, así como las relaciones de estos factores con los factores bióticos antes mencionados (**Figura 1**).

✉ Autor de correspondencia: Antonio González-Rodríguez: agrodrig@cieco.unam.mx. Red de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, A. C.

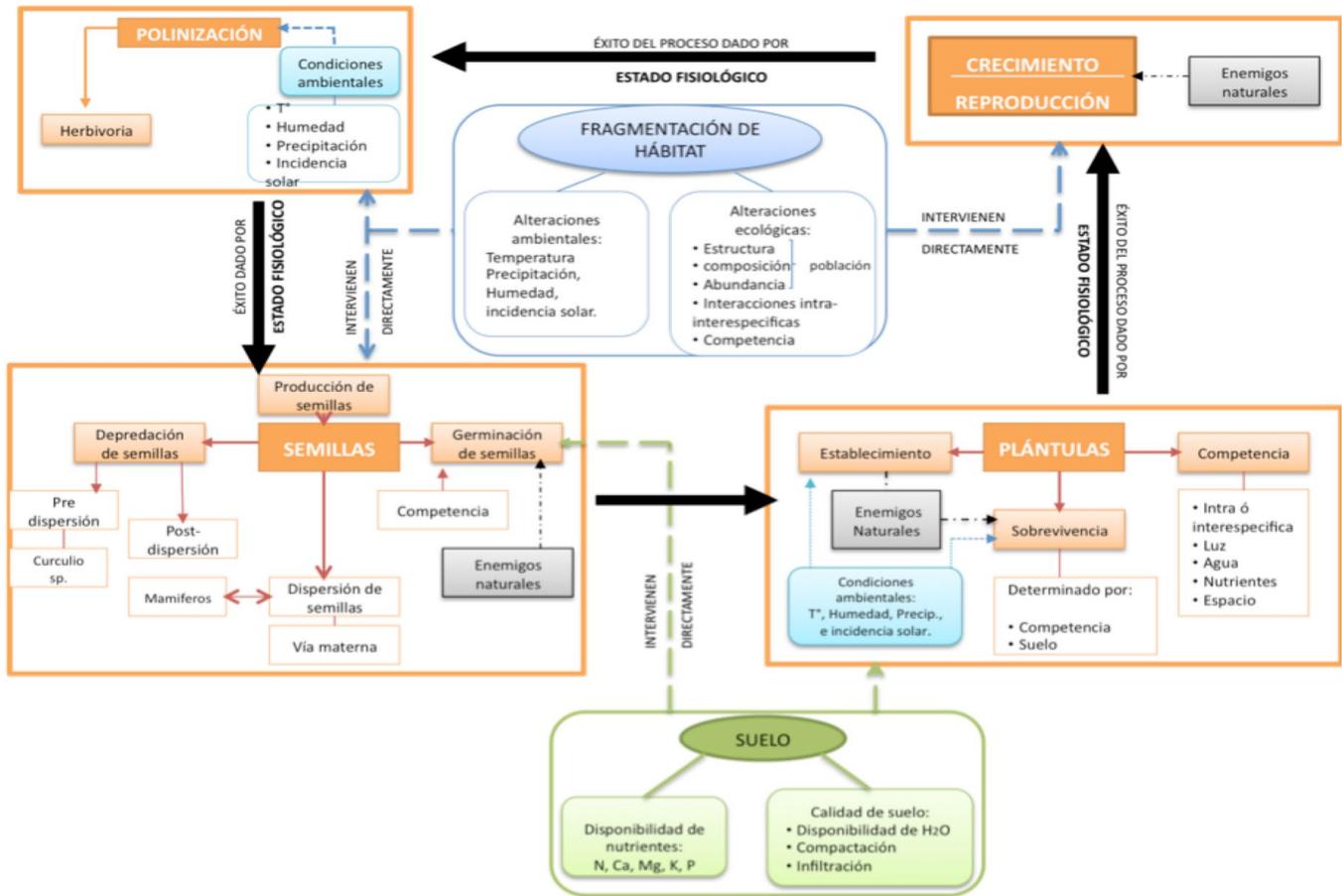


Figura 1. Diagrama conceptual que muestra las interrelaciones entre los principales factores que modulan el proceso de regeneración de poblaciones de árboles.

Etapas del ciclo de regeneración y factores involucrados

Floración

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

Polinización

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

Desarrollo de las semillas

Las semillas son consideradas los propágulos más importantes que contribuyen a la regeneración de las comunidades arbóreas (Martínez-Ramos y Soto-Castro, 1993). Una baja producción de semillas tiene graves repercusiones para la composición de los bosques. La regeneración a partir de semillas depende de la dispersión, los niveles y tipos de depredación, la facilidad para formar bancos de semillas, la latencia, la capacidad para germinar, y de las estrategias de sobrevivencia para poder establecerse como

plántula (Montenegro y Vargas, 2000). Sin embargo, todas y cada una de estas variables están estrechamente ligadas a condiciones ambientales e interacciones bióticas que determinan el éxito o mortalidad de las semillas y sus procesos subsecuentes.

Dispersión y depredación de semillas

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

Germinación y establecimiento de plántulas

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

Una mayor disponibilidad de nitrógeno generalmente mejora la tasa de establecimiento de las plántulas. Sin embargo, la mortalidad de las plántulas puede incrementarse cuando el suelo presenta una sobre fertilización a causa de actividades antropogénicas como la introducción de ganado o la fertilización de zonas de cultivo aledañas a los bosques (Booth, 1998; Grubb *et al.*, 1996). Adicionalmente, el exceso de nutrientes puede aumentar la probabilidad de invasiones biológicas de plantas y animales, resultando en cambios en la composición y estructura de la comunidad (Catovsky y Bazzaz, 2002; Catovsky *et al.*, 2002).

Efectos de la perturbación antropogénica sobre la regeneración de los bosques

La variación en la intensidad, frecuencia y distribución de las perturbaciones representa una de las principales fuerzas que determinan los patrones de regeneración. Las perturbaciones naturales consideradas importantes para la regeneración de los ecosistemas forestales incluyen ciclos de inundaciones, sequías, viento, fuego e interacciones bióticas (Ramírez-Marcial, 2003). Estas perturbaciones pueden inhibir o favorecer la regeneración

natural dependiendo de las características de la historia de vida de las especies y de las condiciones específicas después de la perturbación. Los efectos de la perturbación también pueden diferir entre plántulas y adultos.

La fragmentación del hábitat resultado de diferentes actividades antropogénicas (e. g. deforestación, agricultura, ganadería), han provocado alteraciones ecológicas que limitan los procesos de regeneración natural en numerosas especies de plantas dentro de los bosques templados (Dey *et al.*, 2009). El proceso de fragmentación involucra la pérdida de hábitat, entendida como la disminución total del área del hábitat original a partir de una comparación histórica, y la fragmentación per se, referida como la creación de parches o "islas" de hábitat cada vez más pequeños y aislados entre sí (Fahrig, 2003). La respuesta de las plantas puede variar ante diferentes procesos de fragmentación y dependerá de los atributos reproductivos, tipos de dispersión y patrones demográficos de las especies (Saunders *et al.*, 1991; Aguilar *et al.*, 2008).

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

Regeneración natural de poblaciones de encinos

El género *Quercus* (encinos o robles) es uno de los grupos de plantas leñosas más importantes a nivel mundial, tanto en términos del número de especies y de biomasa total, como por su valor económico y ecológico (Nixon, 1993). El género *Quercus* se subdivide en dos subgéneros: *Cyclobalanopsis*, el cual se encuentra en el este y sureste Asiático, y *Quercus*, con distribución Holártica. Las especies del género *Quercus* juegan un papel fundamental en el secuestro de carbono y contribuyen a mantener la diversidad biológica al establecer una gran diversidad de interacciones ecológicas con hongos, insectos, vertebrados y otras plantas (Kappelle, 2006). Los bosques en los que se encuentran

las especies de *Quercus* han estado sometidos a una fuerte presión antropogénica, que ha resultado en la conversión de una gran proporción de su superficie original en campos de cultivo o de pastoreo y en áreas urbanas, así como en una considerable fragmentación y perturbación de las áreas remanentes. Aún más, no se sabe hasta qué punto están comprometidos los procesos biológicos fundamentales de los que depende la continuidad de las poblaciones de árboles en estos bosques perturbados. Por estas razones, es de gran interés comprender la ecología de la regeneración de los encinos.

Los procesos de regeneración natural de encinos han sido analizados desde varios enfoques y, como resultado, se ha logrado generalizar que existen tres factores limitantes principales en la regeneración de las poblaciones de encinos. Estos tres factores son la producción limitada de bellotas, la mortalidad de las bellotas y el fracaso en el establecimiento de las plántulas (Williamson, 1966; Shaw, 1968).

Producción de bellotas

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

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

Según Sork (1993), un año de alta producción de bellotas está siempre precedido por un año de baja a casi nula producción de bellotas, patrón que se ha encontrado en varias especies, tanto de encinos rojos como de encinos blancos. Sin embargo, la cantidad de bellotas producidas por árbol dependerá directamente de los recursos disponibles para el árbol. Es decir, en los años calurosos, los árboles presentan un aumento en la tasa fotosintética y un aumento en los nutrientes disponibles en el suelo favoreciendo así la producción de bellotas, mientras que en los años fríos y secos se presenta una baja tasa fotosintética en los árboles y una menor cantidad de nutrientes en suelo, dando como resultado menor producción de bellotas (Koenig y Knops, 2005).

La producción masiva de semillas es un fenómeno grupal como resultado de la sincronía de la actividad reproductiva de las plantas

dentro de la población. Sin embargo, cuando dos o más especies de encinos interactúan se presenta una cierta asincronía que se ha interpretado como un mecanismo para reducir la competencia entre especies simpátricas y amortiguar el consumo de bellotas por las diferentes poblaciones de depredadores durante los periodos de poca producción de bellotas (Crawley y Long, 1995). La sincronía en la producción de semillas también puede ser influenciada por el clima, ya que dependerá de las temperaturas y las cantidades de lluvia (Koenig y Knops, 2005).

Mortalidad de las bellotas

La mortalidad de las bellotas es principalmente producto de la depredación y la desecación. La depredación se puede dividir en dos etapas. La primera es la llamada depredación pre-dispersión, realizada principalmente por insectos del género *Curculio* (Familia Curculionidae; Orden Coleoptera), que si bien no necesariamente ocasiona la muerte del embrión, sí puede producir la desecación de las bellotas o afectar el establecimiento de las plántulas que tienen recursos limitados en los cotiledones. Por ejemplo, Semel y Andersen (1988) afirmaron que hasta el 50% del total de la producción de bellotas de *Q. alba* puede presentar daño por *Curculio* sp., afectando directamente los porcentajes de bellotas viables para su germinación y posible establecimiento.

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

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

Al igual que en otras especies de árboles, se considera que la dispersión de las bellotas tiene importancia como estrategia para contrarrestar los efectos de los enemigos naturales, y que la sobrevivencia está determinada por un patrón distancia-dependiente, pues entre mayor sea la distancia de dispersión desde la planta madre, mayor será la probabilidad de sobrevivencia de las bellotas (López-Barrera *et al.*, 2006).

Establecimiento de las plántulas

Las características del suelo, así como el establecimiento de relaciones simbióticas con hongos micorrizógenos son fundamentales para el establecimiento de las plántulas de

encinos. Dickie *et al.* (2002) encontraron altas concentraciones de fósforo y nitrógeno en plántulas de encinos que se encuentran cerca de otra especie de *Quercus* debido a la simbiosis micorrízica. Por ejemplo, las semillas de *Q. rubra* presentan alta tasa de germinación y sus plántulas tienen altos niveles de concentración de nitrógeno y fósforo, cuando se encuentra cerca de *Q. montana*, una de las especies de encinos con una fuerte asociación con hongos micorrizógenos. Se considera que una mayor presencia de estos hongos le permite a las plántulas de encino incrementar la absorción de nutrientes, particularmente el nitrógeno, aún cuando su grado de disponibilidad en el suelo sea reducido, o bajo condiciones de disturbio (Kranabetter, 1999). Por lo tanto, la conclusión importante del trabajo de Dickie *et al.* (2002) es que pudiera existir un efecto facilitador de la regeneración entre distintas especies de encinos, mediado por la simbiosis micorrízica.

El siguiente factor limitante del establecimiento de las plántulas es la depredación, que puede ser realizada por algunos mamíferos como venados, conejos, ratones (Galford *et al.*, 1991) e insectos. Los individuos juveniles que han logrado un crecimiento subterráneo considerable podrían ser capaces de recuperarse de un evento de herbivoría intenso e inclusive de la defoliación completa, pero una pérdida de hojas significativa en plántulas recién emergidas probablemente ocasionará su muerte. Por lo tanto, la mortalidad de las plántulas durante sus dos primeros años de vida puede ser extremadamente alta (Tyler *et al.*, 2006).

Finalmente, la competencia por recursos como luz, espacio, agua o nutrientes puede ocasionar altas tasas de mortalidad de las plántulas (Walters y Auchmoody, 1992). Se ha reportado que las plantas herbáceas y los pastos pueden llegar a ser factores limitantes de la regeneración natural de los encinos (Callaway y Davis, 1998). Sin embargo, algunas especies arbustivas pueden tener un efecto facilitador del establecimiento de las plántulas de encino, al proporcionar condiciones microclimáticas adecuadas (Rousset y Lepart, 2000) o inclusive nutrientes, como el caso de los arbustos que tienen simbiosis con bacterias para adquirir el nitrógeno atmosférico, como por ejemplo *Lupinus elegans* en muchos bosques templados de México (Blanco-García *et al.*, 2011).

Efecto de la perturbación sobre la regeneración de encinos

La perturbación de los hábitats naturales no tiene una influencia negativa para todas las especies de encino. En algunos casos, la perturbación puede favorecer a algunas especies de *Quercus*, siempre y cuando las otras especies de plantas presentes en la comunidad no sean más tolerantes, abundantes y competitivas que las plántulas de encino (Buckley *et al.*, 1998; Ramírez-Marcial, 2003). En particular, en términos de regeneración los encinos rojos (subgénero *Quercus* sección Lobatae) en ocasiones son más tolerantes a condiciones de perturbación que los encinos blancos, debido a que mediante la producción de una gran cantidad de bellotas pueden llegar a inhibir a sus competidores potenciales en el sotobosque, que son principalmente herbáceas y gramíneas (Buckley *et al.*, 1998). Sin embargo, se ha reportado que en suelos con poca humedad y elevada temperatura, los encinos blancos son capaces de germinar y de desarrollar su radícula a diferencia de algunos encinos rojos (Pascual *et al.* 2002).

Por su parte, Kouba *et al.* (2011) determinaron que hay seis factores que explican la distribución de las plántulas del encino blanco *Q. faginea* en la península Ibérica. Los tres más importantes fueron la litología, la pendiente y la disponibilidad de agua, pero factores antropogénicos como el pastoreo, la formación de veredas de ganado y la distancia a la plantación más cercana de especies exóticas también tuvieron una influencia considerable.

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

Estudios de regeneración de encinos en México

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

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

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

En otro estudio experimental sobre el efecto del tipo de borde (borde "duro" entre bosque y pastizal o borde "suave" entre bosque y pastizal abandonado) en la sobrevivencia y crecimiento de plántulas de *Q. candicans*, *Q. crassifolia*, *Q. laurina*, *Q.*

rugosa y *Q. segoviensis*, López-Barrera *et al.* (2006) observaron una mayor sobrevivencia y crecimiento en los hábitats abiertos adyacentes a los hábitats con cobertura arbórea. La identidad de las especies también influyó claramente en la sobrevivencia de las plántulas, siendo *Q. crassifolia* la especie con menor tasa de sobrevivencia y *Q. rugosa* la de mayor tasa de sobrevivencia.

En el estado de Michoacán aún no existen trabajos publicados sobre la regeneración de los bosques de encinos. Sin embargo, los dos tipos de bosques michoacanos que tienen a las especies de *Quercus* como las dominantes (bosques de encinos y bosques mixtos) son los que han tenido la mayor tasa de deforestación en los últimos años. Por ejemplo, se han perdido 28,496 ha de bosques de encinos y 134,061 ha de bosques mixtos en 14 años (entre 1993 y 2007; Martínez *et al.*, 2012). Por lo anterior, es urgente que se realicen trabajos de regeneración de este tipo de bosques en el estado de Michoacán.

Referencias

- Aguilar R, Quesada M, Ashworth L, Herrerías-Diego Y, Lobo J. 2008.** Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular Ecology*, 17: 5177-5188.
- Aide TM, Zimmerman JK, Pascarella JB, Rivera L, Marcano-Vega H. 2000.** Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology*, 8: 328-338.
- Baldi A. 1999.** Microclimate and vegetation edge effects in a reedbed in Hungary. *Biodiversity and Conservation*, 8: 1697-1706.
- Bazzaz FA, Miao SL. 1993.** Successional status, seed size, and responses of tree seedling to CO₂, light, and nutrients. *Ecology*, 74:104-112.
- Blanco-García A, Sáenz-Romero C, Martorell C, Alvarado-Sosa P, Lindig-Cisneros R. 2011.** Nurse plants and mulching effects on three conifer species in a Mexican temperate forest. *Ecological Engineering*, 37: 994-998.
- Bonfil C. 1998.** The effect of the seed size, cotyledon reserves, and herbivory of seedling survival and growth of *Quercus laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, 85:79-87.
- Booth TH, Nix HA, Hutchinson MF, Jovanic T. 1988.** Niche analysis and tree species introduction. *Forest Ecology and Management*, 23: 47-59.
- Buckley DS, Sharik TL, Isebrands JG. 1998.** Regeneration of northern red oak: positive and negative effects of competitor removal. *Ecology*, 79: 65-78.
- Buckley DS, Sharik TL. 1998.** Regeneration of northern red oak: positive and negative effects of competitor removal. *Ecology*, 79: 65-78.
- Bustamante RO, Simonetti JA, Grez AA, San Martín J. 2005.** Fragmentación y dinámica de regeneración del bosque maulino: diagnóstico actual y perspectivas futuras. En: Smith C, Armesto JJ, Valdovinos C (eds) Historia, biodiversidad y ecología de los bosques de la Cordillera de la Costa. *Editorial Universitaria. Santiago*, pp 529-553.
- Callaway RM, Davis FW. 1998.** Recruitment of *Quercus agrifolia* in central California: the importance of shrub dominated patches. *Journal of Vegetation Science*, 9: 647-656.
- Catovsky S, Bazzaz FA. 2002.** Nitrogen availability influences regeneration of temperate tree species in the understory seedling bank. *Ecological Applications*, 12: 1056-1070.
- Catovsky S, Kobe RK, Bazzaz FA. 2002.** Nitrogen-induced changes in seedling regeneration and dynamics of mixed conifer-broad-leaved forest. *Ecological Applications*, 12: 1611-1625.
- Clotfelter ED, Pedersen AB, Cranford JA, Ram N, Snajdr EA, Nolan V, Ketterson ED. 2007.** Acorn mast drives long-term dynamics of rodent and songbird populations. *Oecologia*, 154: 493-503.
- Crawley J, Long CR. 1995.** Alternated bearing, predation satiation and recruitment in *Quercus robur* L. *Journal of Ecology*, 83: 683-606.
- Culley TM, Weller SG, Sakai A. 2002.** The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 361-369.
- Dey DC, Spetich MA, Weigel DR, Wiegand DR, Johnson PS, Graney DL, Kabrick JM. 2009.** A suggested approach for design of oak (*Quercus* L.) regeneration research considering regional differences. *New Forest*, 37: 123-135.
- Dickie IA, Koide RT, Steiner KC. 2002.** Influences of established trees on mycorrhizas, nutrition, and growth of *Quercus rubra* seedlings. *Ecological Monographs*, 72: 505-521.
- Fahrig L. 2003.** Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34: 487-515.
- Galford J, Auchmoody LR, Smith HC, Walters RS. 1991.** Insects affecting establishment of northern red oak seedlings in central Pennsylvania. Pp 271-280 En: Proceedings 8th Central Hardwood Forest Conference, University Park, Pennsylvania. *USDA Forest Service*, GTR NE-148.
- Grubb PJ, Lee WG, Kollmann J, Wilson JB. 1996.** Interaction of irradiance and soil nutrient supply on growth of seedlings of ten European tall-shrub species and *Fagus sylvatica*. *Journal of Ecology*, 84: 827-840.
- Guevara S, Laborde J, Sánchez-Ríos G. 2004.** Rain forest regeneration beneath the canopy of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, México. *Biotropica*, 36: 99-108.
- Holl KD. 1999.** Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica*, 31: 229-242.
- Howe HF, Smallwood J. 1982.** Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 201-228.
- Kappelle, M. 2006.** Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests. Springer Verlag. Berlin Heidelberg, Germany. 483 pp.
- Koenig WD, Knops JMH. 2005.** The mystery of masting in trees: some trees reproduce synchronously over large areas, with widespread ecological effects, but how and why? *American Scientist*, 93: 340-347.
- Kouba Y, Aldos CL, Bueno CG. 2011.** Effects of abiotic and anthropogenic factors on the spatial distribution of *Quercus faginea* in the Spanish Central Pyrenees. *Plant Ecology*, 212: 99-1007.
- Kranabetter JM. 1999.** The effect of refuge trees on a paper birch ectomycorrhiza community. *Canadian Journal of Botany*, 77: 1523-1528.
- López-Barrera F, Manson RH, González-Espinosa M, Newton AC.**

2006. Effects of the type of montane forest edge on oak seedling establishment along forest-edge-exterior gradients. *Forest Ecology and Management*, 225: 234-244.
- López-Barrera F, Newton A. 2005.** Edge type effect on germination of oak tree species in the highlands of Chiapas, México. *Forest Ecology and Management*, 217: 67-79.
- Manson RH, Ostfeld RS, Canham CD. 1988.** The effects of tree seed and seedling density on predation rates by rodents in old fields. *Ecoscience* 5, 183-190.
- Martínez R., Nava Y, Patiño P, Guerrero G, Ghilardi A. 2012.** Inventario de emisiones de gases de efecto invernadero del estado de Michoacán en la categoría de uso de suelo, cambio de uso de suelo y silvicultura. En: García-Oliva F, Lara LI (eds.) Inventario de gases de efecto invernadero del estado de Michoacán de Ocampo (1990-2005). *Secretaría de Urbanismo y Medio Ambiente del estado de Michoacán, Morelia, Michoacán*, pp. 222-294.
- Martínez-Ramos M, Soto-Castro A. 1993.** Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio*, 107: 299-318.
- Montenegro AL, Vargas O. 2008.** Caracterización de bordes de bosque altoandino e implicaciones para la restauración ecológica en la Reserva Forestal de Cogua (Colombia). *Revista de Biología Tropical*, 56: 1543-1556.
- Moore JE, Swihart RK. 2007.** Importance of fragmentation-tolerant species as seed dispersers in disturbed landscapes. *Oecologia*, 151: 663-674.
- Nathan R, Casagrandi R. 2004.** A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Connell and beyond. *Journal of Ecology*, 92: 733-746.
- Nixon KC. 1993.** Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Annales des Sciences Forestières*, 50 (supplement 1): 255-345.
- Ostfeld RS, Keesing F. 2000.** Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 232-237.
- Pascual G, Molinas M, Verdaguer D. 2002.** Comparative anatomical analysis of the cotyledonary region in three Mediterranean basin *Quercus* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, 89: 383-392.
- Pérez-Ramos IM. 2007.** Factores que condicionan la regeneración natural de especies leñosas en un bosque mediterráneo del sur de la Península Ibérica. Ecosistemas. *Revista Científica y Técnica de Ecología y Medio Ambiente* 16: 131-136.
- Quintana-Ascencio P, González-Espinosa M, Ramírez-Marcial N. 1992.** Acorn removal, seedling survivorship, and growth of *Quercus crispipilis* in successional forest of the highlands of Chiapas, México. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 119: 16-18.
- Ramírez-Marcial N. 2003.** Survival and growth of tree seedling in anthropogenically disturbed Mexican montane rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 14: 881-890.
- Rodríguez-Rajo FJ, Méndez J, Jato MV. 2000.** Influencia de la temperatura en la floración de *Quercus* en el sur de Galicia (Ourense y Vigo, 1994-1998). *Acta Botánica Malacitana*, 25: 153-163.
- Rousset O, Lepart J. 2000.** Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *Journal of Ecology*, 88: 401-412.
- Rzedowski G, Rzedowski J. 2005.** Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C. Centro Regional del Bajío. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán.
- Santos T, Tellería JL. 1997.** Vertebrate predation on Holm oak *Quercus ilex* acorns in a fragmented habitat: effects on seedling recruitment. *Forest Ecology and Management*, 98: 181-187.
- Saunders DA, Hobbs RJ, Margules CR. 1991.** Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5: 18-32.
- Semel B, Andersen DC. 1988.** Vulnerability of acorns weevils (Coleoptera: Curculionidae) and attractiveness of weevils and infested *Quercus alba* acorns to *Peromyscus leucopus* and *Blarina brevicauda*. *American Midland Naturalist*, 119: 385-393.
- Shaw MW. 1968.** Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in North Wales: I. A preliminary study of acorn production, viability and losses. *Journal of Ecology*, 56: 565-538.
- Sork VL, Bramble J, Sexton O. 1993.** Ecology of mast-fruited in three species of North American deciduous oaks. *Ecology*, 74: 528-541.
- Sork VL. 1993.** Evolutionary ecology of mast-seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus* spp.). *Vegetatio*, 107: 133-147.
- Steele M, Knowlwe T, Bridle K, Simms E. 1993.** Tannins and partial consumption of acorns: implications for dispersal of oak by seed predators. *American Midland Naturalist*, 130: 229-238.
- Tovar-Sánchez E, Cano-Santana Z, Oyama K. 2004.** Canopy arthropod communities on Mexican oaks at sites with different disturbance regimes. *Biological Conservation*, 115: 79-87.
- Tyler CM, Kuhn B, Davis FW. 2006.** Demography and recruitment limitations of three oak species in California. *The Quarterly Review of Biology*, 81: 127-152.
- Valencia AS. 2004.** Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad de Botánica de México*, 75: 33-53.
- Walters RS, Auchmoody LR. 1992.** Factors limiting northern red oak reproduction in Pennsylvania. *US Forest Service*, 271-280.
- Wenny DG. 2000.** Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs* 70, 331-351.
- Williams NM, Winfree R. 2013.** Local habitat characteristics but not landscape urbanization drives pollinator visitation and native plant pollination in forest remnants. *Biological Conservation*, 160: 10-18.
- Williamson MJ. 1966.** Premature abscissions and white oak acorn crops. *Forest Science*, 12: 19-21.
- Zimmerman JK, Pascarella JB, Aide TM. 2000.** Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology*, 8: 350-360.