



**INSTITUTO POTOSINO DE INVESTIGACIÓN
CIENTÍFICA Y TECNOLÓGICA, A.C.**

POSGRADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

Título de la Tesis

**Interacción humedad–suelo: filtro ecológico en el
establecimiento de plántulas de cuatro especies de
encinos mexicanos**

Tesis que presenta

María del Carmen Ramírez Morales

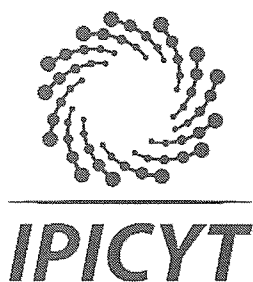
Para obtener el grado de

Maestra en Ciencias Ambientales

Director de la Tesis:

Dr. David Douterlungne Rotsaert

San Luis Potosí, S.L.P., Enero de 2019



Constancia de aprobación de la tesis

La tesis “*Interacción humedad-suelo: filtro ecológico en el establecimiento de plántulas de cuatro especies de encinos mexicanos*” presentada para obtener el Grado de Maestra en Ciencias Ambientales fue elaborada por **María del Carmen Ramírez Morales** y aprobada el veintiocho de enero del dos mil diecinueve por los suscritos, designados por el Colegio de Profesores de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

Dr. David Douterlungne Rotsaert
Director de la tesis

Dra. Elisabeth Huber- Sannwald
Miembro del Comité Tutorial

Dr. Joel David Flores Rivas
Miembro del Comité Tutorial

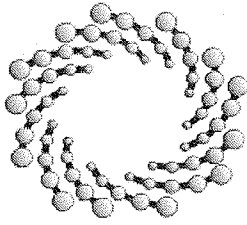


Créditos Institucionales

Esta tesis fue elaborada en la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., bajo la dirección del Dr. David Douterlungne Rotsaert.

Durante la realización del trabajo el autor recibió una beca académica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Beca No. 611242).

Este proyecto fue financiado por Fondos Sectoriales–SEP–S-3715, como responsable técnico es el Dr. David Douterlungne Rotsaert.



IPICYT

Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

Acta de Examen de Grado

El Secretario Académico del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., certifica que en el Acta 069 del Libro Primero de Actas de Exámenes de Grado del Programa de Maestría en Ciencias Ambientales está asentado lo siguiente:

En la ciudad de San Luis Potosí a los 28 días del mes de enero del año 2019, se reunió a las 17:00 horas en las instalaciones del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., el Jurado integrado por:

Dr. Joel David Flores Rivas	Presidente	IPICYT
Dra. Elisabeth Huber- Sannwald	Secretaria	IPICYT
Dr. David Douterlungne Rotsaert	Sinodal	IPICYT

a fin de efectuar el examen, que para obtener el Grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS AMBIENTALES

sustentó la C.

María del Carmen Ramírez Morales

sobre la Tesis intitulada:

Interacción humedad-suelo: filtro ecológico en el establecimiento de plántulas de cuatro especies de encinos mexicanos

que se desarrolló bajo la dirección de

Dr. David Douterlungne Rotsaert

El Jurado, después de deliberar, determinó

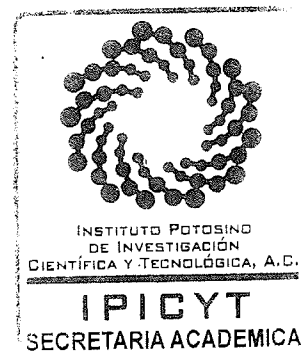
APROBARLA

Dándose por terminado el acto a las 18:43 horas, procediendo a la firma del Acta los integrantes del Jurado. Dando fe el Secretario Académico del Instituto.

A petición de la interesada y para los fines que a la misma convengan, se extiende el presente documento en la ciudad de San Luis Potosí, S.L.P., México, a los 28 días del mes de enero de 2019.

Mtra. Ivonne Lizette Cuevas Vélez
Jefa del Departamento del Posgrado

Dr. Horacio Flores Zúñiga
Secretario Académico



*A mis padres y hermanos,
el regalo increíble que la vida me concedió.*

Agradecimientos

Al Dr. David Douterlungne por su dirección, enseñanzas y recomendaciones para la realización de esta tesis. A mis asesores: Dra. Elisabeth Huber-Sannwald y Dr. Joel Flores, por las observaciones y consejos durante el desarrollo de este proyecto; especialmente por orientarme, apoyarme y por confiar en mí durante el proceso de la maestría.

Mi inmenso agradecimiento a mis padres, por su amor y apoyo incondicional durante esta etapa y en cada decisión que elijo, por haberme dado una hermosa familia que es mi gran fortaleza. A mis hermanos: Maricela, Blanca, Guillermina, Jesús y Guillermo; que a pesar de la distancia siempre me han ayudado y motivado.

A los técnicos M.C. Alejandra Colunga y M.C. Juan Pablo Rodas por su ayuda en el laboratorio.

A mi equipo y amigos Sandra, Rosaura, Max, Cynthia y Elizandro; por su ayuda técnica, consejos y cariño durante la realización de este proyecto.

A mis amigos de generación y nueva familia: Andrea, Claudia, Edgar, Francisco, Iván, Juanjo, Mónica, Ricardo, Sandra y Saúl; por su apoyo, enseñanzas y amistad sincera bajo cualquier circunstancia.

Al equipo Freyas UF, por las experiencias que me regaló durante mi estancia en San Luis. Principalmente a Elsa, Jeny y Silvia por su amistad, alegría y motivación durante esta periodo.

A Sandra, Denisse, Sandra R., Estela y Lupita, por su confianza, consejos y apoyo a distancia.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca de posgrado otorgada (Beca No. 611242).

Agradezco profundamente a la vida por esta etapa llena de aprendizajes, por las personas, situaciones y retos que puso en mi camino que me ayudaron a crecer académicamente y emocionalmente.

Contenido

	i
Agradecimientos	vi
Contenido	vii
Lista de tablas	ix
Lista de figuras	x
Resumen	xiii
Abstract	xiv
1. Introducción	1
1.1 <i>Los bosques de encino</i>	1
1.2 <i>Factores principales que afectan el establecimiento de encinos</i>	2
1.3 <i>Humedad del suelo para el establecimiento de encinos: Respuestas morfofisiológicas</i>	4
1.4 <i>Restauración de paisajes antropogénicos</i>	6
2. Hipótesis	8
3. Objetivos	9
3.1 <i>General</i>	9
3.2 <i>Particulares</i>	9
4. Metodología	10
4.1 <i>Sitio de estudio</i>	10
4.2 <i>Selección y manejo de encinos</i>	12
4.3 <i>Gradiente de humedad</i>	14
4.4 <i>Diseño experimental</i>	14
4.6 <i>Medición de Variables</i>	16
4.6.1 <i>Variables edáficas</i>	16
4.6.2 <i>Variables morfofisiológicas</i>	16
4.7 <i>Análisis estadísticos</i>	17
5. Resultados	19

5.1	<i>Caracterización de los suelos</i>	19
5.2	<i>Contenido de humedad de las bellotas</i>	20
5.3	<i>Emergencia</i>	21
5.3.1	Comparación de especies de <i>Quercus</i>	21
5.3.2	Comparación entre tratamientos de suelo y humedad	21
5.3.3	Interacción entre suelo y humedad	23
5.3.4	Interacción humedad, suelo y especie	24
1.1	<i>Crecimiento</i>	25
1.1.1	Impacto de la humedad y suelo	26
1.2	<i>Variables morfológicas</i>	27
1.2.1	Impacto de la humedad y suelo	28
1.2.2	Impacto de la interacción humedad, suelo y especie	30
1.3	<i>Supervivencia</i>	32
1.3.1	Impacto de la humedad y suelo	33
2.	Discusión	36
2.1	<i>Emergencia y supervivencia de plántulas</i>	36
2.2	<i>Respuestas morfológicas</i>	38
2.3	<i>Implicación en el ensamblaje de comunidades y la restauración ecológica de encinares</i>	40
3.	Conclusiones	42
	Referencias	43
	Anexos	53

Lista de tablas

- Tabla 1.** Características de las especies de estudio (Bonner & Vozzo, 1987; Valencia, 2004; Sábas-Rosales *et al.*, 2015; Pérez Mojica & Valencia-A., 2017). 13
- Tabla 2.** Variables edáficas de estudio y su método correspondiente. 16
- Tabla 3.** Caracterización fisicoquímica de tres suelos resultantes de diferentes usos de suelo en la Sierra de Álvarez de San Luis Potosí. 19
- Tabla 4.** Días en disminuir la humedad del suelo a 10% del nivel promedio de humedad de las tres primeras horas después de cada riego. 20
- Tabla 5.** Promedio del peso y porcentaje de humedad (\pm desviación estándar) de las bellotas de encinos rojos (sección *Lobatae*) y blancos (sección *Quercus*). 20
- Tabla 6.** Regresión mínima adecuada de la biomasa de raíz en función de humedad, suelo y especie. 29
- Tabla 7.** Resultados del análisis de Partición de la varianza en función de especie, humedad y suelo. 30
- Tabla 8.** Plasticidad relativa de las especies de estudio calculando la diferencia relativa entre el valor máximo y mínimo de acuerdo al rasgo. 31

Lista de figuras




- Figura 1.** Ubicación del tepetate en el paisaje en México (De Etchevers *et al.*, 2006). 4
- Figura 2.** Sitio de estudio. A. Ubicación del sitio, B. Tipos de suelo en el paisaje. 11
- Figura 3.** Diseño de los bloques y ubicación de las especies de encinos en las unidades experimentales. Especies de estudio Q1: *Quercus castanea*, Q2: *Quercus mexicana*, Q3: *Quercus resinosa*, Q4: *Quercus sartorii*. Las cucharitas coloreadas en las bolsas marcan el tratamiento de humedad. 16
- Figura 4.** Contenido de agua por tipo de suelo durante 110 días. Líneas verticales representan los momentos de aplicación del riego (cada 7 días). Cantidad de agua aplicada:  = saturado (300 ml/semana),  = intermedio (150 ml/semana),  = sequía (50 ml/semana). 20
- Figura 5.** Curvas Kaplan-Meier de la probabilidad de emergencia de *Quercus castanea*, *Q. mexicana*, *Q. resinosa* y *Q. sartorii* en un experimento de riego en invernadero. Letras no compartidas indican diferencias estadísticas entre especies (Tukey, $P < 0.05$). 21
- Figura 6.** Curvas Kaplan-Meier de la probabilidad de emergencia por tratamiento de riego en un experimento en vivero. Saturado = 300 ml, intermedio = 150 ml, sequía = 50 ml. Letras no compartidas indican diferencias estadísticas entre especies (Tukey, $P < 0.05$). 22
- Figura 7.** Curvas Kaplan-Meier de la probabilidad de emergencia por tipo de suelo en un experimento de riego en vivero con cuatro especies de encino. Letras no compartidas indican diferencias estadísticas entre especies (Tukey, $P < 0.05$). 23
- Figura 8.** Porcentaje de emergencia de plántulas de encino bajo tres regímenes de riego y en tres suelos (* = $P < 0.05$, NS = No significativo; Prueba de Rangos Logarítmicos). 24

Figura 9. Porcentaje de emergencia acumulada (en 150 días) de acuerdo a los tratamientos de suelo, humedad y especie (* = $P < 0.05$, NS = No significativo; Prueba de Rangos Logarítmicos). 25

Figura 10. Box plot de biomasa total de las especies de encino después de 21 semanas de crecimiento en vivero. Letras no compartidas indican diferencias estadísticas entre especies (Tukey, $P < 0.05$). 25

Figura 11. Box plots de la biomasa total (gramos) de las especies de encino de estudio (después de 21 semanas de crecimiento) considerando tratamientos de humedad y tipo de suelo. 27

Figura 12. Área foliar y área foliar específica (SLA, cm^2g^{-1}) de las especies de encino. Letras no compartidas indican diferencias estadísticas entre especies (Tukey, $P < 0.05$). 27

Figura 13. Box plot de efecto de la humedad en el área foliar (mm^2) y área foliar específica (SLA, cm^2g^{-1}). Letras no compartidas indican diferencias estadísticas entre especies (Tukey, $P < 0.05$). 28

Figura 14. Box plots de efecto del tipo de suelo en el área foliar y área foliar específica (SLA, cm^2g^{-1}) en tres diferentes encinos. Letras no compartidas indican diferencias estadísticas entre especies (Tukey, $P < 0.05$). 29

Figura 15. Asignación de biomasa relativa (gramos) después de 21 semanas de crecimiento entre diferentes suelos y tres regímenes de riego. 30

Figura 16. Asignación de biomasa relativa (gramos) bajo diferentes tratamientos de tipo de suelos y niveles de humedad en cuatro especies de encinos. 32

Figura 17. Curvas Kaplan-Meier con la probabilidad de supervivencia de *Quercus castanea*, *Q. mexicana*, *Q. resinosa* y *Q. sartorii*. Letras no compartidas indican diferencias significativas entre especies (Tukey, $P < 0.05$). 33

Figura 18. Probabilidad de supervivencia por nivel de humedad aplicada. Letras no compartidas indican diferencias estadísticas entre especies (Tukey, $P < 0.05$). 33

Figura 19. Probabilidad de supervivencia por tipo de suelo. Letras no compartidas indican diferencias significativas entre especies (Tukey, $P < 0.05$). 34

Figura 20. Prueba de Bonferroni de mortalidad promedio por efecto de la interacción humedad y suelo. Letras no compartidas indican diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA; $P < 0.05$). 35

Figura 21. Registros de WUE en plántulas de *Quercus resinosa*. Cada panel representa una hoja de la plántula, los puntos son registros. 53

Figura 22. Diferencias de las diferentes viables fisiológicas entre tratamientos. Foto = tasa fotosintética, sto = conductancia estomática, trans = tasa de transpiración, WUEi = uso eficiente del agua intrínseca. (ANOVA, * = $P < 0.05$, NS = No significativo). 54

Resumen

Interacción humedad–suelo: filtro ecológico en el establecimiento de plántulas de cuatro especies de encinos mexicanos

Los encinos (*Quercus*, familia Fagaceae) son de gran importancia ecológica y económica a nivel mundial. Se distribuyen ampliamente en diferentes ecosistemas, en México siendo San Luis Potosí uno de los estados con mayor número de especies. Los encinos presentan baja tasa de regeneración natural debido a la conversión de bosques en terrenos agrícolas y ganaderos. En consecuencia, se pierde cobertura vegetal, se disminuye la humedad del suelo y se limita el establecimiento de nuevas plántulas. Como resultado existen paisajes mosaico con una heterogeneidad de usos antropogénicos. En este experimento de invernadero se determinó si existen diferencias en el establecimiento de plántulas de *Quercus castanea*, *Q. mexicana*, *Q. resinosa* y *Q. sartorii* (360 bellotas por especie) en diferentes condiciones de humedad (50, 150 y 300 ml semana) y suelos (forestal, pastizal y tepetate) bajo un diseño de bloques al azar. La humedad resultó tener diferentes impactos en el establecimiento de las plántulas de acuerdo al tipo de suelo y especie. Aunque en todos los suelos, una baja humedad redujo la emergencia y supervivencia de las cuatro especies, el tepetate con 50 ml semana⁻¹ fue el único tratamiento donde las bellotas no emergieron. Las plántulas de *Q. castanea* y *Q. mexicana* fueron más tolerantes a cambios de humedad, porque presentaron alto porcentaje de supervivencia y no se encontraron diferencias en su mortalidad por la interacción de la humedad y suelo. Dicha interacción también modificó las variables morfológicas (área foliar, área foliar específica y asignación de biomasa) de las cuatro especies. Por lo que, la generación de conocimiento a esta escala, considerando la variabilidad de suelo y precipitaciones, puede ser una gran herramienta para la restauración de paisajes antropogénicos.

Palabras clave: emergencia de plántulas, *Quercus*, restauración, supervivencia de plántulas.

Abstract

Moisture-soil relationships: ecological filter in the establishment of seedlings of four species of Mexican oaks

The oaks (*Quercus* spp, family Fagaceae) are of great ecological and economic importance worldwide. They are widely distributed in different ecosystems, in Mexico one of the States with the largest number of species being San Luis Potosí. The oaks have a low rate of natural regeneration due to the conversion of forests into agricultural and livestock lands. Consequently, vegetation cover is lost, the soil moisture is decreased and the establishment of new seedlings is limited. As a result, there are mosaic landscapes with heterogeneity of anthropogenic uses. In this greenhouse experiment it was determined if there were differences in the establishment of *Quercus castanea*, *Q. mexicana*, *Q. resinosa* and *Q. sartorii* (360 acorns per species) seedlings in different moisture conditions (50, 150 and 300 ml week) and soils (forest, grassland and tepetate) under a randomized block design. The moisture was found to have different impacts on the establishment of the seedlings according to the type of soil and species. Although in all the soils, low moisture reduced the emergence and survival of the four species, the tepetate with 50 ml week⁻¹ was the only treatment where the acorns did not emerge. Seedlings of *Q. castanea* and *Q. mexicana* were more tolerant to changes in moisture, because they presented a high percentage of survival and no differences were found in their mortality due to the interaction of moisture and soil. This interaction also modified the morphological variables (leaf area, specific leaf area and biomass allocation) of the four species. Therefore, the generation of knowledge on this scale, considering the variability of soil and rainfall, can be a great tool for the restoration of anthropogenic landscapes.

Key words: emergence of seedlings, *Quercus*, restoration, survival of seedlings.

1. Introducción

1.1 Los bosques de encino

Los bosques templados nos brindan importantes servicios y bienes: servicios de aprovisionamiento como recursos maderables para la construcción, leña y de uso medicinal (Foley *et al.*, 2005; FAO, 2016a); servicios de regulación que incluyen la fijación de carbono, conservación de los suelos y regulación de la temperatura (FAO, 2012, 2016b); servicios de soporte tales como la regulación del ciclo hidrológico y el mantenimiento de la biodiversidad (Ghimire *et al.*, 2014; FAO, 2016a), así como servicios culturales proporcionando identidad cultural y religiosa, incluso beneficios utilitario y recreativo (Shvidenko *et al.*, 2005; Daye & Healey, 2015).

Dentro de los bosques templados se encuentran los bosques de encinos (Fagaceae: *Quercus*). La familia de las Fagáceas está conformada por nueve géneros; en México se encuentran *Castanea*, *Fagus* y *Quercus* (Vázquez-Villagrán, 2000). El género *Quercus* es considerado el más importante con aproximadamente 450 especies en el mundo (Manos *et al.*, 1999). Se distribuyen a lo largo del hemisferio norte: en Europa, al sureste de Asia y noreste de África; y en el norte del continente americano. En este último se distribuyen desde Canadá hasta Colombia, México es considerado un centro de diversidad y es el país con mayor riqueza, contando con aproximadamente 161 especies (Valencia, 2004).

En el territorio mexicano presentan mayor distribución las secciones *Lobatae* (encinos rojos) y *Quercus* (encinos blancos) (Manos *et al.*, 1999; Valencia, 2004), se encuentran en las Sierras Madre Oriental, Occidental, del Sur y Eje Neovolcánico Transversal (Vázquez-Villagrán, 2000). A nivel estatal, San Luis Potosí ocupa el segundo lugar en México en cuanto a riqueza de encinos, con aproximadamente 46 especies (Sabás-Rosales *et al.*, 2015). La mayor diversidad de especies de encinos se presenta en bosques templados, con aproximadamente 43 especies en Sierra de Álvarez y Sierra de la Trinidad (Rzedowski, 1978; Sabás-Rosales *et al.*, 2015). La heterogeneidad ambiental y de condiciones ecológicas de San Luis Potosí permite una amplia distribución de encinos. (Sabás-Rosales *et al.*, 2015).

Los bosques de encino se distribuyen ampliamente en México, ocupando el 5.5% de la superficie del país. Los encinares presentan una estrecha relación con los bosques de

pino y cubren en su conjunto aproximadamente el 13.7% de la superficie de México (Álvarez-Zúñiga *et al.*, 2010). Sin embargo, es un sistema perturbado por actividades antropogénicas, debido a la extracción de recursos (no)maderable y la conversión de tierras forestales a terrenos agrícolas y ganaderos (Bonfil, 2006; Sabás-Rosales *et al.*, 2015). Este cambio de uso de suelo (CUS) afecta gravemente los suelos forestales, provocando problemas de erosión y pérdida de nutrientes (nitrógeno, fósforo, azufre) y biota, afectando la evaporación directa de la superficie y la cantidad de humedad del suelo disponible para las plantas (Benayas *et al.*, 2005; Murray *et al.*, 2012; Perkins *et al.*, 2014). Por lo que, el CUS es considerado el principal motor de cambio en la estructura de la vegetación forestal, ya que puede afectar hasta nueve veces más que los efectos del cambio climático (Ostberg *et al.*, 2015). En México, de 1970 a 1995 se observó una disminución del 20% de la cobertura de los bosques de encinos (Challenger, 1998) y se estimó que la deforestación neta anual fue de 9 mil ha por año (CONAFOR, 2014).

Como consecuencia, aproximadamente el 20% de las especies de encinos que se distribuyen en San Luis Potosí se encuentra en alguna categoría de riesgo (Oldfield & Eastwood, 2007; Sabás-Rosales *et al.*, 2015). Por lo tanto, es relevante el estudio de encinos para la conservación y manejo de recursos forestales.

1.2 Factores principales que afectan el establecimiento de encinos

Se ha reportado una deficiente regeneración para mantener los encinares a largo plazo, debido a la baja tasa de establecimiento de las plántulas (Bonfil, 1998; Zavala-Chávez, 2001). Incluso, se ha observado un dominio de especies pioneras que compiten con los encinos, desencadenando interrupción de la sucesión natural (Acácio *et al.*, 2007; Ibáñez *et al.*, 2017).

Una variedad de factores naturales y antropogénicos afectan la regeneración de los encinos (Bonfil & Soberón, 1999; Zavala, 2001). Los factores naturales son: la presencia de diversos patógenos que atacan la madera o las bellotas como hongos (*Ciboria* spp., *Epicoccum* spp., *Fusarium* spp.) (Bonner & Vozzo, 1987); escarabajos (*Curculio* spp., *Conotrachelus* spp.) y polillas (*Cydia* spp., *Valentinia* spp.) (Bonner & Vozzo, 1987; Maeto & Ozaki, 2003); así mismo, se ha reportado que ratones (*Peromyscus* spp.) y conejos

(*Sylvilagus* spp.) comen o dañan las bellotas y las plántulas (Ostfeld *et al.*, 1996; Bonfil & Soberón, 1999; Zavala, 2001).

Sin embargo, las mayores amenazas que restringen el reclutamiento de encinos son la deforestación y el CUS, principalmente por actividades ganaderas y agrícolas (Zavala-Chávez, 2001; FAO, 2012). El paisaje forestal se fragmenta, lo cual limita la dispersión natural de semillas; debido a una disminución de las poblaciones de animales dispersores nativos, debido al desmonte intencional en caso de incendio provocado y degradación constante del hábitat (Saunders *et al.*, 1991; Bolger *et al.*, 1997).

En **suelos agrícolas** abandonados se ha observado una deficiencia de semillas arbóreas (Molinillo *et al.*, 1997), así como una disminución en el contenido de materia orgánica y en el nitrógeno mineral, lo cual limita la captación de nutrientes en plántulas (Richter *et al.*, 2000; Bonfil, 2006). También se reduce el contenido de agua en el suelo, el cual es un recurso indispensable para conservar el equilibrio hídrico de las plantas y la absorción de nutrientes del suelo (Lambers *et al.*, 2008; Murray *et al.*, 2012; FAO, 2016b;).

Adicionalmente, en el caso de **suelos ganaderos**, la compactación por el pisoteo de los animales limita la regeneración forestal (García-Ruiz *et al.*, 2015). La compactación provoca mayor escorrentía y por ende, menor disponibilidad de humedad, así también aumento de la erosión del suelo y pérdida de nutrientes (principalmente nitrógeno, fósforo y azufre) debido a la disminución de microfauna y microorganismos que ayudan al ciclaje y regulación de nutrientes (Benayas, 2007; Vose *et al.*, 2011; Murray *et al.*, 2012;).

Zavala (2001) menciona que se desconocen las características de los suelos que favorecen o no el establecimiento de encinos mexicanos. Un caso de un suelo poco estudiado es el tepetate, el cual es descrito como una capa endurecida en suelos formados de materiales de origen volcánico o sedimentario, con escaso contenido de materia orgánica y nutrientes (nitrógeno y fósforo) y poca macroporosidad, lo cual limita el desarrollo de las raíces y restringe la absorción de agua (Etchevers *et al.*, 2006). El tepetate es considerado un horizonte producto de la erosión por efecto de la agricultura (Etchevers *et al.*, 2006; Pajares-Moreno *et al.*, 2010). Se ha documentado que existen bosques de encinos en tepetate (Etchevers *et al.*, 2006; Pajares-Moreno *et al.*, 2010) (Figura 1. **Ubicación del tepetate en el paisaje en México (De Etchevers *et al.*, 2006).**

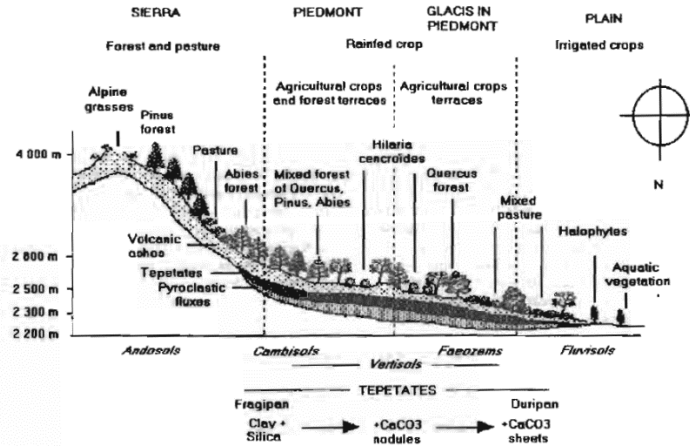


Figura 1. Ubicación del tepetate en el paisaje en México (De Etchevers *et al.*, 2006).

Por otro lado, es insuficiente la información sobre el efecto de la humedad en suelos derivados de usos antropogénicos en etapas iniciales de encinos, es decir, germinación, emergencia, supervivencia y crecimiento inicial (Bonfil & Soberón, 1999; Zavala, 2001); por lo que es fundamental la comprensión sobre la relación suelo–encino (Horton, 1933; Tyagi *et al.*, 2013; FAO, 2016b). El conocimiento de dicha relación ayudará a entender su dinámica ecológica, así como conocer potenciales nichos de regeneración, permitiendo el desarrollo y optimización de planes de reforestación y/o restauración futura.

1.3 Humedad del suelo para el establecimiento de encinos: Respuestas morfofisiológicas

Existen diferentes estudios sobre la respuesta a la sequía en plántulas de encino con dos a tres años de edad, principalmente en ambientes áridos, en los cuales se analiza el efecto del estrés hídrico (*i.e.* estrés debido a la escasez de agua o por elevada salinidad del suelo (Lambers *et al.*, 2008)) sobre diferentes rasgos funcionales y/o morfológicos (Long & Jones, 1996; Cavender-Bares & Bazzaz, 2000; Baquedano & Castillo, 2006; Mancilla-Leytón *et al.*, 2016; Ramírez-Valiente & Cavender-Bares, 2017). Los rasgos funcionales son rasgos morfofisiológicos adaptables que influyen en el estado físico de la planta a

través de sus efectos sobre el crecimiento, la reproducción y la supervivencia (Violle *et al.*, 2007).

Plántulas de diferentes especies de *Quercus*, que se encuentran en ambientes áridos, presentan distintas estrategias para tolerar el estrés hídrico y reducir la pérdida de agua, como baja conductancia estomática, alta eficiencia en el uso del agua (Cavender-Bares & Bazzaz, 2000; Donovan *et al.*, 2000; Carevic *et al.*, 2010;), pérdida de pigmentos de las hojas (clorofila) (Baquedano & Castillo, 2006; Valladares & Sánchez-Gómez, 2006), lento crecimiento (Long & Jones, 1996; De la Riva *et al.*, 2014;), mayor densidad de la madera del tallo (Greenwood *et al.*, 2017) y adaptaciones morfológicas foliares (Valladares & Sánchez-Gómez, 2006; Ramírez-Valiente & Cavender-Bares, 2017).

Los rasgos de las hojas han sido ampliamente estudiados porque son clave en la asimilación de carbono, las relaciones hídricas y en el equilibrio energético de las plantas (Toledo-Aceves *et al.*, 2017). Los cambios en la morfología de las hojas ante estrés hídrico son reducción en el tamaño (Aguilar-Romero *et al.*, 2017), en el área foliar específica (SLA: Specific Leaf Area), menor grosor (Ramírez-Valiente & Cavender-Bares, 2017) y abscisión foliar (De la Riva *et al.*, 2014). Dichas características están relacionadas al balance costo–beneficio de las plantas respecto a inversiones energéticas para obtener agua y nutrientes; ya que en temporada de sequía la producción y mantenimiento de hojas pueden ser costoso porque la transpiración aumenta en proporción al área de la hoja (Lambers *et al.*, 2008; Aguilar-Romero *et al.*, 2017; Ramírez-Valiente & Cavender-Bares, 2017)

Dadas estas diferencias ante el estrés hídrico, su comprensión requiere de experimentos tanto *in situ* como en condiciones controladas. Por ejemplo, Fotelli y colaboradores (2000) estudiaron la actividad estomática, el crecimiento y la fenología en plántulas en condiciones de invernadero. Aplicaron riego a capacidad de campo y simulación de sequía (8% SWC: soil water content) y encontraron que las plantas en suelos más húmedos (+20% SWC) desarrollaron mayor área foliar y número de hojas, así como mayor altura que las plantas bajo tratamientos de sequía. *Quercus macrolepis* fue la especie más tolerante a la sequía, debido a que produjo más raíces finas para extender su área de absorción de agua y sostuvo la conductancia estomática más alta en condiciones de sequía.

Las respuestas al estrés hídrico varían también entre las diferentes especies del género *Quercus*. Como *Q. ilex* y *Q. coccifera*, llamadas “*water-spenders*” debido a que conservan el agua durante períodos secos pero no durante los de mayor humedad. Dichas especies presentaron diferencias en las estrategias bajo tratamientos de sequía; *Q. coccifera* presentó mayor biomasa de raíces (26–29%) en comparación de *Q. ilex* (3–8%) (Baquedano & Castillo, 2006). Incluso la disponibilidad de agua es importante en la etapa adulta. Por ejemplo, en *Q. ilex* la baja disponibilidad de agua es la razón principal del aborto prematuro de los frutos que ocurre en el inicio del desarrollo de la semilla (Carevic *et al.*, 2010).

Con respecto a los encinos de Norteamérica, se describe que en la etapa de plántula son tolerantes en condiciones de baja humedad, pero se desconocen los mecanismos o como este efecto puede variar en diferentes suelos y especies de encinos (Loftis & McGee, 1993; Zavala-Chávez, 2001).

1.4 Restauración de paisajes antropogénicos

Las modificaciones por el CUS, afectan el balance energético e hídrico, en escala local y global, debido a la pérdida de cobertura vegetal (Perkins *et al.*, 2014; Newbold *et al.*, 2015). Así mismo, se crean paisajes mosaico con una heterogeneidad de sustratos (Richter *et al.*, 2000), tal como se observa en diferentes áreas de la Sierra de Álvarez, San Luis Potosí.

Dicha heterogeneidad se genera por las diferentes características físicas y químicas del suelo, por lo que la humedad retenida, varía según el tipo de sustrato y su historial de uso (FAO, 2009). Esta diversidad ambiental y la heterogeneidad de hábitat de encinos, puede generar diferentes nichos de regeneración (*i.e.* los requerimientos para una alta probabilidad de éxito de reemplazo de un individuo maduro por un nuevo individuo maduro de la generación siguiente), *por ende* mayor riqueza de encinos en un paisaje con disturbio intermedio (Grubb, 1977; Aguilar-Romero *et al.*, 2016).

Las diferentes propiedades de suelo, condiciones ambientales y la topografía definen en parte la distribución de la comunidad de encinares en México (Mayfield *et al.*, 2010; Aguilar-Romero *et al.*, 2016). Por ejemplo, en las partes bajas y medias del gradiente

altitudinal de la Sierra de Álvarez, donde hay alta temperatura y condiciones secas, dominan las especies pioneras de menor tamaño, hojas coriáceas y caducifolias (Flores-Cano, 2007).

Sin embargo, la mayoría de los trabajos sobre la regeneración de plántulas se enfocan en bosques conservados o en ecosistemas tropicales (Zavala-Chávez, 2001; Bonfil, 2006). Esta escasa información y el incremento en la fragmentación de los hábitats por actividades antrópicas, proyectan una necesidad de estudios en dicho enfoque para determinar si se origina diversidad de rasgos funcionales de las plantas (Mayfield *et al.*, 2010).

La regeneración natural en paisajes antropogénicos es limitada, por lo que la restauración ecológica juega un papel importante en re-establecer dichos ecosistemas degradados (SER, 2004). Para lograr que este proceso sea eficaz y efectivo, es fundamental conocer las respuestas funcionales y productividad de las especies vegetales en estos paisajes mosaico, tanto *in situ* como en condiciones controladas (invernadero).

Asimismo, dichos estudios con encinos nativos permitirá seleccionar mejor las especies para reforestar de acuerdo a la dinámica sucesional, sus rasgos funcionales y características del sitio a reforestar (SER, 2004; Flores-Cano, 2007). Igualmente, para que en la reforestación se reduzcan costos, es importante orientar trabajos con el uso de bellotas y evitar el trasplante de plántulas.

2. Hipótesis

Suelos derivados de diferentes usos antropogénicos presentarán distintos grados de retención de humedad por lo que los encinos tendrán distintas tasas de establecimiento.

De acuerdo a la especie y el estado inicial de vida los encinos presentarán diferentes requerimientos hídricos.

3. Objetivos

3.1 General

Comparar en invernadero la supervivencia y desarrollo de plántulas de cuatro especies de *Quercus* bajo diferentes condiciones de humedad en sustratos derivados de distintos usos de suelo.

3.2 Particulares

1. Evaluar la supervivencia de cuatro especies de *Quercus*, en suelos de bosque, tepetate y pastizal inducido en un gradiente de humedad en invernadero.
2. Comparar las respuestas morfológicas (área foliar, área foliar específica y asignación de biomasa) de las plántulas de encino en suelos de bosque, tepetate y pastizal, al someterse a un gradiente de humedad en invernadero.
3. Evaluar la relación entre sustratos, gradiente de humedad y establecimiento de encinos.

4. Metodología

4.1 Sitio de estudio

En 2018 se colectaron suelos de bosque (forestal), tepetate (zona degradada sin vegetación) y pastizal inducido (siembra de pasto) en la Unidad de Manejo Ambiental “La Laguna” (21°58'29.4" N; 100°34'24.9" O), en el municipio de Zaragoza, San Luis Potosí. Se recolectaron con pala aproximadamente los primeros 15 cm del suelo y se transportaron en costales, en el caso del pastizal se quitó el pasto. Se eligió el sitio debido a que hospeda un bosque de encino, en el cual colinden los suelos de bosque, de pastizal (por efecto de la ganadería) y tepetate como resultado de erosión (Figura 2. **Sitio de estudio. A. Ubicación del sitio, B. Tipos de suelo en el paisaje.**

El municipio de Zaragoza se encuentra a 1970 msnm, presenta un clima semiseco templado y seco templado, con una temperatura que oscila de 14–20°C y un rango de precipitación anual de 300–700 mm. Presenta roca ígnea extrusiva (riolita–toba ácida y riolita) y roca sedimentaria (caliza y caliza–lutita). Los suelos que predominan son de tipo leptosol, phaeozom, luvisol y cambisol (INEGI, 2009).

Los *leptosoles* son suelos minerales poco profundos, la materia parental son varios tipos de roca con menos del 10% de tierra fina. Los *phaeozoms* suelos oscuros ricos en materia orgánica. Los *luvisoles* son suelos minerales de una amplia variedad de material parental no consolidados. Y los *cambisoles* son suelos de materiales de textura media y fina derivados de una amplia gama de rocas (FAO, 2001; Chesworth, 2008).

Igualmente, en Zaragoza se localiza parte de la Sierra de Álvarez, la cual es considerada como Región Terrestre Prioritaria por la SEMARNAT (Arriaga *et al.*, 2009). La vegetación que se encuentra es matorral (37.5%), bosque (36.9%) y pastizal (12.6%) (INEGI, 2009). Los principales usos de suelo en la localidad son la agricultura (12.8%) y ganado caprino (INEGI, 2009), así mismo, la producción de carbón es a partir de encinos, especialmente de *Quercus affinis*, *Q. castanea* y *Q. candicans* (INEGI, 2014).

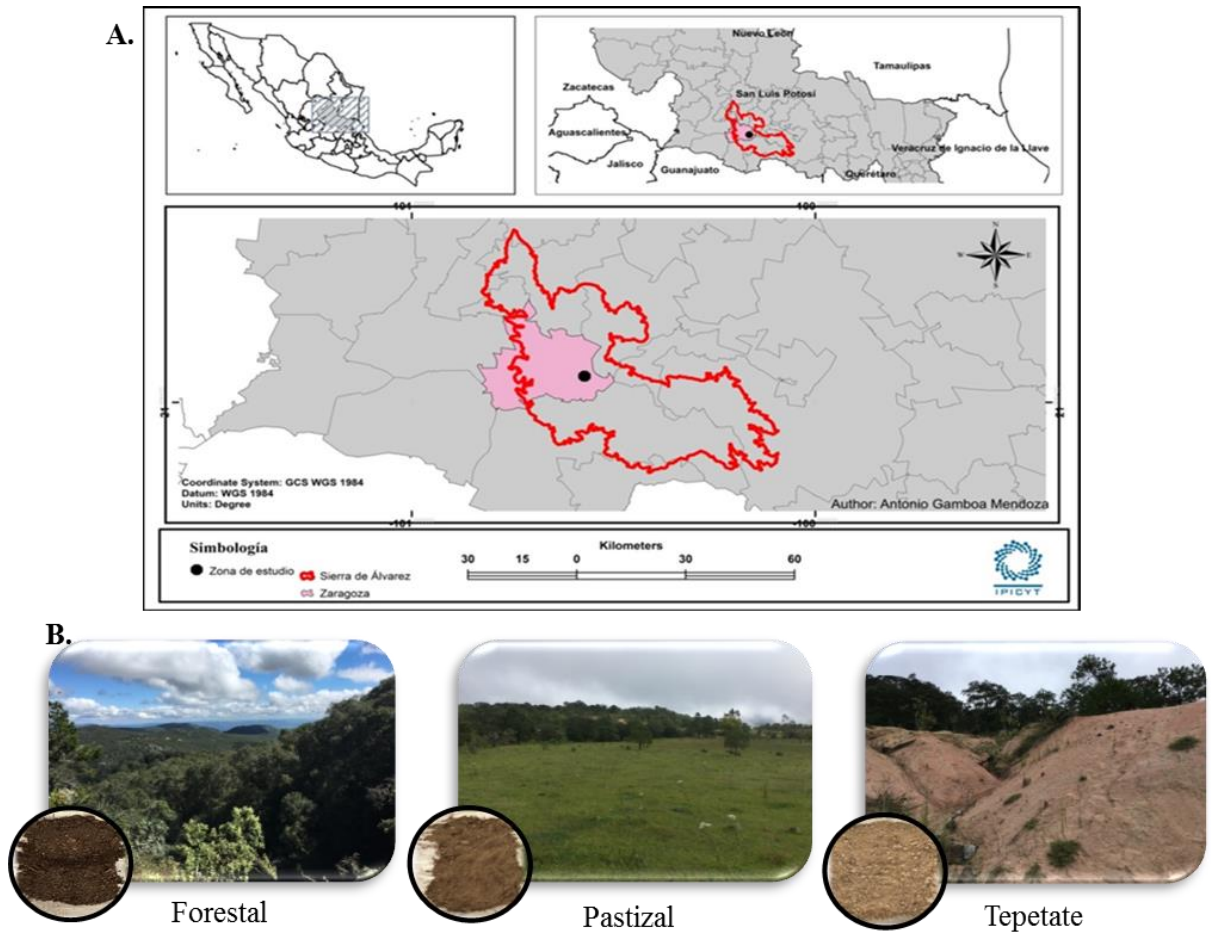


Figura 2. Sitio de estudio. A. Ubicación del sitio, B. Tipos de suelo en el paisaje.

La Sierra de Álvarez tiene una extensión de 2265 km² y se encuentra al sureste del estado de San Luis Potosí. Forma parte de los municipios de Armadillo de los Infante, Cerro de San Pedro, Ciudad Fernández, Rio Verde, San Nicolás Tolentino, Santa María del Río, Villa de Hidalgo y Zaragoza (CONABIO, 1989; Zavala-Chávez & García-Sánchez, 1999).

El clima que predomina es semiárido, templado, con lluvias en verano y temperatura media anual entre 12°C y 18°C (BS₁kw). La precipitación promedio anual es de 566 mm. El tipo de suelo que predomina es leptosol lítico, el cual es un suelo somero, limitado en profundidad por una roca dura continua o por una capa continua cementada dentro de una profundidad de 10 cm a partir de la superficie (CONABIO, 1989).

El principal ecosistema es templado y la vegetación que predomina son los bosques de encino (38%) y los bosques de pino (15%), se localizan en sustratos ígneo y sedimentario (Zavala-Chávez & García-Sánchez, 1999).

4.2 Selección y manejo de encinos

Las especies que se eligieron para este estudio fueron *Quercus castanea*, *Q. mexicana*, *Q. sartorii* y *Q. resinosa*. Se seleccionaron estas especies debido a que comparten hábitat en el bosque templado y se distribuyen ampliamente en México, de manera particular en la Sierra de Álvarez, San Luis Potosí (Sábas-Rosales *et al.*, 2015); igualmente, porque hubo disponibilidad de bellotas en el año de colecta (2017) de dichas especies. Asimismo, son representativas de dos secciones de *Quercus* de México, *Lobatae* (encinos rojos) y *Quercus* (encinos blancos), por lo tanto presentan características distintas en sus semillas tales como: composición química de sus reservas de alimento almacenado y grado de latencia, entre otras (Tabla 1). Incluso, es escaso o nulo el conocimiento sobre el establecimiento y supervivencia de estas especies.





La colecta de bellotas de las cuatro especies (*Q. castanea*, *Q. mexicana*, *Q. resinosa* y *Q. sartorii*), se realizó en septiembre y octubre en diferentes puntos de Sierra de Álvarez, todos cercanos al sitio donde se colectaron los suelos. Se eligieron árboles adultos de *Q. castanea* y *Q. mexicana*, en los cuales se obtuvieron bellotas maduras de ellos. En el caso de *Q. resinosa* y *Q. sartorii*, se colectaron las bellotas que se encontraban en el suelo bajo los árboles maduros. Los métodos distintos de colecta se debieron a que *Q. resinosa* y *Q. sartorii* fructificaron antes de *Q. castanea* y *Q. mexicana*. Se colocaron las semillas en bolsas de polietileno, las cuales fueron preservadas en refrigeración a 4°C para evitar la pérdida de humedad y retrasar el proceso de germinación.

Para excluir las semillas no viables se aplicó la prueba de flotabilidad (Flores-Cano *et al.*, 2012), al pasar dicha prueba, se eligieron 360 semillas de cada especie, las cuales, antes de la siembra fueron prehidratadas durante 24 h en cubetas con agua a temperatura ambiental (Castro-Colina *et al.*, 2012).

Para conocer el contenido de humedad de las semillas prehidratadas al momento de sembrar, se eligieron al azar 15 bellotas por especie, se pesó y rotuló cada bellota, después se colocaron a 60°C por 72 h y se registró el peso seco de cada semilla.

Cabe mencionar que algunas semillas de *Q. resinosa* presentaban radícula al momento de sembrar, debido a que algunas especies de encinos no presentan latencia (Bonner & Vozzo, 1987).

Tabla 1. Características de las especies de estudio (Bonner & Vozzo, 1987; Valencia, 2004; Sábas-Rosales *et al.*, 2015; Pérez Mojica & Valencia-A., 2017).

		<i>Q. castanea</i>	<i>Q. mexicana</i>	<i>Q. sartorii</i>	<i>Q. resinosa</i>
					
Sección		<i>Lobatae</i> (encinos rojos)			<i>Quercus</i> (encinos blancos)
Bellota	Latencia	Con latencia			Sin latencia
	Principal reserva	Carbohidratos			Lípidos
	Porcentaje de humedad	40–50%			30–40%
	Tamaño Largo x ancho (mm)	6–20 x 8–13	9–19 x 8–12	11.5–13 x 7–10	15–35 x 15–30
Altura árbol (m)		5–15	3–5	8–15	6 – 17
Tipo de hábitat¹		BT [P, PE, E, EP], MX[S], PI	BT [P, PE, E, EP], MX[C]	BTC, BMM, BT [P, PE, E, EP], BTP [MS, PA], MX[S], P [PI, PN]	BTC, P [PI, PN], VG
Tipo de clima²		(A)C(fm), BS0kw(x´), BS1hw, C(w0)	BS1hw, C(m)(w), C(w0)	(A)C(fm), BS1hw, C(m)(w), C(w0)	(A)C(fm), BS0kw(x´), C(m)(w)
Altitud (msnm)		2000 – 3550	2230 – 3050	1000 – 2000	1300 – 2500

¹Tipo de hábitat: BMM: bosques mesófilos de montaña, BT: bosques templados de coníferas [P: pino, PE: pino–encino, E:encino, EP: encino–pino], BTC: bosques tropicales caducifolios, BTP: bosques tropicales perennifolios [MS: mediana subperennifolia, PA: palmar], MX: matorrales xerófilos [MC: chaparral, MS: submontano], P: pastizales, [PI: pastizal inducido, PN: pastizal natural], VG: vegetación de galería (Sabás-Rosales *et al.*, 2015).

²Tipo de clima: SEMICÁLIDOS: [(A)C(fm)]: húmedo, con lluvias en verano. SECOS: [BS0kw(x´)]: seco templado, con lluvias en verano; [BS1hw]: (semiseco), templado, con lluvias en verano. TEMPLADOS: [C(m)(w)]: húmedo, con lluvia en verano, [C(w0)]: subhúmedo con lluvias en verano (Sabás-Rosales *et al.*, 2015).

4.3 Gradiente de humedad

Las cantidades de riego por semana se determinaron con previos experimentos y simulan diferentes posibles precipitaciones en el municipio de Zaragoza en temporada de lluvia (SMN, 2010), cuando naturalmente germinan las bellotas. Con base en los registros de junio-septiembre (estación meteorológica 00024071, San Nicolás Tolentino) se definieron tres categorías que nombramos: saturado (300 ml/ corresponde a las lluvias entre junio y agosto), intermedio (150 ml/ septiembre y octubre) y sequía (50 ml/ noviembre a marzo).

El riego se aplicó cada séptimo día con recipientes de acuerdo a la categoría, se realizó de manera lenta para evitar que se saliera el agua por la parte superior de la bolsa. Para determinar la cantidad de humedad retenida por tipo de sustrato y riego aplicado, se colocaron sensores de humedad de suelo ECH₂O – EC3 (Decagon Devices, Inc. 2006) con registros cada 30 minutos durante seis meses.

4.4 Diseño experimental

Cada tipo de sustrato (forestal, tepetate o pastizal) se extendió y mezcló con el fin de homogeneizar sus condiciones, igualmente se secó para estandarizar los niveles de humedad. Posteriormente se llenaron las bolsas para invernadero con aproximadamente un litro de sustrato; el tamaño de la bolsa fue de 8.5 cm x 4.5 cm con orificios en el fondo para

el drenaje. Se colocaron las bolsas en piso de grava, el cual evita encharcamiento debajo de las bolsas. Debido al manejo y transporte del suelo, se perdió su estructura que tenía en campo.

El experimento se estableció en el invernadero del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica (22°8'54.14" N; 101°2'5.05" O) el 14 de noviembre del 2018.

Se establecieron bloques al azar, cada uno conformado por parcelas con los nueve tratamientos experimentales (3 sustratos x 3 categorías de riego) distribuidas aleatoriamente (Figura 3). Una parcela se conformó por veinte bolsas bajo el mismo tratamiento de humedad y suelo (4 especies de encino x 5 réplicas), en la cual, se sembró una bellota en cada bolsa, en posición horizontal, a una profundidad de aproximadamente cinco centímetros.

El experimento se compone de un total de 8 bloques y 1440 semillas (360 bellotas por especie), en el que el riego se realizó cada 6 días y diariamente se registraron tanto la emergencia como la supervivencia.

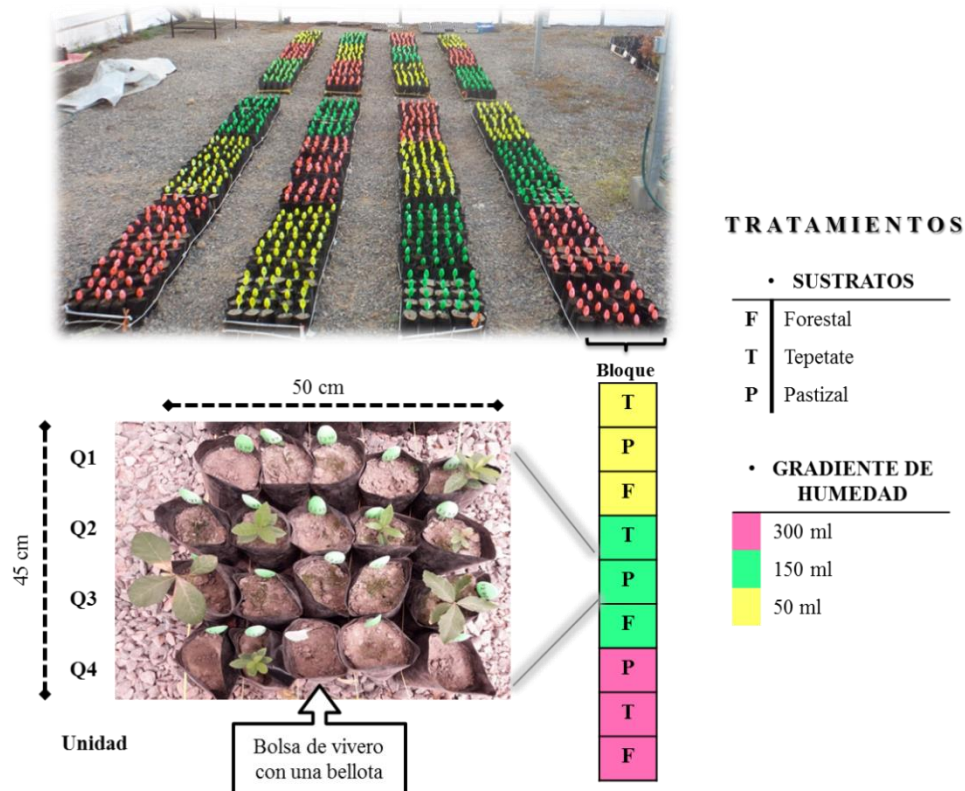


Figura 3. Diseño de los bloques y ubicación de las especies de encinos en las unidades experimentales. Especies de estudio Q1: *Quercus castanea*, Q2: *Quercus mexicana*, Q3: *Quercus resinosa*, Q4: *Quercus sartorii*. Las cucharitas coloreadas en las bolsas marcan el tratamiento de humedad.

4.6 Medición de Variables

4.6.1 Variables edáficas

Para la caracterización de los suelos, se colectaron muestras para su análisis fisicoquímico en el laboratorio (Tabla 2).

Para determinar la retención por humedad por tipo de sustrato, se calculó el número de días en disminuir la humedad del suelo a 10% del nivel promedio de humedad de las tres primeras horas después de cada riego realizado.

Tabla 2. Variables edáficas de estudio y su método correspondiente.

Variables	Método
Textura	Bouyoucos
pH	Electrométrico
Nitrógeno total	Analizador elemental COSTECH
Carbono total	Analizador elemental COSTECH

4.6.2 Variables morfofisiológicas

Se registró una vez al mes el número de hojas, altura total y diámetro del tallo utilizando un calibrador digital (6MP, Truper) o una cinta métrica para individuos más altos. Así mismo, se registró si la raíz salía de la parte inferior de las bolsas. Al final del experimento, para determinar el área foliar, se escanearon 2 hojas frescas y completamente desarrolladas (Impresora HP Epson) de 15 plántulas por especie y tratamiento, se calculó el área (mm^2) con el programa Image J, posteriormente se secaron las hojas por 72 h en una estufa a 60C, para determinar el área foliar específica (SLA: specific leaf area) con la proporción área foliar sobre peso seco (cm^2g^{-1}).

En cuanto a la biomasa total y su asignación de biomasa por órgano (raíz, tallo y hojas), se cosecharon al azar 15 plántulas por tratamiento y por especie, excepto en *Q. castanea* en el tratamiento pastizal con sequía debido a que todas las plántulas murieron ~2 meses antes de la cosecha. Se rompieron las bolsas para evitar daño en las raíces, se separaron los tejidos por órganos (hojas, tallo y raíz) para obtener el peso fresco y longitud, posteriormente se secaron por 72 h para registrar el peso seco.

Se determinó el uso eficiente del agua (WUE: water-use efficiency), con la relación tasa fotosintética sobre conductancia estomática. Se realizaron mediciones en una hoja madura de 21 plántulas de *Q. resinosa* (~12 semanas de crecimiento) de los tres tipos de suelo y solo en humedad intermedio y saturado, con un sistema de intercambio de gases portátil calibrado (LCA-4, ADC BioScientific Ltd.) entre 8:30 am y 12:00 pm, con 4 registros (1 min cada registro) por plántula. A pesar del esfuerzo invertido, los análisis de datos no arrojaron información clara (Anexo 1), por lo tanto, se decidió no seguir los registros para el resto de las especies.

4.7 Análisis estadísticos

El impacto de la humedad, suelo y especies sobre la emergencia y supervivencia de las plántulas fue evaluado mediante curvas Kaplan-Meier y pruebas de Rangos Logarítmicos para determinar diferencias entre ellas (Kaplan & Meier, 1958). Para estimar la probabilidad a supervivencia o emergencia en función de los tratamientos, se corrieron modelos de regresión de Cox (riesgos proporcionales) (Cox & Oakes, 1984) y/o análisis de varianza (ANOVA) con 2 tipos de prueba post hoc para evitar el error tipo I; Tukey para la comparación de 2 a 4 medias, y la corrección Bonferroni a partir de 5 o más parejas.

Para evaluar el efecto de la humedad, suelo y especie en el crecimiento y fisiología de las plántulas, se realizaron Modelos Lineales simples y prueba post hoc Tukey o Bonferroni para altura, diámetro, biomasa total y biomasa relativa por partes (raíz, tallo, hojas), área foliar y área foliar específica como variables de respuesta.

Para todos los análisis, se descartó la necesidad de usar modelos mixtos con bloque como efecto aleatorio, siguiendo el protocolo descrito por Zuur (Zuur *et al.*, 2009). Al no detectar auto-correlación espacial, se procedió a omitir los bloques de los análisis y usar modelos sencillos en lugar de mixtos. En todos los análisis, se corrieron modelos tanto con una sola variable dependiente (humedad, suelo o especie) como también con sus combinaciones, incluyendo interacciones. Para este último, se inició con un modelo máximo incluyendo todas las interacciones de la cual se fue omitiendo todos los términos no-significativos mediante un procedimiento de selección de modelos de estimación progresiva hasta obtener el modelo con el valor más bajo en AIC (Sakamoto *et al.*, 1986).

Así mismo, para comparar el efecto relativo de la influencia de la humedad, suelo y especie en la variable independiente, se realizaron análisis de partición de varianza (Oksanen *et al.*, 2016). Finalmente, se calculó un indicador para la plasticidad relativa en biomasa, área foliar y área foliar específica de cada especie, con la diferencia relativa entre su valor máximo y mínimo.

Todos los análisis estadísticos se realizaron en el software R versión 3.1.1 (R Core Team, 2013).

5. Resultados

5.1 Caracterización de los suelos

Los tres tipos de sustrato presentaron una textura franco-arenosa y pH ácido. El suelo forestal tuvo más del doble de carbono que el suelo pastizal, mientras que el suelo tepetate tuvo una cantidad despreciable de carbono. Éste último suelo tiene más contenido de fósforo que el pastizal y el forestal (Tabla 3). Las bolsas con suelo tepetate o pastizal que recibieron menor riego tuvieron considerablemente menos humedad que las bolsas con riego intermedio o saturado (Figura 4). No obstante, estas diferencias se redujeron en el caso de suelo forestal. De manera inesperada, se registró mayor retención de humedad en pastizal y tepetate con riego intermedio (Tabla 4).

Tabla 3. Caracterización fisicoquímica de tres suelos resultantes de diferentes usos de suelo en la Sierra de Álvarez de San Luis Potosí.

	Carbono (g/kg)	Nitrógeno (g/kg)	Fósforo (g/kg)	pH	Arena (%)	Arcilla (%)	Limo (%)
Forestal	27.35	1.55	0.008	5.88	61.04	9.32	29.64
Pastizal	13.2	1.25	0.006	5.43	50.04	18.68	31.28
Tepetate	0.1	1.25	0.011	5.06	68.04	14.68	17.28

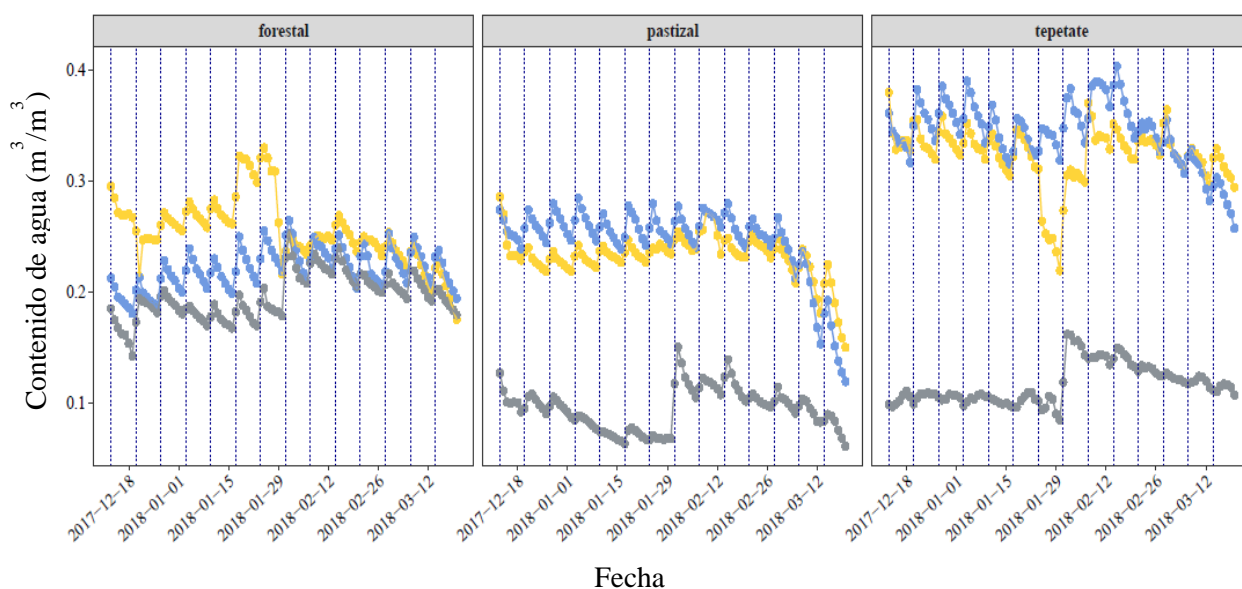





Figura 4. Contenido de agua por tipo de suelo durante 110 días. Líneas verticales representan los momentos de aplicación del riego (cada 7 días). Cantidad de agua aplicada:  = saturado (300 ml/semana),  = intermedio (150 ml/semana),  = sequía (50 ml/semana).

Tabla 4. Días en disminuir la humedad del suelo a 10% del nivel promedio de humedad de las tres primeras horas después de cada riego.

Suelo	Humedad	Retención promedio
Forestal	Saturado	2.81
Forestal	Intermedio	1.28
Forestal	Sequía	1.02
Pastizal	Saturado	2.28
Pastizal	Intermedio	2.77
Pastizal	Sequía	1.94
Tepetate	Saturado	1.10
Tepetate	Intermedio	2.09
Tepetate	Sequía	0.93

5.2 Contenido de humedad de las bellotas

Las semillas de *Q. resinosa* contienen más del doble de su peso en agua, en comparación con *Q. mexicana*, la cual contiene un tercio de su peso en agua ($P < 0.05$; Tabla 5).

Tabla 5. Promedio del peso y porcentaje de humedad (\pm desviación estándar) de las bellotas de encinos rojos (sección *Lobatae*) y blancos (sección *Quercus*).

	<i>Lobatae</i>			<i>Quercus</i>	ANOVA
	<i>Q. castanea</i>	<i>Q. mexicana</i>	<i>Q. sartorii</i>	<i>Q. resinosa</i>	
Peso hidratada (g)	1.2 \pm 0.19 ^b	0.81 \pm 0.12 ^b	0.71 \pm 0.09 ^b	8.26 \pm 1.95 ^a	$P < 0.05$
Peso seco (g)	0.67 \pm 0.13 ^b	0.51 \pm 0.08 ^b	0.37 \pm 0.06 ^b	3.6 \pm 1.09 ^a	$P < 0.05$
Porcentaje de humedad (%)	44.60 \pm 3.46 ^b	37.52 \pm 4.33 ^c	47.51 \pm 6.36 ^b	57.02 \pm 3.84 ^a	$P < 0.05$

Letras no compartidas indican diferencias estadísticas entre especies (Tukey, $P < 0.05$).

5.3 Emergencia

5.3.1 Comparación de especies de *Quercus*

Existen diferencias inter-específicas en la emergencia (Figura 5; Prueba de Rangos Logarítmicos $\chi^2 = 177$, gl = 3; $P < 0.05$). *Q. resinosa* y *Q. sartorii* tienen respectivamente 2.24 y 1.83 veces mayor probabilidad de emerger que *Q. castanea*; mientras que *Q. mexicana* tiene 0.51 veces menor probabilidad de emergencia (diferencias relativas entre los coeficientes exponenciales de modelos de regresión de Cox; $P < 0.05$).

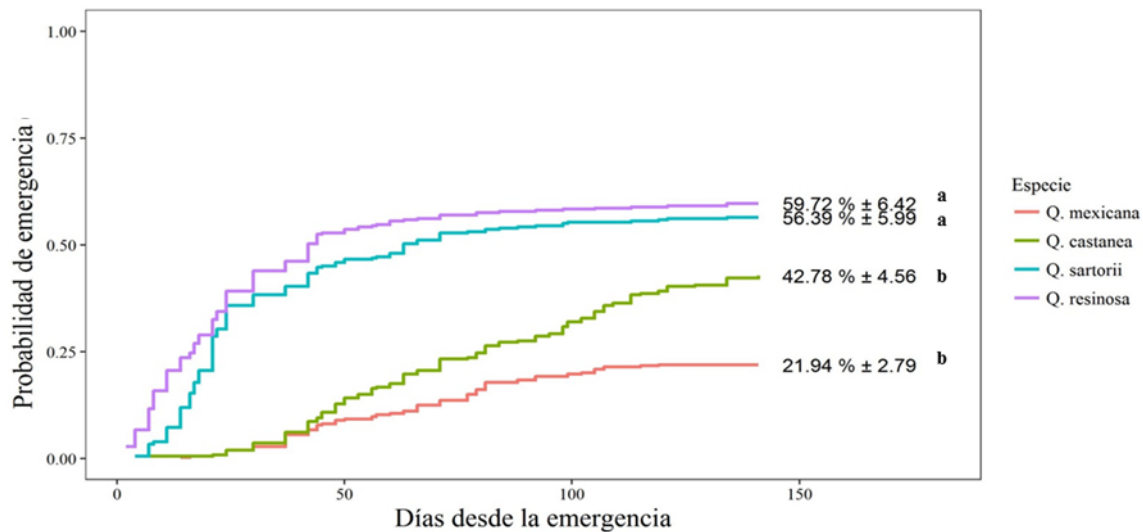


Figura 5. Curvas Kaplan-Meier de la probabilidad de emergencia de *Quercus castanea*, *Q. mexicana*, *Q. resinosa* y *Q. sartorii* en un experimento de riego en invernadero. Letras no compartidas indican diferencias estadísticas entre especies (Tukey, $P < 0.05$).

5.3.2 Comparación entre tratamientos de suelo y humedad

No se encontraron diferencias significativas en la emergencia entre **humedad** intermedia y saturado, aunque comparado con sequía, se presentó mayor porcentaje de emergencia (Prueba de Rangos Logarítmicos: $\chi^2 = 78.3$, gl = 2; $P < 0.05$). En comparación con humedad intermedia y saturada, en suelos con tratamiento de sequía se redujo la emergencia modelada con 58.2% (Figura 6; Modelo de regresión de Cox, $P < 0.05$).

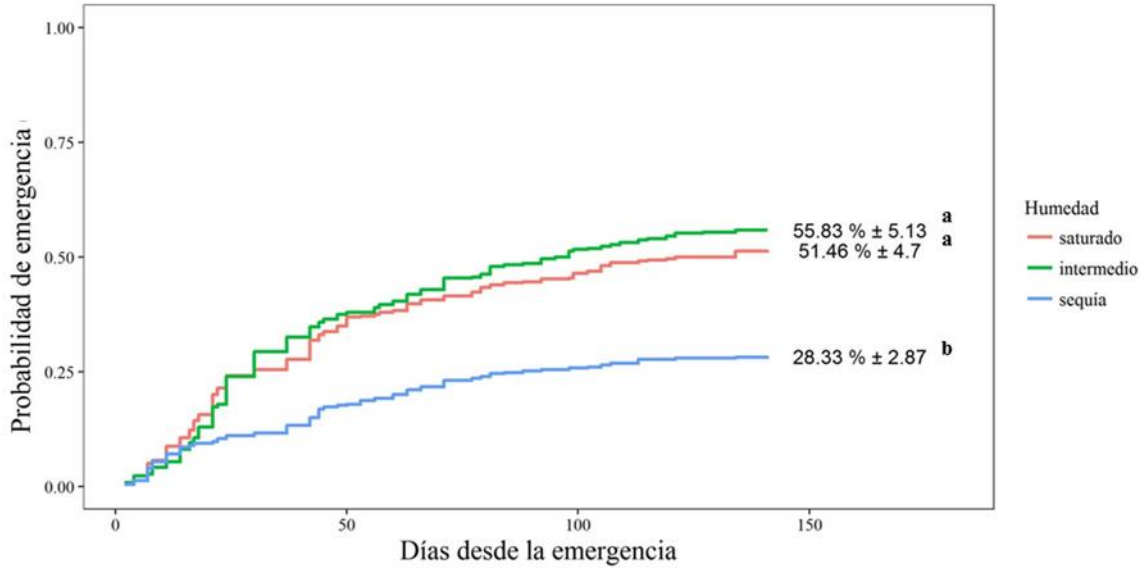


Figura 6. Curvas Kaplan-Meier de la probabilidad de emergencia por tratamiento de riego en un experimento en vivero. Saturado = 300 ml, intermedio = 150 ml, sequía = 50 ml. Letras no compartidas indican diferencias estadísticas entre especies (Tukey, $P < 0.05$).

Con respecto al **suelo**, se encontraron diferencias significativas entre tipo de suelo (Prueba de Rangos Logarítmicos: $\chi^2 = 27.1$, $gl = 2$; $P < 0.05$); en suelo forestal se registró mayor emergencia. En tepetate disminuyó con 38.64% la probabilidad de emergencia y en pastizal con 25.89%, en comparación con el suelo forestal (Modelo de regresión de Cox, $P < 0.05$; Figura 7).

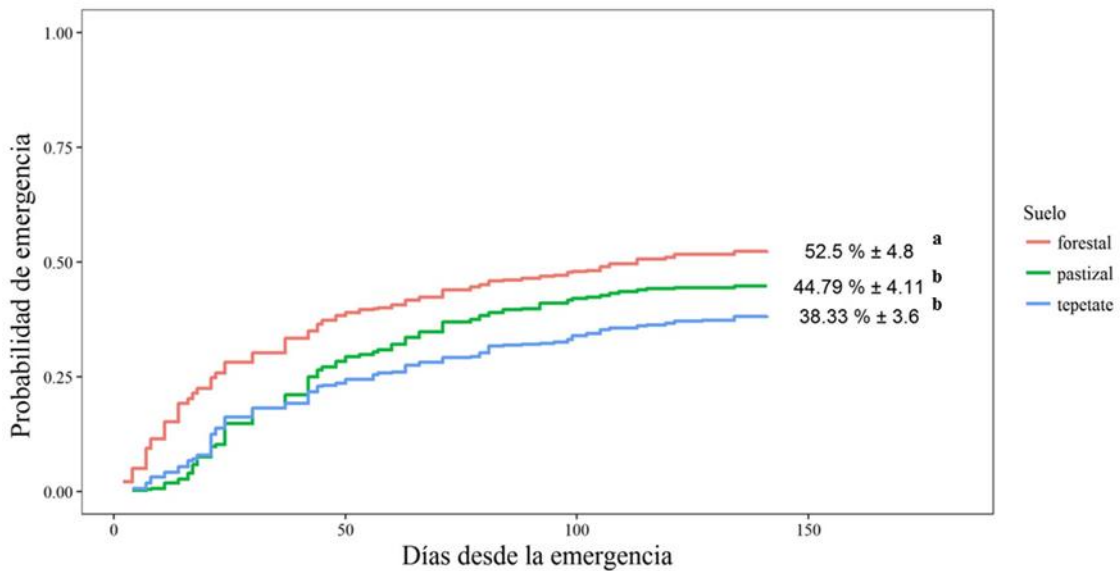


Figura 7. Curvas Kaplan-Meier de la probabilidad de emergencia por tipo de suelo en un experimento de riego en vivero con cuatro especies de encino. Letras no compartidas indican diferencias estadísticas entre especies (Tukey, $P < 0.05$).

5.3.3 Interacción entre suelo y humedad

El efecto de la humedad en la emergencia no es igual entre los tres tipos de suelo (Figura 8). En relación a la **interacción** humedad x suelo, debido a que en tepetate con sequía no se presentó emergencia, no hay datos en este tratamiento, por lo que no se puede evaluar su interacción mediante un modelo Cox de riesgos proporcionales. Sin embargo, en el suelo forestal no existen diferencias entre las emergencias entre los tratamientos de humedad; en cambio, en pastizal en tratamientos de humedad simulando sequía, disminuyó la probabilidad de emergencia significativamente hasta el 56.6% (Prueba de Rangos Logarítmicos: $\chi^2 = 24.2$, $gl = 2$; $P < 0.05$) y en tepetate con el 100%. Esto indica un claro efecto de interacción de la humedad con el suelo.

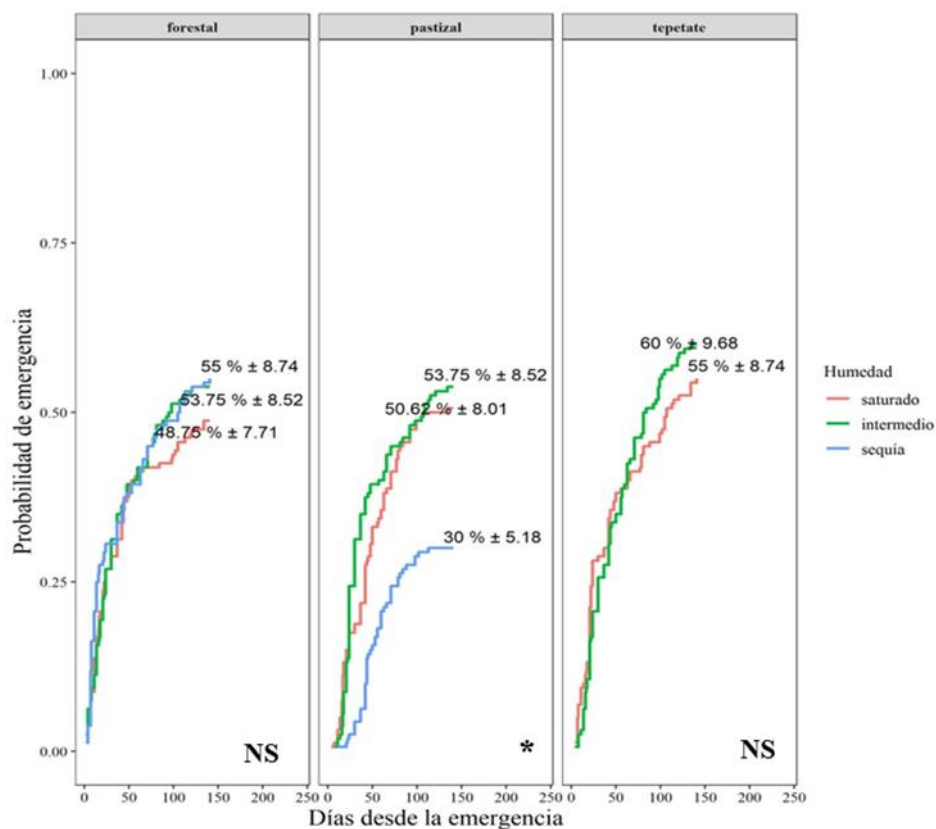


Figura 8. Porcentaje de emergencia de plántulas de encino bajo tres regímenes de riego y en tres suelos (* = $P < 0.05$, NS = No significativo; Prueba de Rangos Logarítmicos).

Existe mayor impacto en la emergencia modelada por la **humedad** (Prueba de Rangos Logarítmicos: $\chi^2 = 78.3$, $gl = 2$; $P < 0.05$) que por el tipo de **suelo** (Prueba de Rangos Logarítmicos: $\chi^2 = 27.1$, $gl = 2$; $P < 0.05$). La reducción en humedad causó una caída de hasta 58.2% de la probabilidad a emergencia, mientras que los diferentes suelos generaron una caída de hasta 38.64%.

5.3.4 Interacción humedad, suelo y especie

El impacto del suelo y humedad en la emergencia no fue constante para todas las especies. En el suelo tepetate, más plántulas emergieron bajo el riego saturado para *Q. resinosa* y *Q. castanea*, mientras que *Q. sartorii* tuvo mayor emergencia bajo el riego intermedio. Así mismo, *Q. sartorii* fue también la única especie que en el suelo forestal alcanzó mayores probabilidades de emergencia bajo el riego sequía (Figura 9).

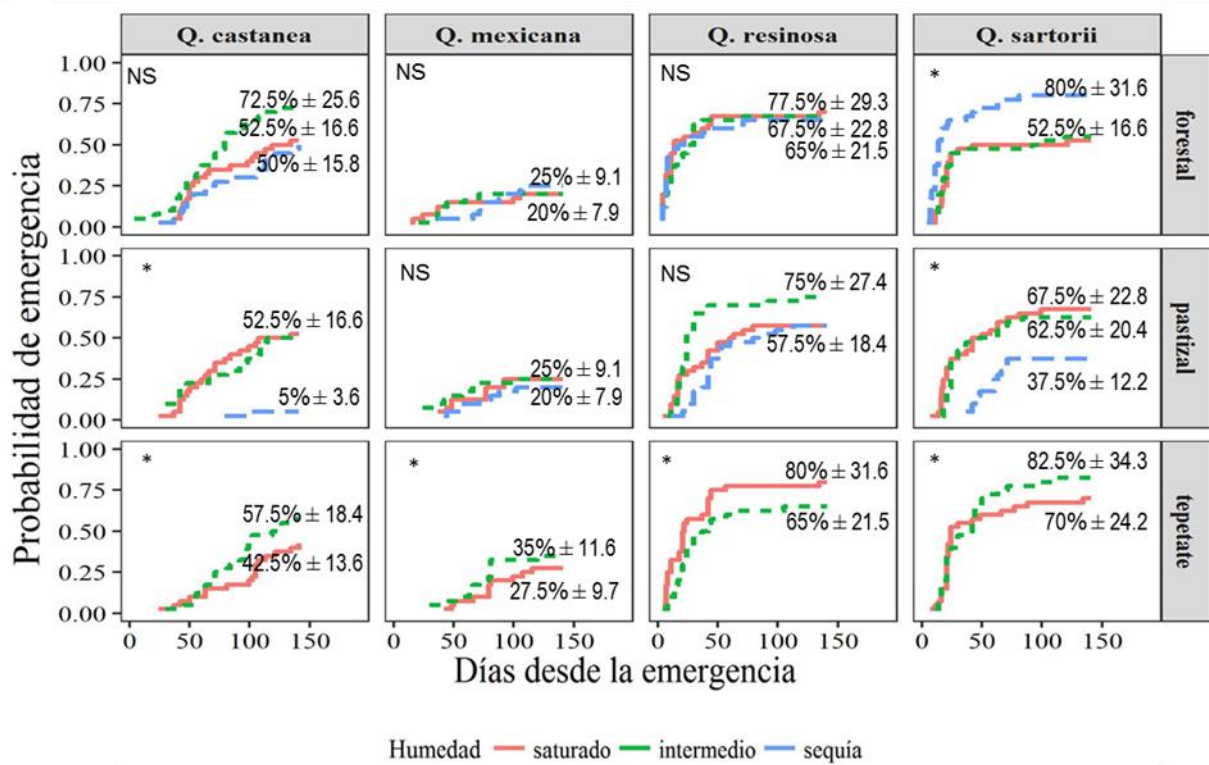


Figura 9. Porcentaje de emergencia acumulada (en 150 días) de acuerdo a los tratamientos de suelo, humedad y especie (* = $P < 0.05$, NS = No significativo; Prueba de Rangos Logarítmicos).

1.1 Crecimiento

Después de 14 semanas de crecimiento, *Q. resinosa* alcanzó más biomasa total (2.67 ± 0.1 g) en comparación con la especie de menor tamaño *Q. sartorii* (0.84 ± 0.13 g) (ANOVA, $gl = 3$; $P < 0.001$). *Q. mexicana* registró mayor altura con 102.57 ± 8.19 mm y *Q. resinosa* mayor diámetro con 2.45 ± 0.07 mm (ANOVA, $gl = 3$; $P < 0.05$; Figura 10). *Q. castanea* presenta la mayor plasticidad relativa en su biomasa. El tratamiento de menor acumulación de biomasa resultó en individuos con 9.65% menos biomasa en comparación con el tratamiento más exitoso. *Q. sartorii* presentó la menor plasticidad con una diferencia promedio en biomasa de 1.34% entre el tratamiento más y menos exitoso. 49% de la variación en biomasa total es explicada por el efecto especie, 21% por la humedad y 0% por el suelo (Partición de la varianza de la biomasa modelada en función de humedad, suelo y especie).

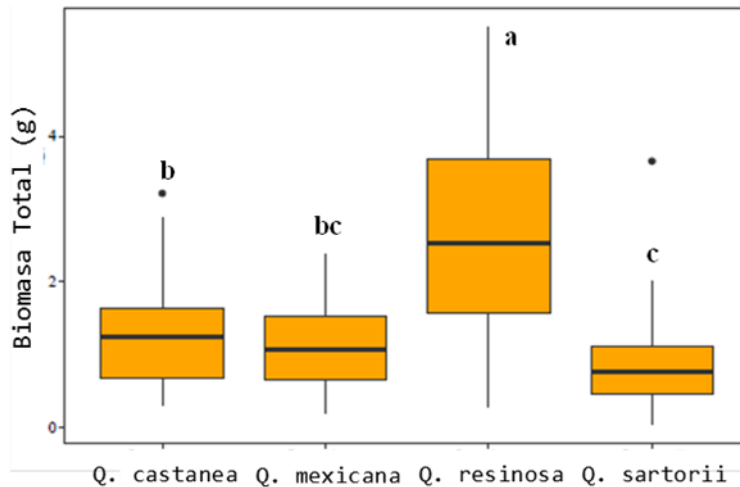


Figura 10. Box plot de biomasa total de las especies de encino después de 21 semanas de crecimiento en vivero. Letras no compartidas indican diferencias estadísticas entre especies (Tukey, $P < 0.05$).

1.1.1 Impacto de la humedad y suelo

Las plántulas en suelos con nivel de **humedad** saturado presentan registros altos de biomasa total (2.01 ± 0.09 g) y diámetro (2.16 ± 0.06 mm²). Contrario en suelos con sequía, donde existen registros bajos de biomasa total de 0.80 ± 0.16 g y 1.11 ± 0.12 mm² de diámetro (ANOVA, $gl = 2$; $P < 0.001$).

De acuerdo al tipo de **suelo**, no existen diferencias significativas en la biomasa total en ninguna de las cuatro especies (ANOVA, $gl = 2$; $P > 0.05$). No obstante, en suelo forestal las plántulas presentan mayor altura (88.48 ± 3.84 mm²) y diámetro (2.13 ± 0.05 mm²) (ANOVA, $gl = 2$; $P < 0.001$).

En términos generales el efecto de la **humedad** es constante en los tres tipos de suelo salvo para *Q. mexicana* en el cual, la reducción de biomasa en pastizal con humedad sequía fue menor (Figura 11; ANOVA interacción significativa de humedad x suelo; $P < 0.05$). La humedad por sí sola explica el 15% de variación en la biomasa total y el suelo solo el 2% (Partición de la varianza).

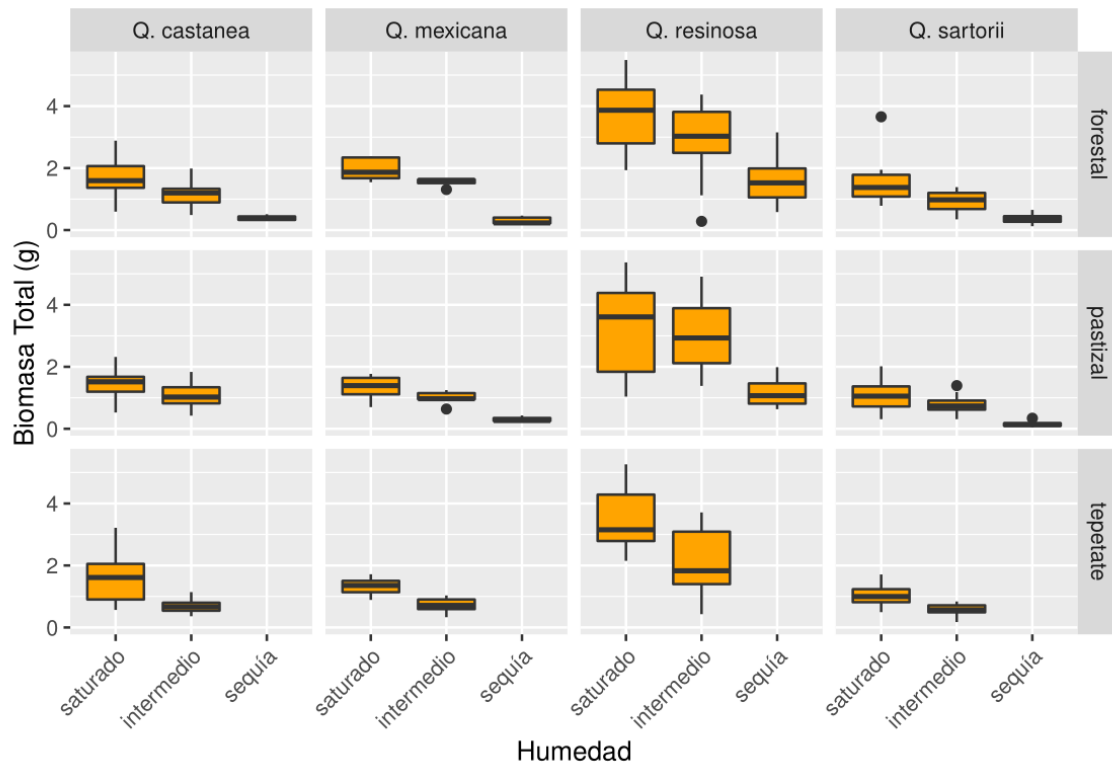


Figura 11. Box plots de la biomasa total (gramos) de las especies de encino de estudio (después de 21 semanas de crecimiento) considerando tratamientos de humedad y tipo de suelo.

1.2 Variables morfológicas

Las cuatro especies difieren en su morfología. *Q. resinosa* tiene el mayor **área foliar** ($12.57 \pm 0.37 \text{ cm}^2$) en contraste con *Q. mexicana*, la especie con menor área foliar con $3.17 \pm 0.68 \text{ cm}^2$; *Q. sartorii* tuvo $4.53 \pm 0.54 \text{ cm}^2$ y *Q. castanea* con $6.01 \pm 0.56 \text{ cm}^2$ (ANOVA, $gl = 3$; $P < 0.001$). Respecto al **SLA**, es mayor en *Q. sartorii* ($126.69 \pm 1.70 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$), en comparación, a *Q. resinosa* con $101.37 \pm 2.37 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$; mientras que *Q. castanea* presentó $114.73 \pm 2.60 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$, y *Q. mexicana* $108.49 \pm 3.05 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ (ANOVA, $gl = 3$; $P < 0.001$; Figura 12). De acuerdo a la **asignación de la biomasa**, *Q. resinosa* desarrolló más biomasa subterránea ($53.77 \pm 0.01\%$) que biomasa aérea ($46.24 \pm 0.016\%$), contrario a *Q. sartorii* con mayor biomasa aérea ($65.13 \pm 0.016\%$) que biomasa subterránea ($34.82 \pm 0.02\%$); *Q. castanea* desarrolló más biomasa aérea ($62.31 \pm 0.19\%$) que biomasa subterránea ($37.61 \pm 0.02\%$); igualmente *Q. mexicana* tiene más biomasa aérea ($58.62 \pm 0.04\%$) que biomasa subterránea ($41.33 \pm 0.02\%$).

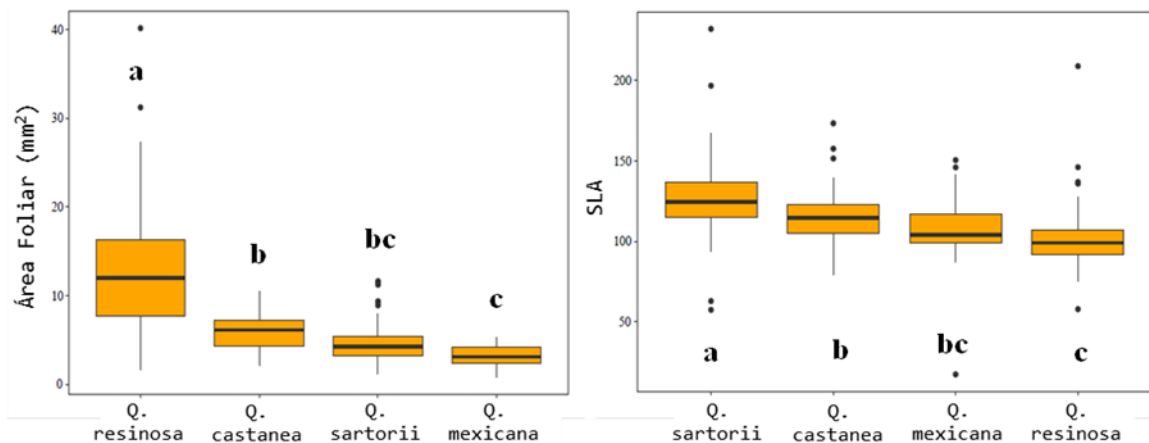


Figura 12. Área foliar y área foliar específica (SLA, $\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$) de las especies de encino. Letras no compartidas indican diferencias estadísticas entre especies (Tukey, $P < 0.05$).

1.2.1 Impacto de la humedad y suelo

Las plántulas en suelos con nivel de humedad **saturado** presentan registros altos de **área foliar** ($8.09 \pm 0.44 \text{ cm}^2$), pero menor **SLA** de $106.82 \pm 1.57 \text{ cm}^2\text{g}^{-1}$ (ANOVA, $gl = 2$; $P < 0.001$). Contrario en suelos con sequía, donde existen registros bajos de área foliar ($5.78 \pm 0.80 \text{ cm}^2$), pero mayor área foliar específica ($126.60 \pm 2.87 \text{ cm}^2\text{g}^{-1}$) (ANOVA, $gl = 2$; $P < 0.001$; Figura 13).

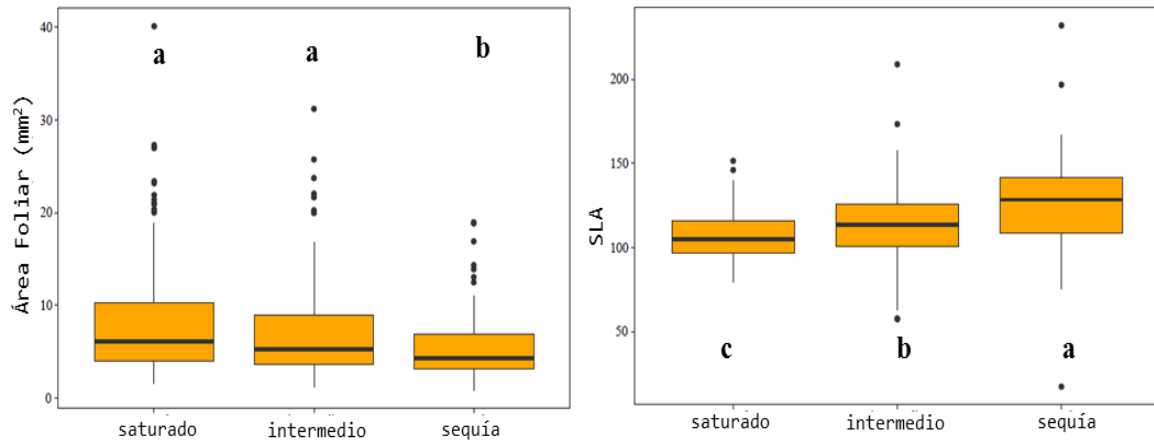


Figura 13. Box plot de efecto de la humedad en el área foliar (mm^2) y área foliar específica (SLA, cm^2g^{-1}). Letras no compartidas indican diferencias estadísticas entre especies (Tukey, $P < 0.05$).

En adición, las plántulas en suelos con nivel de **humedad** saturado e intermedio presentan mayor asignación de biomasa de raíz y hojas, pero menor biomasa en el tallo (ANOVA, $gl = 2$; $P < 0.001$). En suelos con sequía el porcentaje de raíz es igual al de tallo, pero presenta mayor porcentaje de biomasa en las hojas (ANOVA, $gl = 2$; $P < 0.001$).

En cuanto a los tratamientos de tipos de suelos, las plántulas desarrollaron hasta 22% más **área foliar** en **suelo** forestal en comparación con otros suelos (ANOVA, $gl = 2$; $P < 0.001$). Respecto al **SLA**, no se encontraron diferencias significativas por efecto del tipo de suelo, aunque en tepetate se tiende a reducir el SLA (ANOVA, $gl = 2$; $P = 0.067$; Figura 14).

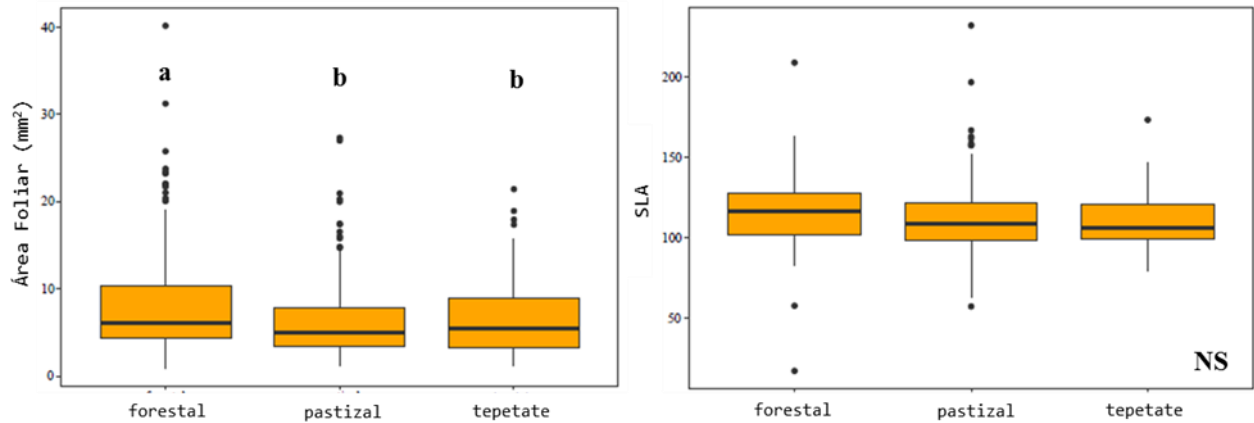


Figura 14. Box plots de efecto del tipo de suelo en el área foliar y área foliar específica (SLA, cm^2g^{-1}) en tres diferentes encinos. Letras no compartidas indican diferencias estadísticas entre especies (Tukey, $P < 0.05$).

Finalmente, el impacto de la humedad en la asignación de biomasa varía según el suelo (interacción significativa, $P < 0.05$; Tabla 6; Figura 15). En suelo forestal y tepetate, una menor humedad reduce la biomasa de las raíces, mientras que lo contrario ocurre en suelos pastizales. Así mismo, en el suelo forestal con humedad saturado existe mayor área foliar ($9.89 \pm 0.60 \text{ cm}^2$) que en el pastizal con sequía ($4.44 \pm 0.67 \text{ cm}^2$; $P < 0.001$); en contraste, en el mismo suelo pastizal con sequía se encuentra mayor SLA que en suelo forestal con humedad saturado ($P < 0.001$).

Tabla 6. Regresión mínima adecuada de la biomasa de raíz en función de humedad, suelo y especie.

	gl	Mean sq	P
Humedad	2	0.13	0.0001
Suelo	2	0.55	0.0001
Especie	3	0.85	0.0001
Humedad x Suelo	3	0.08	0.0001
Humedad x Especie	6	0.03	0.0181
Residuales	396	0.01	

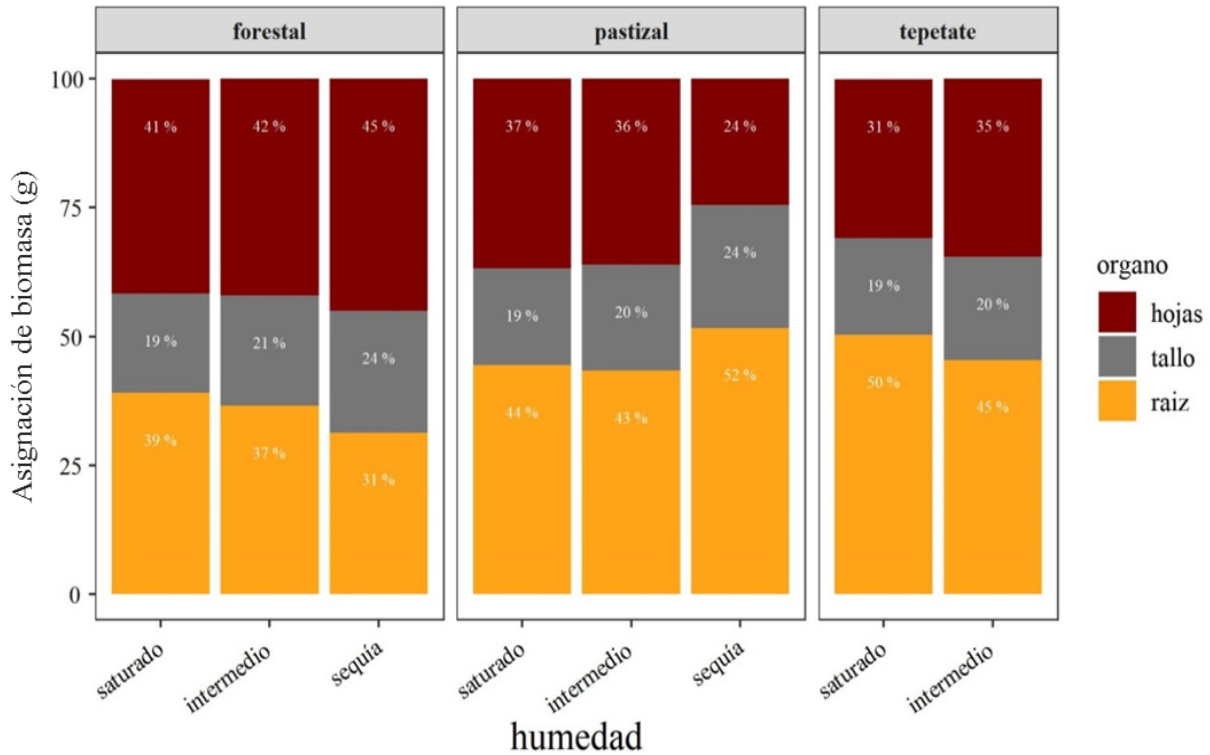


Figura 15. Asignación de biomasa relativa (gramos) después de 21 semanas de crecimiento entre diferentes suelos y tres regímenes de riego.

1.2.2 Impacto de la interacción humedad, suelo y especie

De acuerdo al análisis de Partición de la varianza, las especies y la humedad explican más variación del área foliar y el SLA, mientras que el suelo explica la varianza de la biomasa de raíz (Tabla 7).

Tabla 7. Resultados del análisis de Partición de la varianza en función de especie, humedad y suelo.

Variable de Respuesta	Varianza explicada (%)		
	Especie	Humedad	Suelo
Área foliar (mm ²)	48	6	4
SLA (cm ² g ⁻¹)	26	12	0.1
Biomasa de raíz (g)	-	0.1	12

Algunas especies son más plásticas que otras (Tabla 8), incluso las respuestas fisiológicas al filtro ecológico varían según la especie. *Q. resinosa* presentó mayor área foliar en suelo forestal con humedad saturada (18.3 cm²), mientras que en *Q. mexicana* es menor en suelo forestal con sequía (2.57 cm²) ($P < 0.05$). Sin embargo, las plántulas de las cuatro especies presentaron mayor SLA en condiciones de sequía.

Tabla 8. Plasticidad relativa de las especies de estudio calculando la diferencia relativa entre el valor máximo y mínimo de acuerdo al rasgo.

	<i>Q. castanea</i>	<i>Q. mexicana</i>	<i>Q. resinosa</i>	<i>Q. sartorii</i>
Área foliar	20.68	16.03	4.23	9.98
SLA	45.86	11.60	27.74	24.79
Biomasa hojas	0.84	1.53	0.34	0.64
Biomasa raíz	1.32	2.06	2.33	1.28

Respecto a la asignación de la biomasa, las cuatro especies de encino en pastizal con sequía, presentaron mayor biomasa en raíz, contrario en forestal con sequía donde existe mayor biomasa en hojas. En condiciones de pastizal con humedad saturado, las plántulas de *Q. castanea*, *Q. mexicana* y *Q. resinosa*, desarrollaron mayor raíz y menor tallo, en comparación con *Q. sartorii* que presentó mayor biomasa de hojas (Figura 16).

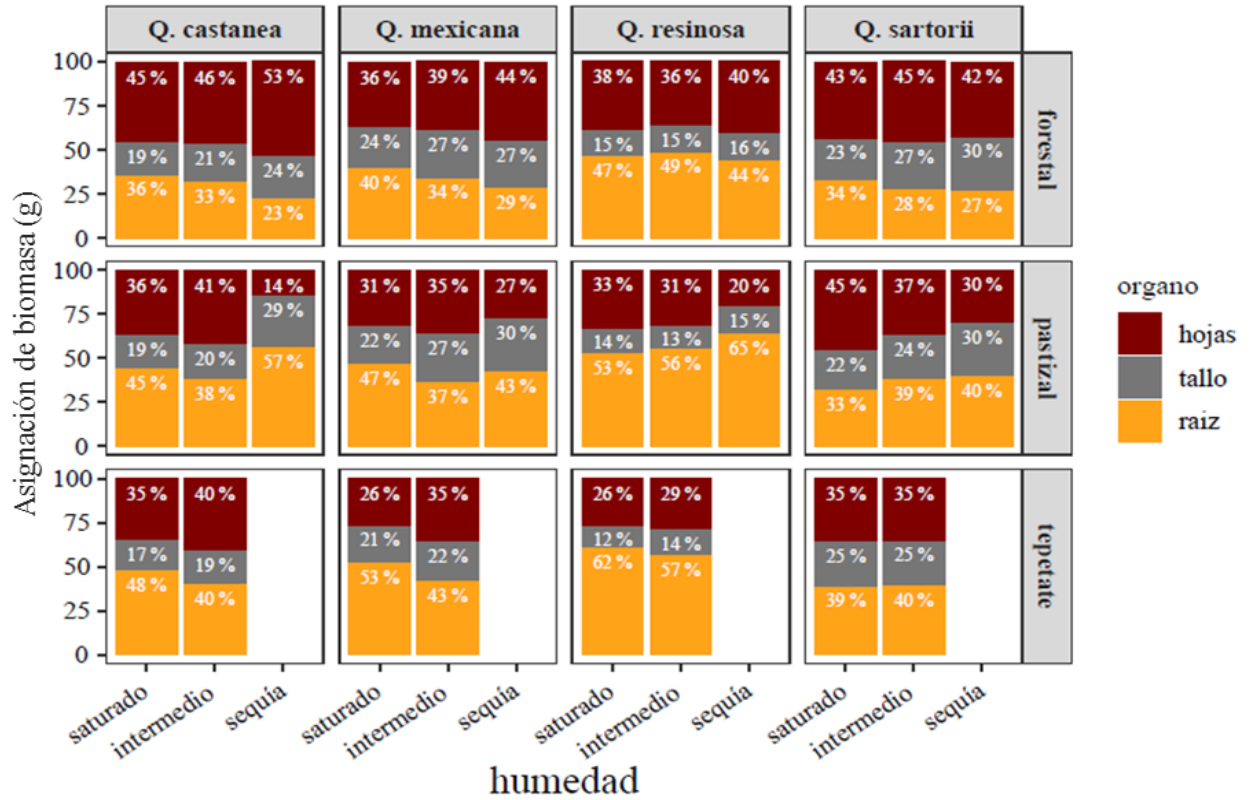


Figura 16. Asignación de biomasa relativa (gramos) bajo diferentes tratamientos de tipo de suelos y niveles de humedad en cuatro especies de encinos.

1.3 Supervivencia

La probabilidad de supervivencia difiere significativamente entre especies. (Prueba de Rangos Logarítmicos $\chi^2 = 35.8$, gl = 3; $P < 0.05$). Presentaron mayor supervivencia *Q. castanea* y *Q. mexicana* que *Q. resinosa* (3.68 veces más) y *Q. sartorii* (3.45 veces más) (Modelo de regresión de Cox; $P < 0.05$; Figura 17).

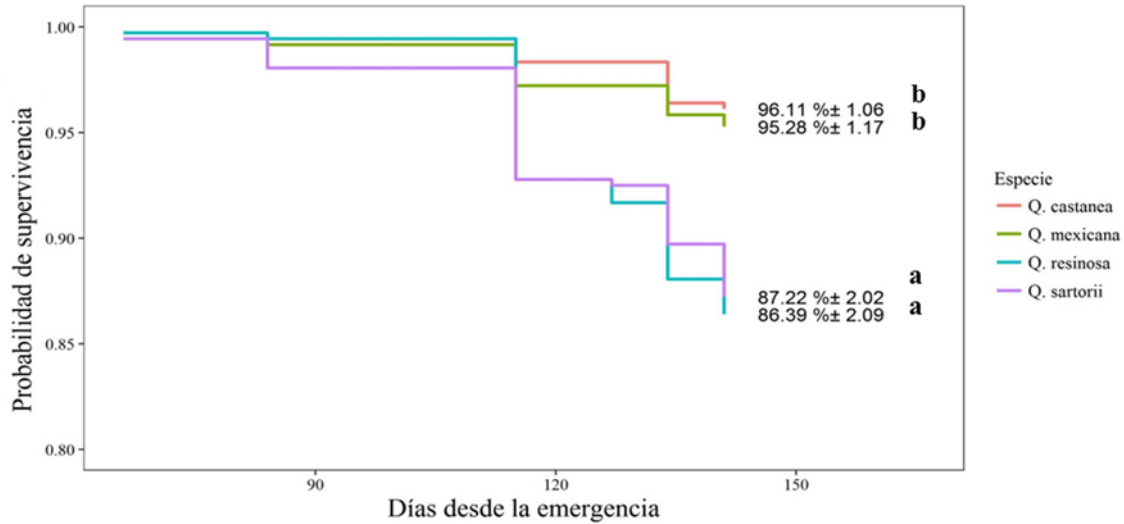


Figura 17. Curvas Kaplan-Meier con la probabilidad de supervivencia de *Quercus castanea*, *Q. mexicana*, *Q. resinosa* y *Q. sartorii*. Letras no compartidas indican diferencias significativas entre especies (Tukey, $P < 0.05$).

1.3.1 Impacto de la humedad y suelo

La probabilidad de mortandad de las plántulas en humedad intermedia y saturado es 4.30 mayor de plántulas en suelos con sequía (Modelo de regresión de Cox; $P < 0.05$; Figura 18).

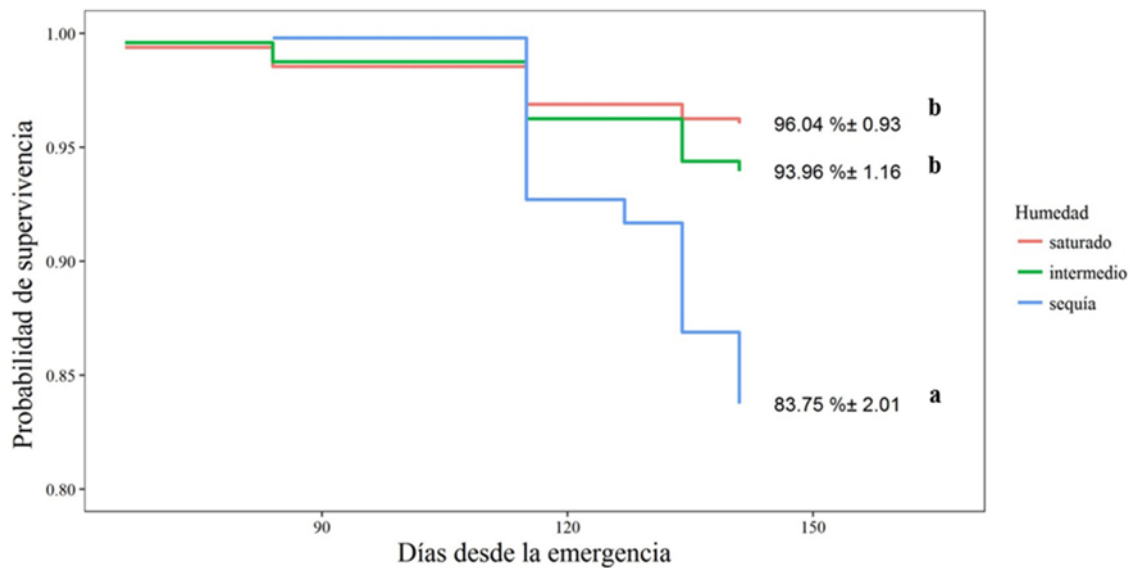


Figura 18. Probabilidad de supervivencia por nivel de humedad aplicada. Letras no compartidas indican diferencias estadísticas entre especies (Tukey, $P < 0.05$).

Con respecto al tipo de **suelo**, la probabilidad a supervivencia de las plántulas en tepetate es 12% mayor en tepetate que en los otros suelos (Modelo de regresión de Cox, $P < 0.05$; Figura 19).

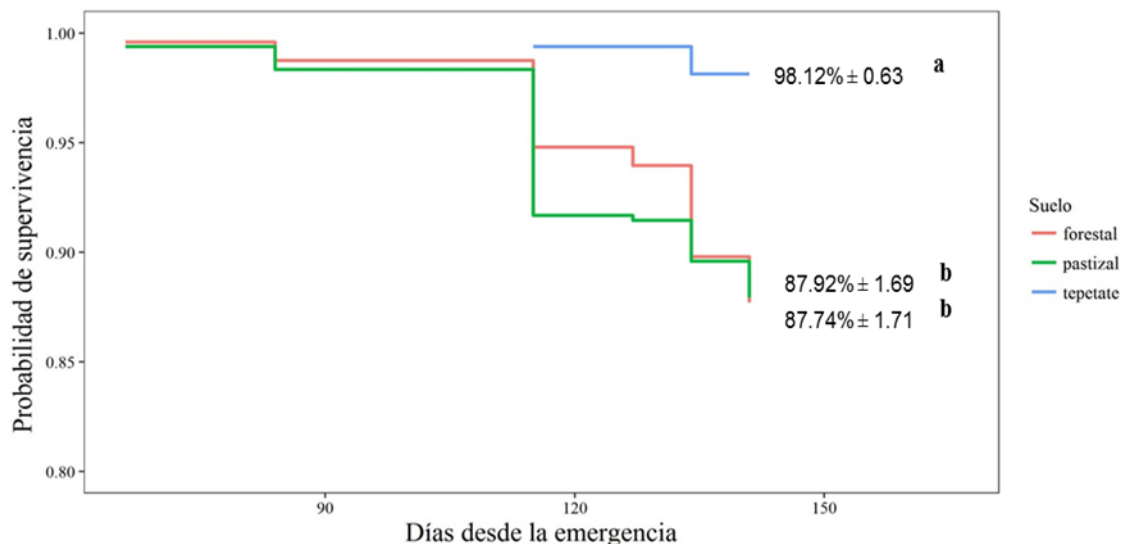


Figura 19. Probabilidad de supervivencia por tipo de suelo. Letras no compartidas indican diferencias significativas entre especies (Tukey, $P < 0.05$).

En la **interacción**, debido a que en tepetate con sequía no se presentó emergencia, no hay datos en este tratamiento por lo cual no se puede correr un modelo Cox de riesgos proporcionales para estos datos. Sin embargo, un ANOVA con la proporción final de individuos vivos por tratamiento reveló que la sequía causa mayor mortandad en el suelo forestal y pastizal (Figura 20. Prueba de *Bonferroni de mortalidad promedio por efecto de la interacción humedad y suelo*. Letras no compartidas indican diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA; $P < 0.05$).

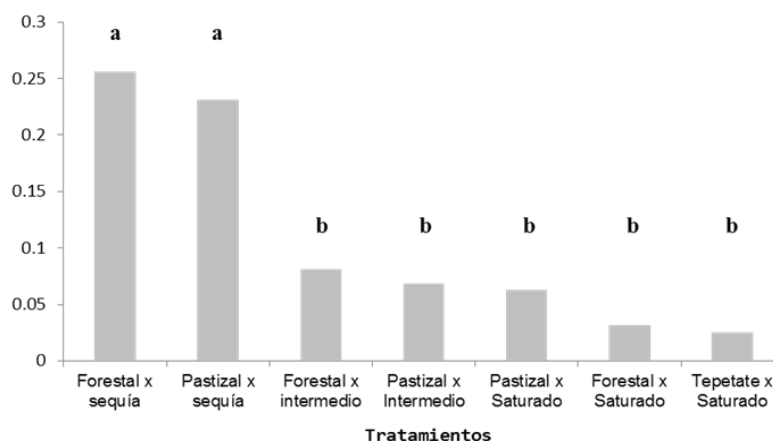


Figura 20. Prueba de Bonferroni de mortalidad promedio por efecto de la interacción humedad y suelo. Letras no compartidas indican diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA; $P < 0.05$).

Finalmente, existe mayor efecto en la supervivencia por la **humedad** (Prueba de Rangos Logarítmicos: $\chi^2 = 50.9$, $gl = 2$; $P < 0.05$) que por el tipo de **suelo** (Prueba de Rangos Logarítmicos: $\chi^2 = 42.2$, $gl = 2$; $P < 0.05$). Debido a que se encuentra mayor probabilidad de mortalidad en el tratamiento de humedad con mayor mortandad (sequía; Modelo de regresión de Cox, $\text{Exp}(\text{coef}) = 4.3$; $P < 0.05$) que en el tratamiento de suelo con mayor mortandad (Tepetate; Modelo de regresión de Cox, $\text{Exp}(\text{coef}) = 0.14$; $P < 0.05$).

2. Discusión

2.1 Emergencia y supervivencia de plántulas

Más plantas de *Q. resinosa* y *Q. sartorii* emergieron, en comparación con *Q. castanea* y *Q. mexicana*. En el caso de *Q. resinosa*, puede atribuirse a sus semillas con alto contenido de humedad y poca **latencia**, características comunes para todas especies de la sección *Quercus* (encinos blancos) (Bonner & Vozzo, 1987; Dey *et al.*, 2012) Por otro lado, *Q. castanea* y *Q. mexicana*, ambos encinos rojos (sección *Lobatae*) tienen mayor latencia por su menor capacidad de absorber el agua necesaria para romper el pericarpio (Bonner & Vozzo, 1987).

Otro factor que pudo haber influido en la emergencia, es el estado de la semilla al momento de sembrar en las bolsas. Las bellotas de *Q. sartorii* tuvieron mayor **tiempo de almacenado** debido a que de las cuatro especies estudiadas, es la primera especie en fructificar. En específico, las bellotas de los encinos blancos tienden a germinar inmediatamente después de ser abortados del árbol madre, incluso cuando éstas se encuentren almacenadas bajo refrigeración. Al momento de sembrar, la mayoría de las bellotas ya tenían la radícula emergida (Bonner & Vozzo, 1987).

Sin embargo, **sobrevivieron más** plántulas de *Q. castanea* y *Q. mexicana* en comparación a *Q. resinosa* y *Q. sartorii*. La literatura reporta que bellotas con mayor tamaño y contenido de humedad (como *Q. resinosa*) tienden a presentar mayor emergencia (Bonfil, 1998; Huerta-Paniagua & Rodríguez-Trejo, 2011) y supervivencia (Leishman *et al.*, 2000; Gómez, 2004). Sin embargo, en nuestro estudio, *Q. resinosa*, la especie con mayor tamaño de bellota, no obtuvo mayor supervivencia, probablemente se deba a su rápido crecimiento y el tamaño de la bolsa pudo influir en limitar el espacio para desarrollarse.

Asimismo, la **baja** disponibilidad de **humedad** es un factor que **restringe** el establecimiento (Horton, 1933; Murray *et al.*, 2012). Debido a que, en condiciones de **sequía** todas las **especies**, excepto *Q. castanea*, obtuvieron menor emergencia y supervivencia. La baja emergencia concuerda con trabajos con otras especies de *Quercus*, tanto en invernadero (Mancilla-Leytón *et al.*, 2016), como en condiciones de campo (Bonfil & Soberón, 1999). Los resultados de nuestro experimento demuestran que la falta de

humedad representa un filtro ecológico dinámico según (1) parche en el paisaje, (2) especie de encino y (3) etapa de vida.

El filtro ecológico a la emergencia y supervivencia varía con la **especie** de *Quercus*. No todas las especies tuvieron las mismas respuestas frente a los mismos tratamientos en nuestro estudio. La supervivencia de *Q. castanea* fue menos impactada por la falta de humedad. Esta especie presenta altos niveles de diversidad genética debido a su hibridación con otras especies de encinos rojos, por lo que puede presentar mayor adaptación a condiciones variables de humedad (Valencia-Cuevas *et al.*, 2014; Valencia-Cuevas *et al.*, 2015). Por lo que, nuestros resultados confirman que *Q. castanea* es una especie potencial para la restauración. En contraste, algunos reportes indican que *Q. mexicana* y *Q. sartorii* son más vulnerables a la sequía en condiciones de campo (Zavala-Chávez & García-Moya, 1998; Zavala-Chávez & García-Sánchez, 1999).

La humedad tuvo diferentes impactos dependiendo de la **etapa de vida** del encino. En contraste, *Q. mexicana* y *Q. resinosa* no redujeron la emergencia pero sí de supervivencia en pastizal con sequía. En el caso de *Q. resinosa*, estos resultados son contrastantes con reportes anteriores de encinos blancos, indicando tolerancia a condiciones de sequía y establecimiento en suelos someros, por lo que es considerada especie pionera (Flores-Cano, 2007; Arizaga *et al.*, 2009;). Sin embargo, cabe señalar que en nuestro experimento solo estudiamos el factor humedad y suelo, no se consideraron otras posibles interacciones que podrían permitir su supervivencia en condiciones naturales, tales como bacterias del suelo, micorrizas, luz, temperatura, entre otros (Kolb *et al.*, 1990; Zavala-Chávez, 2001; Mancilla-Leytón *et al.*, 2016).

Respecto al tipo de suelo, el forestal mitiga los cambios de precipitación, permitiendo la emergencia de plántulas. Debido a que tiene características que le atribuyen la capacidad de retención de agua, tales como mayor infiltración, mayor porosidad del suelo, baja evaporación de la superficie del suelo y mayor contenido de carbono orgánico del suelo (Tyagi *et al.*, 2013; FAO, 2016b). Contrario a los suelos de estudio, pastizal inducido y tepetate, donde los análisis indican que tienen bajo contenido de carbono total.

Finalmente, existen otros filtros ambientales como el disturbio e interacciones bióticas (Keddy, 1992; Díaz *et al.*, 1998). Nuestros resultados evidencian que la **humedad** en el suelo es un **filtro** y **predictor** principal de la **emergencia y supervivencia en la**

etapa inicial (6 meses) de las especies de estudio, etapa clave que determinará el futuro **establecimiento** (Germaine & McPherson, 1998; Walck *et al.*, 2011). Sin embargo, nuestros resultados no revelan la causa fisiológica, por lo que es necesario futuros estudios que evalúen si el estrés proviene de un exceso de transpiración o por falta de absorción de las raíces, o incluso por el efecto de la bolsa de invernadero.

2.2 Respuestas morfológicas

Encinos de ambientes secos tienen diferentes respuestas evolutivas al estrés hídrico, como reducción en el tamaño (en diámetro del tallo y la biomasa total), o mayor SLA, las cuales suelen correlacionar negativamente bajo la falta de humedad (Wright *et al.*, 2007; Ramírez-Valiente & Cavender-Bares, 2017;). Se ha reportado que, el pequeño tamaño permite hacer un uso más conservativo de los recursos (Wright *et al.*, 2004; De la Riva *et al.*, 2014). Dichas características les permite ser más competitivas y mejora su supervivencia cuando el agua o los nutrientes en el suelo son escasos (Long & Jones, 1996).

En el caso de los **encinos rojos** (*Q. castanea*, *Q. mexicana* y *Q. sartorii*), mostraron un patrón común de respuestas a dicha condición; desarrollaron **menor biomasa en raíz**, **mayor** biomasa de **hojas** y **SLA**. Estas características son asociadas con encinos que se establecen en ambientes secos, debido a que estos rasgos ayudan las plántulas a reducir la pérdida de agua por la transpiración (Kubiske & Abrams, 1992; Bussotti *et al.*, 2002; Ramírez-Valiente & Cavender-Bares, 2017); mientras que la mayor biomasa en hojas que en raíz, permite tener más área para realizar la fotosíntesis (Cornelissen *et al.*, 1996; Fotelli *et al.*, 2000). Estos resultados concuerdan con que los encinos rojos se establecen en hábitats secos (Sabás-Rosales *et al.*, 2015; Aguilar-Romero *et al.*, 2017). Igualmente se encontró que, tanto *Q. castanea* como *Q. mexicana* presentaron **mayor plasticidad** [*i.e.* rango de variación de un rasgo como resultado del crecimiento en condiciones ambientales contrastantes (Lambers *et al.*, 2008)] durante sus primeros seis meses de crecimiento, ante los diferentes regímenes de humedad.

En contraste, las plántulas de *Q. resinosa* (**encino blanco**), en condiciones de sequía las hojas tuvieron **menor área foliar** y **mayor SLA**. Estos rasgos igualmente se relacionan con una reducción de la superficie de evaporación para evitar la pérdida de agua en la

planta (Lambers *et al.*, 2008). Además, presentó más biomasa total que las otras especies de encino. Puede deberse a su alto contenido de humedad y bellota más grande, ya que la mayor parte la energía necesaria para la primera estación de crecimiento es obtenida de los recursos de la bellota (Cornelissen *et al.*, 1996; Long & Jones, 1996). Aunque una mayor biomasa ayude a aumentar la supervivencia, puede no ser benéfico para el estado hídrico de la plántula (Kobe *et al.*, 2002). Debido a que, para realizar funciones fisiológicas como la expansión celular y la fotosíntesis en grandes estructuras, en condiciones de estrés hídrico o pocos nutrientes en el suelo, puede desencadenar marchitamiento que mata a la plántula (Lambers *et al.*, 2008).

Las cuatro especies presentaron mayor SLA, lo cual es contrastante con lo reportado en otras especies de encinos (Lambers *et al.*, 2008; Valladares & Sánchez-Gómez, 2006; Greenwood *et al.*, 2017), este resultado es posible que se relacione a que las hojas en la plántula, podrían haber estado secas antes de la cosecha. Igualmente, esta diferencia podría deberse a que los experimentos reportados se realizaron con plántulas mayores a un año de vida, en comparación a este estudio que es con plántulas de ~6 meses de crecimiento.

Por otro lado, las plántulas desarrollaron mayor biomasa de raíz en pastizal y tepetate, se observó mayor desarrollo de raíces secundarias y pelos radicales, contraria a suelo forestal; lo cual puede indicar que son especies de encino adaptadas a suelos con bajos contenidos de nutrientes (Lambers *et al.*, 2008), así mismo puede deberse a que pastizal y tepetate de nuestro estudio retuvieron más humedad. Seguramente también influyó que al transportar y manipular los sustratos, se rompió la estructura que se encuentra en condiciones de campo, por lo que la baja densidad aparente del suelo en las bolsas permitió el crecimiento de la raíz.

Finalmente, la interacción de la humedad y el suelo tienen un gran efecto en la respuesta de los rasgos de las plántulas de *Quercus*. Estos rasgos funcionales impactan en el desempeño y por consiguiente en el estado de salud para su futuro establecimiento (Violle *et al.*, 2007). Igualmente, los patrones de los rasgos funcionales y sus estrategias de uso de recursos de las plántulas, permiten dilucidar su distribución en diferentes hábitats de México (Valencia, 2004; Zavala-Chávez & García-Sánchez, 1999; Sabás-Rosales *et al.*, 2015), así como reglas de ensamblaje (Díaz *et al.*, 1998; Wright *et al.*, 2004; De la Riva *et al.*, 2014).

2.3 Implicación en el ensamblaje de comunidades y la restauración ecológica de encinares

El impacto por la baja humedad varía según el suelo en cada **parche** del paisaje; desde sin efecto significativo en suelo forestal, hasta imposibilitar la emergencia en tepetate, mientras que el pastizal tuvo valores intermedios de emergencia. De esta manera, el mismo filtro ecológico (la humedad o el suelo) puede tener diferentes impactos en un paisaje mosaico antropogénico. Una reducción de lluvias puede no interferir con la emergencia en suelos con alta retención de humedad mientras que imposibilita el reclutamiento en parches adyacentes con suelos más vulnerables a la desecación.

Claro ejemplo de cómo el CUS altera la magnitud de los filtros ecológicos para el establecimiento, es en tepetate con sequía, el filtro humedad es más intenso que en el pastizal. Incluso, la aridez puede filtrar especies relacionadas y como resultado se presenta partición del hábitat y variedad de nichos ecológicos (Mayfield *et al.*, 2010; Aguilar-Romero *et al.*, 2017). Es decir, en un paisaje mosaico aumenta la probabilidad de que los encinos encuentren nichos para la regeneración (Connell, 1978; Duelli, 1997).

Por lo tanto, los suelos derivados de diferentes usos de suelo presentan diferentes grados de retención de humedad, incluso cuando se originaron sobre la misma roca madre como los suelos de este estudio. Por otro lado, los encinos varían en la tolerancia a condiciones secas. En conjunto se crea así paisajes con diversidad de especies. Debido a que, el ensamblaje de comunidades dependerá de las especies tolerantes a la perturbación, así como la resistencia a la sequía en etapas tempranas (Mayfield *et al.*, 2010; Aguilar-Romero *et al.*, 2016).

Por otro lado, nuestros resultados demuestran que las bellotas pueden emerger y sobrevivir en suelos perturbados en condiciones controladas de invernadero, incluso estos resultados se han observado en campo (Douterlungne *et al.*, 2018; Rivas-Rivas "comunicación personal"). Por lo que existen otros factores responsables de la baja tasa de regeneración de parches, tales como remoción selectiva de plántulas por las personas de la localidad (Mayfield *et al.*, 2010), la compactación del suelo que expone la semilla y facilita la desecación (Bonfil & Soberón, 1999); incluso la falta de dispersión natural (Saunders *et al.*, 1991).

Existen reportes sobre el impacto del CUS en los animales dispersores de semillas, debido al efecto del tamaño del parche o por la intensidad de uso del suelo (Acácio *et al.*, 2007; Rey Benayas, 2007). Los pequeños mamíferos dispersores no cruzan las áreas abiertas porque representa mayor visibilidad y riesgo de ser depredados (Saunders *et al.*, 1991; Mills, 1995), lo cual, también desencadena cambios en el ensamblaje de comunidades (Mayfield *et al.*, 2010).

En paisajes antropogénicos con limitación en la regeneración natural, se puede realizar diferentes intervenciones de restauración, tal como facilitar la dispersión, descompactando el suelo y mantener parches de vegetación madura para el cruce de pequeños mamíferos. Igualmente sembrar bellotas, que de acuerdo a los análisis, es fundamental considerar las especies que presenten mayor tolerancia y plasticidad ante cambios de precipitación; así como considerar la retención de humedad de los suelos para planes exitosos de reforestación.

En este estudio se observó que, *Q. castanea* y *Q. mexicana* son especies potenciales para la reforestación de suelos como pastizales inducidos o con bajo contenido de nutrientes. Ambas tuvieron alta supervivencia en condiciones de estrés hídrico, relacionado con su mayor plasticidad morfológica, lo cual confiere ventaja en el establecimiento (Toledo-Aceves *et al.*, 2017). Asimismo, presentan características asociadas con especies pioneras: mayor biomasa en hojas y menos en raíces, semillas relativamente pequeñas para la dispersión (Corcuera *et al.*, 2002; Flores-Cano, 2007). La mayor biomasa en hojas y de tipo caducifolias, contribuye a los nutrientes del suelo e impulsa la microfauna benéfica para el establecimiento de plántulas (Lambers *et al.*, 2008; FAO, 2016b).

3. Conclusiones

De acuerdo a la primera hipótesis, se registró mayor retención de humedad en pastizal y tepetate con riego intermedio, aunque no se encontraron diferencias significativas en la supervivencia de plántulas con riego saturado. Sin embargo, la supervivencia disminuye en los tres suelos con sequía. Por lo tanto, si existen diferencias en la retención de humedad por tipo de suelo, debido a características como el contenido de carbono y porcentaje de arcilla.

La humedad es fundamental y representa un filtro dinámico en las diferentes etapas iniciales de vida de las plántulas de encino. En la emergencia de acuerdo a la especie, puede influir o no el tipo de suelo. La interacción suelo y humedad no generó diferencias en el crecimiento pero si en la supervivencia de las plántulas.

Las plántulas de *Q. castanea* y *Q. mexicana* son tolerantes a los cambios de humedad usados en este estudio, debido a que presenta alto porcentaje de supervivencia y no se encontraron diferencias en su mortalidad por la interacción del tipo de suelo y humedad. En contraste, la interacción determina la supervivencia de las plántulas de *Q. resinosa* y *Q. sartorii*, porque pueden sobrevivir en suelos perturbados pero con altos contenidos de humedad.

Las especies *Q. castanea* y *Q. mexicana*, presentan características de especie potencial para la restauración de sitios con características similares al de este estudio, mostraron mayor plasticidad morfológica ante condiciones de estrés hídrico y tienen características de especies pioneras.

Nuestros resultados de partición de varianza indican que la humedad edáfica, más que el tipo de suelo, es determinante para el establecimiento de las plántulas de encino.

Finalmente, la generación de conocimiento a esta escala, considerando la variabilidad de suelo y precipitaciones, puede ser una gran herramienta para la restauración de paisajes antropogénicos. Debido a que en condiciones naturales, está interacción modula la presencia de comunidades vegetales diversas, por lo que el manejo de la humedad del suelo es un factor importante para el establecimiento de especies de encino.

Referencias

- Acácio, V., Holmgren, M., Jansen, P. A., & Schrotter, O. (2007). Multiple recruitment limitation causes arrested succession in Mediterranean cork oak systems. *Ecosystems*. <https://doi.org/10.1007/s10021-007-9089-9>
- Aguilar-Romero, R., García-Oliva, F., Pineda-García, F., Torres, I., Peña-Vega, E., Ghilardi, A., & Oyama, K. (2016). Patterns of distribution of nine *Quercus* species along an environmental gradient in a fragmented landscape in central Mexico. *Botanical Sciences*. <https://doi.org/10.17129/botsci.620>
- Aguilar-Romero, R., Pineda-García, F., Paz, H., González-Rodríguez, Antonio, & Oyama, K. (2017). Differentiation in the water-use strategies among oak species from central Mexico. *Tree Physiology*. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx033>
- Álvarez-Zúñiga, E., Sánchez-González, A., & Valencia-Ávalos, S. (2010). Los encinos del Parque Nacional Los Mármoles, Hidalgo, México. *Madera Bosques*. <https://doi.org/10.21829/myb.2010.1641160>
- Arizaga, S., Cruz, J. M., Cabrales, M. S., & González, M. Á. B. (2009). *Manual de la biodiversidad de encinos michoacanos*. Instituto Nacional de Ecología. Retrieved from http://www2.ine.gob.mx/publicaciones/consultaPublicacion.html?id_pub=603
- Arriaga, C. L., Aguilar, V., & Espinoza, J. (2009). Regiones prioritarias y planeación para la conservación de la biodiversidad. *Capital Natural de México*. <https://doi.org/10.4067/S0717-66432002000200006>
- Baquedano, F. J., & Castillo, F. J. (2006). Comparative ecophysiological effects of drought on seedlings of the Mediterranean water-saver *Pinus halepensis* and water-spenders *Quercus coccifera* and *Quercus ilex*. *Trees - Structure and Function*, 20(6), 689–700. <https://doi.org/10.1007/s00468-006-0084-0>
- Benayas, J. M. R., Navarro, J., Espigares, T., Nicolau, J. M., & Zavala, M. A. (2005). Effects of artificial shading and weed mowing in reforestation of Mediterranean abandoned cropland with contrasting *Quercus* species. *Forest Ecology and Management*, 212(1–3), 302–314. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.03.032>
- Bolger, D. T., Alberts, A. C., Sauvajot, R. M., Potenza, P., Mccalvin, C., Tran, D., ... Soulé, M. E. (1997). Response of rodents to habitat fragmentation in coastal southern California. *Ecological Applications*.

- Bonfil, C. (2006). Regeneration and Population Dynamics of *Quercus rugosa* at the Ajusco Volcano, Mexico. In M. Kappelle (Ed.), *Ecology and Conservation of Neotropical Montane Oak Forests* (pp. 155–163). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/3-540-28909-7_12
- Bonfil, C., & Soberón, J. (1999). *Quercus rugosa* seedling dynamics in relation to its re-introduction in a disturbed Mexican landscape. *Applied Vegetation Science*. <https://doi.org/10.2307/1478982>
- Bonfil, M. C. (1998). *Dinámica poblacional y regeneración de Quercus rugosa: Implicaciones para la restauración de bosques de encino*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bonner, F. T., & Vozzo, J. A. (1987). *Seed biology and technology of Quercus. General Technical Report (GTR) SO-66*. <https://doi.org/10.2737/SO-GTR-66>
- Bussotti, F., Bettini, D., Grossoni, P., Mansuino, S., Nibbi, R., Soda, C., & Tani, C. (2002). Structural and functional traits of *Quercus ilex* in response to water availability. *Environmental and Experimental Botany*, 47, 11–23.
- Carevic, F. S., Fernández, M., Alejano, R., Vázquez-Piqué, J., Tapias, R., Corral, E., & Domingo, J. (2010). Plant water relations and edaphoclimatic conditions affecting acorn production in a holm oak (*Quercus ilex* L. ssp. *ballota*) open woodland. *Agroforestry Systems*, 78(3), 299–308. <https://doi.org/10.1007/s10457-009-9245-7>
- Cavender-Bares, J., & Bazzaz, F. A. (2000). Changes in drought response strategies with ontogeny in *quercus rubra*: Implications for scaling from seedlings to mature trees. *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/PL00008865>
- Challenger, A. (1998). *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México, pasado, presente y futuro de México. 1998*.
- Chesworth, W. (2008). *Encyclopedia of Soil Science*. (W. Chesworth, Ed.), *Soil Science Society of America Journal*. Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.2136/sssaj2008.0003br>
- CONABIO. (1989). *Sierra de Álvarez*. México. Retrieved from http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/rtp_098.pdf
- CONAFOR. (2014). *Programa Nacional Forestal 2014-2018*. México.
- Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*.

- <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>
- Corcuera, L., Camarero, J. J., & Gil-Pelegrín, E. (2002). Functional groups in *Quercus* species derived from the analysis of pressure-volume curves. *Trees - Structure and Function*. <https://doi.org/10.1007/s00468-002-0187-1>
- Cornelissen, J. H. C., Diez, P. C., & Hunt, R. (1996). Seedling Growth, Allocation and Leaf Attributes in a Wide Range of Woody Plant Species and Types. *The Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1016/j.tet.2011.04.055>
- Cox, D. R., & Oakes, D. (1984). *Analysis of survival data. Analysis of Survival Data*. <https://doi.org/10.1201/9781315137438>
- Daye, D. D., & Healey, J. R. (2015). Impacts of land-use change on sacred forests at the landscape scale. *Global Ecology and Conservation*. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2014.12.009>
- De la Riva, E., Pérez-Ramos, I., Navarro-Fernández, C., Olmo, M., Olmo, M., Marañón, T., & Villar, R. (2014). Rasgos funcionales en el género *Quercus*: estrategias adquisitivas frente a conservativas en el uso de recursos. *Ecosistemas*. <https://doi.org/10.7818/re.2014.23-2.00>
- Dey, D. C., Gardiner, E. S., Schweitzer, C. J., Kabrick, J. M., & Jacobs, D. F. (2012). Underplanting to sustain future stocking of oak (*Quercus*) in temperate deciduous forests. *New Forests*, 43(5–6), 955–978. <https://doi.org/10.1007/s11056-012-9330-z>
- Díaz, S., Cabido, M., & Casanoves, F. (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9, 113–122. <https://doi.org/10.2307/3237229>
- Donovan, L. a, West, J. B., & McLeod, K. W. (2000). *Quercus* species differ in water and nutrient characteristics in a resource-limited fall-line sandhill habitat. *Tree Physiology*, 20(1992), 929–936. <https://doi.org/10.1093/treephys/20.14.929>
- Douterlungne, D., Cortés Martínez, G. M., Badano, E. I., Flores Cano, J. A., & Flores Rivas, J. D. (2018). Restoring oak forests on bare ground using topsoil translocation. *Ecological Engineering*, 120(May), 76–84.
- Duelli, P. (1997). Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: An approach at two different scales. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(96\)01143-7](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(96)01143-7)

- Etchevers, Jorge D; Hidalgo, M; Prat, C. y Q. P. (2006). Tepetates of Mexico. In R. Lal (Ed.), *Encyclopedia of Soil Science* (pp. 1745–1748). New York: Marcel Dekker. <https://doi.org/10.1081/E-ESS-120017323>
- FAO. (2001). *Lecture Notes on the major Soils of the world. World Soil Resources Reports*. <https://doi.org/10.1136/gut.27.11.1400-b>
- FAO. (2009). *Guía para la descripción de suelos*. Roma, Italia.
- FAO. (2012). Forests and Climate Change Working Paper 10 Forest Management and Climate Change: a literature review Forest Management and Climate Change: a literature review. *Organization, Rome, 45*. Retrieved from <http://www.fao.org/docrep/015/md012e/md012e00.pdf>
- FAO. (2016a). *El estado de los bosques del mundo 2016*. Roma, Italia.
- FAO. (2016b). *Estado mundial del recurso suelo*. Roma, Italia. Retrieved from <http://www.crc.gov.co/index.php/ambiental/recursos/recurso-suelo>
- Flores-Cano, J. A. (2007). *Análisis de gradiente y dinámica sucesional de bosques de encino (Quercus) en las Sierras Madre Oriental y Occidental*. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. <https://doi.org/10.1007/bf00916845>
- Foley, J. A., Defries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., ... Snyder, P. K. (2005). Global Consequences of Land Use. *Science, 309*, 570–574. <https://doi.org/10.1126/science.1111772>
- Fotelli, M. N., Radoglou, K. M., & Constantinidou, H. I. (2000). Water stress responses of seedlings of four Mediterranean oak species. *Tree Physiology, 20*, 1065–1075. <https://doi.org/10.1093/treephys/20.16.1065>
- García-Ruiz, J. M., Beguería, S., Nadal-Romero, E., González-Hidalgo, J. C., Lana-Renault, N., & Sanjuán, Y. (2015). A meta-analysis of soil erosion rates across the world. *Geomorphology*. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2015.03.008>
- Germaine, H. L., & McPherson, G. R. (1998). Effects of Timing of Precipitation and Acorn Harvest Date on Emergence of *Quercus emoryi*. *Journal of Vegetation Science, 9*(2), 157–160. <https://doi.org/10.2307/3237114>
- Ghimire, C. P., Bruijnzeel, L. A., Lubczynski, M. W., & Bonell, M. (2014). Negative trade-off between changes in vegetation water use and infiltration recovery after reforestation degraded pasture land in the Nepalese Lesser Himalaya. *Hydrology and Earth System*

- Sciences*, 18(12), 4933–4949. <https://doi.org/10.5194/hess-18-4933-2014>
- Gómez, J. M. (2004). Bigger is not always better: Conflicting selective pressures on seed size in *Quercus ilex*. *Evolution*, 58(1), 71–80. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01574.x>
- Greenwood, S., Ruiz-Benito, P., Martínez-Vilalta, J., Lloret, F., Kitzberger, T., Allen, C. D., ... Jump, A. S. (2017). Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. *Ecology Letters*. <https://doi.org/10.1111/ele.12748>
- Grubb, P. J. (1977). The Maintenance of Species-Richness in Plant Communities: the Importance of the Regeneration Niche. *Biological Reviews*, 52(1), 107–145. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1977.tb01347.x>
- Horton, R. E. (1933). The role of infiltration in the hydrologic cycle. *Transactions of the American Geophysical Union*, 445–460. <https://doi.org/10.1029/TR014i001p00446>
- Huerta-Paniagua, R., & Rodríguez-Trejo, D. A. (2011). EFECTO DEL TAMAÑO DE SEMILLA Y LA TEMPERATURA EN LA GERMINACIÓN DE *Quercus rugosa* Née. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales Y Del Ambiente*, XVII(2), 179–187. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2010.08.053>
- Ibáñez, B., Gómez-Aparicio, L., Ávila, J. M., Pérez-Ramos, I. M., & Marañón, T. (2017). Effects of *Quercus suber* Decline on Woody Plant Regeneration: Potential Implications for Successional Dynamics in Mediterranean Forests. *Ecosystems*. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-0044-5>
- INEGI. (2009). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos.
- INEGI. (2014). *Anuario estadístico y geográfico de los Estados Unidos Mexicanos 2014*. *Anuario estadístico y geográfico de los Estados Unidos Mexicanos 2014*. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2015.04.096>
- Kaplan, E. L., & Meier, P. (1958). Nonparametric Estimation from Incomplete Observations. *Journal of the American Statistical Association*. <https://doi.org/10.1080/01621459.1958.10501452>
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*. <https://doi.org/10.2307/3235676>

- Kobe, R. K., Likens, G. E., & Eagar, C. (2002). Tree seedling growth and mortality responses to manipulations of calcium and aluminum in a northern hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(6), 954–966. <https://doi.org/10.1139/x02-018>
- Kolb, T. E., Steiner, K. C., McCormick, L. H., & Bowersox, T. W. (1990). Growth response of northern red-oak and yellow-poplar seedlings to light, soil moisture and nutrients in relation to ecological strategy. *Forest Ecology and Management*, 38(1–2), 65–78. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(90\)90086-Q](https://doi.org/10.1016/0378-1127(90)90086-Q)
- Kubiske, M. E. ., & Abrams, M. D. (1992). Photosynthesis, water relations, and leaf morphology of xeric versus mesic *Quercus rubra* ecotypes in central Pennsylvania in relation to moisture stress. *Can. J. For. Res.*, 22, 1402–1407.
- Lambers, H., Chapin, F. S., & Pons, T. L. (2008). *Plant physiological ecology. Plant Physiological Ecology*. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-78341-3>
- Leishman, M. R., Wright, I. J., Moles, A. T., & Westoby, M. (2000). The evolutionary ecology of seed size. In *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. <https://doi.org/10.1079/9780851994321.0000>
- Loftis, D., & McGee, C. E. (1993). Oak Regeneration: Serious Problems Practical Recommendations. *Oak Regeneration: Serious Problems Practical Recommendations*.
- Long, T. J. ., & Jones, R. H. (1996). Seedling growth strategies and seed size effects in fourteen oak species native to different soil moisture habitats. *Trees*, 11, 1–8.
- Maeto, K., & Ozaki, K. (2003). Prolonged diapause of specialist seed-feeders makes predator satiation unstable in masting of *Quercus crispula*. *Oecologia*, 137(3), 392–398. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1381-6>
- Mancilla-Leytón, J. M., Leiva, M. J., & Martín Vicente, Á. (2016). Soil compaction and water availability affect growth and survival of *Quercus ilex* subsp. *ballota* seedlings under different light environments. *New Forests*, 47(4), 621–633. <https://doi.org/10.1007/s11056-016-9534-8>
- Manos, P. S., Doyle, J. J., & Nixon, K. C. (1999). Phylogeny, biogeography, and processes of molecular differentiation in *Quercus* subgenus *Quercus* (Fagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12(3), 333–349. <https://doi.org/10.1006/mpev.1999.0614>

- Mayfield, M. M., Bonser, S. P., Morgan, J. W., Aubin, I., McNamara, S., & Vesk, P. A. (2010). What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography*. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00532.x>
- Mills, L. S. S. (1995). Edge Effects and Isolation: Red-Backed Voles on Forest Remnants. *Conservation Biology*. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.9020395.x>
- Molinillo, M., Lasanta, T., & García-Ruiz, J. M. (1997). Managing mountainous degraded landscapes after farmland abandonment in the Central Spanish Pyrenees. *Environmental Management*. <https://doi.org/10.1007/s002679900051>
- Murray, P., Crotty, F., & Eekeren, N. van. (2012). Management of Grassland Systems, Soil, and Ecosystem Services. In *Soil Ecology and Ecosystem Services*. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199575923.003.0024>
- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., ... Purvis, A. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, *520*(7545), 45–50. <https://doi.org/10.1038/nature14324>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., ... Wagner, H. (2016). Vegan: Community Ecology Package. URL <https://Cran.r-Project.Org>, <https://Github.Com/Vegandevs/Vegan>. <https://doi.org/10.4135/9781412971874.n145>
- Oldfield, S., & Eastwood, A. (2007). *The Red List of Oaks*. IUCN.
- Ostberg, S., Schaphoff, S., Lucht, W., & Gerten, D. (2015). Three centuries of dual pressure from land use and climate change on the biosphere. *Environmental Research Letters*. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/4/044011>
- Ostfeld, R. S., Jones, C. G., & Wolff, J. O. (1996). Of Mice and Mast: Ecological connections in eastern deciduous forests. *BioScience*, *46*(5), 323–330. <https://doi.org/10.2307/1312946>
- Pajares-Moreno, S., Gallardo-Lancho, J. F., & Etchevers-Barra, J. D. (2010). Indicadores bioquímicos en suelos de un transecto altitudinal en el eje neovolcánico Mexicano. *Agrociencia*. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-802388-4.00008-2>
- Pérez Mojica, E., & Valencia-A., S. (2017). Estudio preliminar del género *Quercus* (Fagaceae) en Tamaulipas , México Preliminary study of the genus *Quercus*

- (Fagaceae) in Tamaulipas , Mexico Resumen : Abstract : *Acta Botanica Mexicana*, 120(Julio), 59–111.
- Perkins, K. S., Nimmo, J. R., Medeiros, A. C., Szutu, D. J., & von Allmen, E. (2014). Assessing effects of native forest restoration on soil moisture dynamics and potential aquifer recharge, Auwahi, Maui. *Ecohydrology*. <https://doi.org/10.1002/eco.1469>
- R Core Team. (2013). R: A language and environment for statistical computing. *Vienna: R Foundation for Statistical Computing*. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-74686-7>
- Ramírez-Valiente, J. A. ., & Cavender-Bares, J. (2017). Evolutionary trade-offs between drought resistance mechanisms across a precipitation gradient in a seasonally dry tropical oak (*Quercus oleoides*). *Tree Physiology*, 37(7), 889–901. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx040>
- Rey Benayas, J. (2007). Abandonment of agricultural land: an overview of drivers and consequences. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*, 2(057). <https://doi.org/10.1079/PAVSNR20072057>
- Richter, D. D., Markewitz, D., Heine, P. R., Jin, V., Raikes, J., Tian, K., & Wells, C. G. (2000). Legacies of agriculture and forest regrowth in the nitrogen of old-field soils. *Forest Ecology and Management*. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00399-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00399-6)
- Rzedowski, J. (1978). Capítulo 16. Bosque de *Quercus*. *Vegetación de México*.
- Sabás-Rosales, J. L., Sosa-Ramírez, J., & Luna-Ruiz, J. D. J. (2015). Diversidad, distribución y caracterización básica del hábitat de los encinos (*Quercus*: Fagaceae) del estado de San Luis Potosí, México. *Botanical Sciences*, 93(4), 881–897. <https://doi.org/10.17129/botsci.205>
- Sakamoto, Y., Ishiguro, M., & Kitagawa, G. (1986). *Akaike information criterion statistics*. *Akaike Information Criterion Statistics* (Reidel Pub). [https://doi.org/10.1016/0378-4754\(87\)90094-2](https://doi.org/10.1016/0378-4754(87)90094-2)
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J., & Margules, C. R. (1991). Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology*. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1991.tb00384.x>
- SER. (2004). Principios de SER International sobre la restauración ecológica. *Society for Ecological Restoration International*, 1–15. Retrieved from www.ser.org

- Shvidenko, A., Barber, C. V., Persson, R., Gonzalez, P., Hassan, R., Lakyda, P., ... Scholes, B. (2005). Chapter 21. Forest and Woodland Systems. In *The Millenium Ecosystems Assessment Series (MEA). Ecosystems and Human Well-being: Current Status and Trends. Volulme 1*. <https://doi.org/10.1016/j.fm.2010.10.016>
- SMN. (2010). Estación climatológica San Nicolas Tolentino, San Luis Potosí. Retrieved December 13, 2018, from <http://smn.cna.gob.mx/tools/RECURSOS/Normales5110/NORMAL24071.TXT>
- Toledo-Aceves, T., López-Barrera, F., & Vásquez-Reyes, V. (2017). Preliminary analysis of functional traits in cloud forest tree seedlings. *Trees*, *31*(4), 1253–1262. <https://doi.org/10.1007/s00468-017-1543-5>
- Tyagi, J. V., Qazi, N., Rai, S. P., & Singh, M. P. (2013). Analysis of soil moisture variation by forest cover structure in lower western Himalayas , India, *24*. <https://doi.org/10.1007/s11676-013-0355-8>
- Valencia-Cuevas, L., Mussali-Galante, P., Piñero, D., Castillo-Mendoza, E., Rangel-Altamirano, G., & Tovar-Sánchez, E. (2015). Hybridization of *Quercus castanea* (Fagaceae) across a red oak species gradient in Mexico. *Plant Systematics and Evolution*, *301*(4), 1085–1097. <https://doi.org/10.1007/s00606-014-1151-4>
- Valencia-Cuevas, L., Piñero, D., Mussali-Galante, P., Valencia-Ávalos, S., & Tovar-Sánchez, E. (2014). Effect of a red oak species gradient on genetic structure and diversity of *Quercus castanea* (Fagaceae) in Mexico. *Tree Genetics and Genomes*, *10*(3), 641–652. <https://doi.org/10.1007/s11295-014-0710-8>
- Valencia, S. A. (2004). Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de La Sociedad Botánica de México*. <https://doi.org/ISSN:1405-2091>
- Valladares, F., & Sánchez-Gómez, D. (2006). Ecophysiological traits associated with drought in Mediterranean tree seedlings: Individual responses versus interspecific trends in eleven species. *Plant Biology*, *8*(5), 688–697. <https://doi.org/10.1055/s-2006-924107>
- Vázquez-Villagrán, M. L. (2000). Fagaceae Dumort. In P. Dávila, J. L. Villaseñor, R. Medina, & T. O. (Eds.), *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán* (p. 39). México: Instituto de Biología, UNAM.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E.

- (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, *116*(5), 882–892.
<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Vose, J. M., Sun, G., Ford, C. R., Bredemeier, M., Otsuki, K., Wei, X., ... Zhang, L. (2011). Forest ecohydrological research in the 21st century: What are the critical needs? *Ecohydrology*, *4*(2), 146–158. <https://doi.org/10.1002/eco.193>
- Walck, J. L., Hidayati, S. N., Dixon, K. W., Thompson, K., & Poschlod, P. (2011). Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology*, *17*(6), 2145–2161. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02368.x>
- Wright, I. J., Ackerly, D. D., Bongers, F., Harms, K. E., Ibarra-Manriquez, G., Martinez-Ramos, M., ... Wright, S. J. (2007). Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany*. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl066>
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Zavala-Chávez, F. (2001). *Introducción a la Ecología de la Regeneración Natural de Encinos*. México: Universidad Autónoma Chapingo.
- Zavala-Chávez, F. ., & García-Moya, E. (1998). Consideraciones sobre la dinámica de plántulas de encinos en la Sierra de Pachuca, Hidalgo, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales Y Del Ambiente*, *4*, 207–214.
- Zavala-Chávez, F., & García-Sánchez, F. (1999). Aspectos fisonómicos de los encinares de la Sierra de Álvarez, San Luis Potosí, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y Del Ambiente*, *5*(1), 27–35.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387667-6.00013-0>

Anexos

Anexo 1. Registros de variables fisiológicas en plántulas de *Quercus resinosa* del día 19 de abril de 2018.

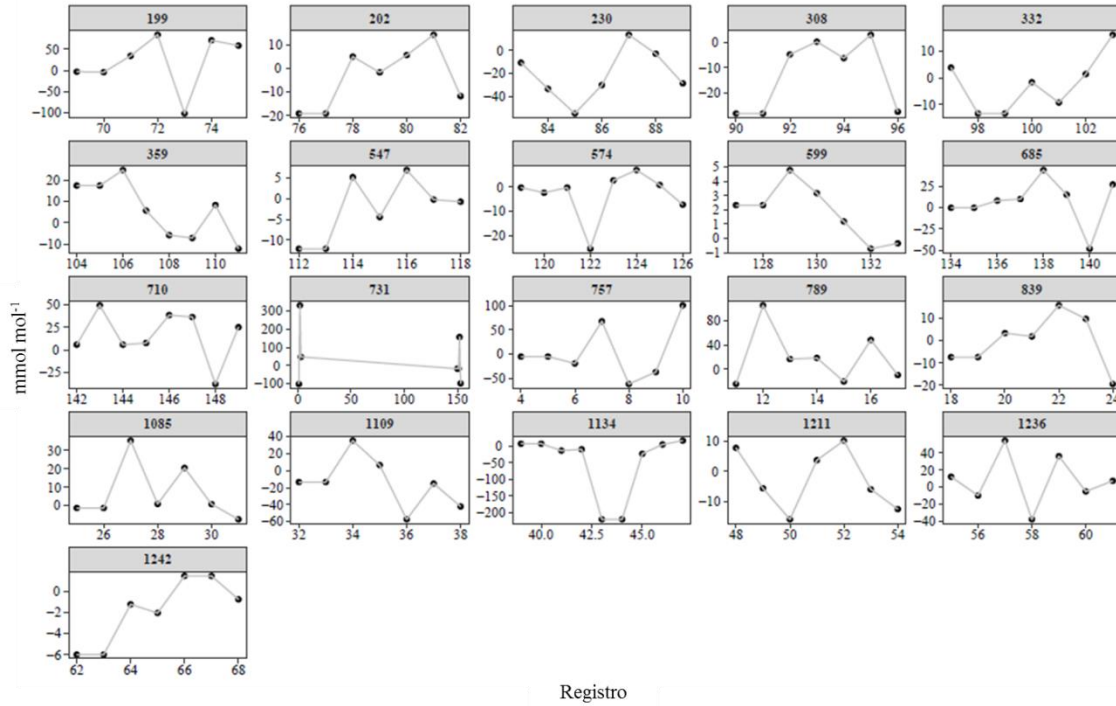


Figura 21. Registros de WUE en plántulas de *Quercus resinosa*. Cada panel representa una hoja de la plántula, los puntos son registros.

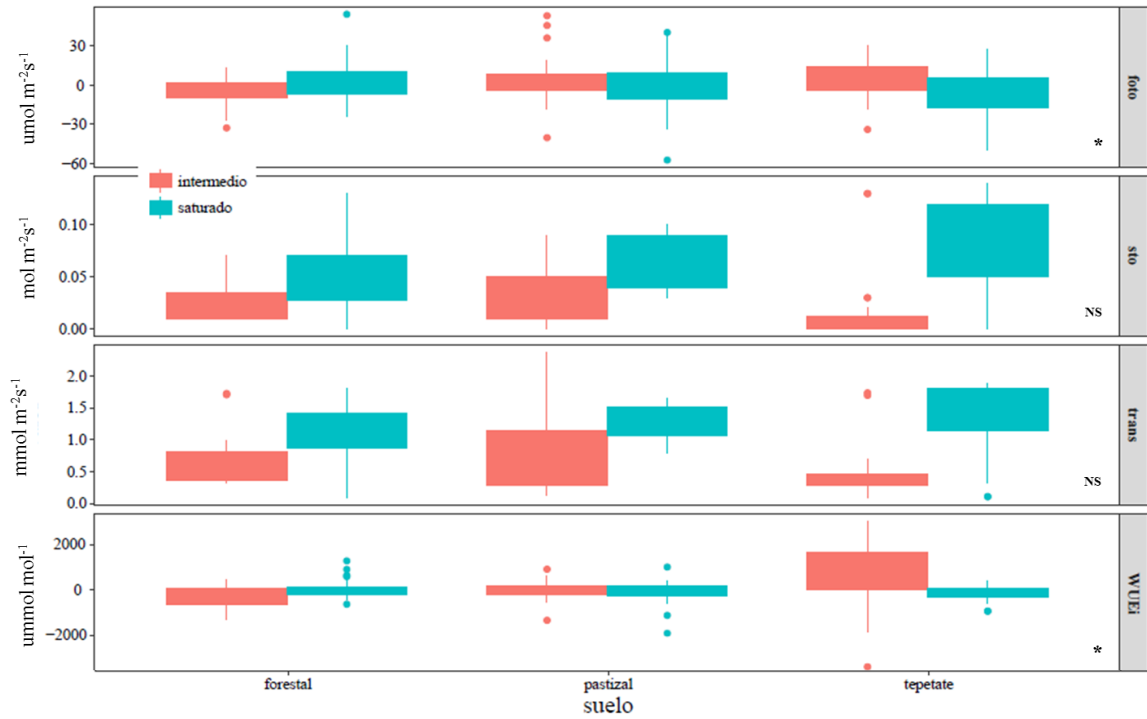


Figura 22. Diferencias de las diferentes variables fisiológicas entre tratamientos. Foto = tasa fotosintética, sto = conductancia estomática, trans = tasa de transpiración, WUEi = uso eficiente del agua intrínseca. (ANOVA, * = $P < 0.05$, NS = No significativo).