



POSGRADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

**EFEECTO DEL TAMAÑO DE LA BELLOTA Y DEL CAMBIO CLIMÁTICO
SOBRE LA GERMINACIÓN DE ENCINOS (*QUERCUS* SPP.)**

Tesis que presenta

Erik José Sánchez Montes de Oca

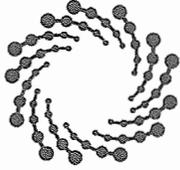
Para obtener el grado de

Doctor en Ciencias Ambientales

Director de la Tesis

Dr. Ernesto Iván Badano

San Luis Potosí, México, Agosto de 2019



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

Constancia de aprobación de la tesis

La tesis “Efecto del tamaño de la bellota y del cambio climático sobre la germinación de encinos (*Quercus* spp.)”, presentada para obtener el Grado de Doctor en Ciencias Ambientales, fue elaborada por Erik José Sánchez Montes de Oca y aprobada el 23 de agosto de 2019 por los suscritos, designados como Jurado de Tesis por el Colegio de Profesores de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

Dr. Ernesto Iván Badano

Director de tesis

Dr. Joel David Flores Rivas

Sinodal

Dr. Jorge Alberto Flores Cano

Sinodal

Dr. Felipe Barragán Torres

Sinodal

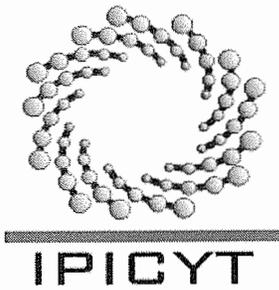


Créditos Institucionales

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. Ernesto Iván Badano.

Durante la realización del trabajo, el autor recibió una beca académica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Número de Registro 150830). y del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A. C.

Esta investigación de tesis fue financiada por el proyecto “Dinámicas de reclutamiento de encinos (*Quercus* spp.) en escenarios de cambio climático” del Fondo Sectorial de Investigación para la Educación SEP-CONACYT clave CB-2013/221623, a cargo del Dr. Ernesto I. Badano.



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 018 del Libro Primero de Actas de Exámenes de Grado del Programa de Doctorado en Ciencias Ambientales está asentado lo siguiente:

En la ciudad de San Luis Potosí a los 23 días del mes de agosto del año 2019, se reunió a las 16:00 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
Dr. Felipe Barragán Torres	Secretario	IPICYT
Dr. Ernesto Iván Badano _	Sinodal	IPICYT
Dr. Jorge Alberto Flores Cano	Sinodal externo	UASLP

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

DOCTOR EN CIENCIAS AMBIENTALES

sustentó el C.

Erik José Sánchez Montes de Oca

sobre la Tesis intitulada:

Efecto del tamaño de la bellota y del cambio climático sobre la germinación de encinos (Quercus spp.)

que se desarrolló bajo la dirección de

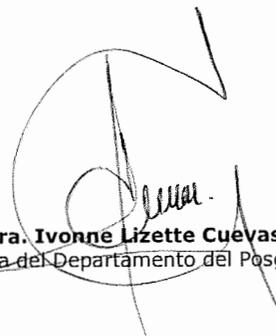
Dr. Ernesto Iván Badano _

El Jurado, después de deliberar, determinó

APROBARLO

Dándose por terminado el acto a las 17:50 horas, procediendo a la firma del Acta los integrantes del Jurado. Dando fe el Secretario Académico del Instituto.

A petición del interesado y para los fines que al mismo convengan, se extiende el presente documento en la ciudad de San Luis Potosí, S.L.P., México, a los 23 días del mes de agosto de 2019.


Mtra. Ivonne Lizette Cuevas Vélez
Jefa del Departamento del Posgrado


Dr. Marcial Bonilla Marín
Secretario Académico



Dedicatoria

A Erika Natalia por ser un ejemplo de lucha y vida, eres más fuerte que yo.

A los papas y hermanos por su apoyo, durante todos estos años.

Agradecimientos

Agradezco al M.C. Juan Pablo Rodas Ortiz por el apoyo y su asesoría en el uso de instrumental de laboratorio.

Se agradece el apoyo financiero para la investigación aportado por el proyecto “Dinámicas de reclutamiento de encinos (*Quercus* spp.) en escenarios de cambio climático” (Fondo Sectorial de Investigación para la Educación SEP-CONACYT clave CB-2013/221623), cuyo responsable técnico es el Dr. Ernesto Iván Badano.

Por su ayuda para mejorar y hacer de este un trabajo de investigación decente a los Doctores Ernesto, Jorge, Felipe y Joel.

Al grupo de trabajo del proyecto “Dinámicas de reclutamiento de encinos (*Quercus* spp.) en escenarios de cambio climático” Nathalie, Cynthia, Francisco, a los que apoyaron en los experimentos de campo Lilia Elizabeth, Ana Bárbara, Alejandra, Adriana, así como a todos aquellos que participaron en algún momento en las actividades de este proyecto.

A Edith por ayudarme en la primera parte de la tesis, hiciste un buen trabajo, de lo contrario no habría capítulo 1.

A los amigos, compañeros de maestría y doctorado por compartir tiempo estos años en el IPICYT, Nathalie, Ernesto, Cynthia, Francisco, Dalia, Yareni, Nohemi, Erika, Edgardo, Laura, Carlos, Víctor, Ángel, Gabriela, Mónica, Antonio, Antonio, Lupita, Joel, Efrén, Luis Fernando, Francisco, Adrián, Norma, etc, etc, podría seguir, pero es la generación de maestría 2013-2015, doctorado 2015-2019, incluyendo a los de la UASLP, de todas las divisiones del IPI que coincidimos en algún momento espacio temporal, si me hace falta un alguien me avisan. No se me olvida a los del fut de los fines de semana del azul gol e indors lomas. Los técnicos de la DCA, personal administrativo y otros del IPI.

A los amigos externos Nayeli Prieto y familia.

A los amigos carnales del pueblo Enrique, Cándido, Jorge, Rufino, Mario, Agustín, David, Isaías, César, Gary, etc etc.

A Ariadna por cuidar de Natalia y estar al pendiente de ella, durante este tiempo.

Finalmente, a la sociedad porque con el pago de los impuestos tuve una beca (150830) y gracias a eso el grado de Doctor, aunque no lean esta tesis y por ahora no le den importancia, es bien aprovechado se utiliza para generar conocimiento a futuro, para el bienestar de todos.

CONTENIDOS

Constancia de aprobación de tesis	ii
Créditos institucionales	iii
Acta de examen	iv
Dedicatoria	v
Agradecimientos	vi
Resumen	1
Palabras clave	2
Abstract	3
Keywords	4
Introducción general	5
Capítulo I: La variabilidad en los atributos de los árboles parentales explican diferencias en el tamaño de las semillas y sus efectos sobre la germinación	
Introducción	9
Materiales y métodos	12
Descripción de la fenología de <i>Quercus resinosa</i> en la región	12
Población de estudio	12
Estimación de la biomasa de las semillas	14
Atributos de los árboles, las ramillas terminales y las bellotas	14
Ensayo de germinación de semillas y supervivencia de plántulas	16
Resultados	18
Estimación de la biomasa de las semillas	18
Relaciones entre atributos de árboles, ramillas terminales y bellotas	19
Germinación de semillas y supervivencia de plántulas	19
Discusión	23
Estimación de la biomasa de las semillas	23
Relaciones entre atributos de árboles, ramillas terminales y bellotas	24
Germinación de semillas y desempeño de las plántulas	26
Capítulo II: El peso de las bellotas como determinante de la germinación en encinos rojos y blancos	
Introducción	28
Materiales y métodos	31
Colecta de bellotas de especies de encinos	31
Experimento de germinación en invernadero	32
Peso fresco, biomasa seca y contenido de agua de las bellotas	35

Resultados	35
Efectos interespecíficos del peso fresco de bellotas sobre la germinación	35
Efectos intraespecíficos del peso fresco de las bellotas en la germinación	37
Peso fresco, biomasa seca y contenido de agua de las bellotas	39
Discusión	43
Capítulo III: El peso de las bellotas como determinante de la germinación en encinos rojos y blancos	
Introducción	46
Materiales y métodos	48
Zona de estudio	48
Predicciones de cambio climático	49
Descripción de las especies y colecta del material vegetal	51
Biomasa de la semilla	52
Diseño de los experimentos en campo	52
Monitoreo microclimático	54
Experimentos de destino de las semillas	55
Experimentos de respuestas de las plántulas	58
Resultados	59
Relaciones entre atributos de las semillas y las bellotas	59
Simulación de cambio climático	61
Microclima en las parcelas control y CCS	61
Destino de las semillas	65
Respuestas de las plántulas	67
Discusión	69
Simulaciones de cambio climático	69
Microclima en las parcelas control y CCS	70
Destino de las semillas	70
Respuestas de las plántulas	73
Conclusiones generales	75
Bibliografía	77

RESUMEN

La producción de semillas en ecosistemas forestales está regulada por factores ambientales y genéticos, donde los árboles parentales influyen en los rasgos de las semillas. Así, el tamaño de las semillas puede influir en la germinación y supervivencia de las plántulas a nivel interespecífico e intraespecífico. Por otra parte, los modelos climáticos predicen aumentos de temperatura y disminuciones en la precipitación para la mayor parte de México, por lo que se puede esperar que especies arbóreas con semillas recalcitrantes sean susceptibles a estos cambios y se reduzca su reclutamiento. Los encinos (género *Quercus*; familia Fagaceae) producen frutos secos, uniseminados, tipo nuez denominados “bellotas”, que son altamente recalcitrantes y presentan gran variabilidad en su tamaño. México es el centro de diversificación más importante de este grupo (tres secciones del subgénero *Quercus*: *Lobatae*, *Quercus* y *Protobalanus*). Lo anterior proporciona una oportunidad excepcional para evaluar los efectos de los árboles parentales sobre el tamaño de las bellotas y el efecto de este rasgo sobre la germinación y supervivencia de plántulas, tanto a nivel interespecífico como intraespecífico. Además, teniendo en cuenta la alta variabilidad en este rasgo, se puede evaluar su relevancia en escenarios de cambio climático. Para alcanzar estos objetivos, se desarrollaron experimentos en condiciones controladas y en campo. En el primer capítulo de la tesis, se evalúa el efecto a partir de los atributos de árboles parentales sobre el tamaño de las bellotas, su germinación y la supervivencia de plántulas. Esto se realizó midiendo atributos de los árboles parentales y evaluando si estaban asociados a la producción de bellotas y su tamaño. Los resultados indicaron que la cantidad de bellotas producidas y su tamaño están determinadas por los atributos foliares de las ramillas terminales donde se desarrollan los frutos. Además, conforme aumenta el peso de las bellotas, se incrementa su probabilidad de germinación. El segundo capítulo de la tesis aborda los efectos de las diferencias en el tamaño de las bellotas sobre la germinación a nivel interespecífico e intraespecífico. Para esto se seleccionaron bellotas de encinos rojos (sección *Lobatae*) y encinos blancos (sección *Quercus*) de la Sierra de Álvarez (San Luis Potosí) con los que se desarrolló un experimento de jardín común donde se sembraron bellotas viables de estas especies. Los resultados indicaron que los encinos blancos producen bellotas más grandes que los rojos, lo que influye positivamente en las tasas de germinación. A nivel intraespecífico, la germinación de bellotas en encinos rojos depende fuertemente de la biomasa seminal, mientras que estos efectos son menos notorios en encinos blancos. En el tercer y último capítulo de esta tesis se enfoca en la relevancia del tamaño de las bellotas para el reclutamiento de

encinos en escenarios de cambio climático y de cambio en el uso del suelo. Para ello, se desarrollaron experimentos de campo donde se sembraron bellotas de diferentes tamaños al interior del bosque y en campos abandonados, simulando en ambos hábitats condiciones de cambio climático que se contrastaron contra controles bajo el clima actual. En estos experimentos se evaluaron los efectos de tamaño de las bellotas sobre el destino de las semillas y la emergencia y supervivencia de plántulas durante un año. Los resultados indican que el cambio climático promoverá la desecación de bellotas, tanto en los bosques como en los campos abandonados, lo que reducirá sus tasas de germinación. No obstante, estos efectos serán dependientes del tamaño de las bellotas. Asimismo, el cambio climático pudiera incrementar la tasa de parasitismo de las bellotas por insectos, mientras que disminuiría la probabilidad de que sean infectadas por hongos patógenos. Por otra parte, la probabilidad de emergencia y supervivencia de plántulas se incrementó con el tamaño de las bellotas, y estos efectos fueron más marcados en escenarios de cambio climático que bajo el clima actual. Los resultados de esta tesis permiten sugerir que el cambio climático constituye una amenaza para los bosques de encinos, al menos en México, ya que pudiera reducir las tasas de reclutamiento de estas especies. Los resultados de los experimentos de campo también permiten proponer que es este fenómeno puede constituir una presión ambiental fuerte sobre la germinación de semillas y establecimiento de plántulas, desplazando las probabilidades de ocurrencia de ambos procesos hacia mayores tamaños de bellotas.

Palabras Clave: encinos, biomasa seminal, efectos maternos, tamaño de semilla, germinación, cambio climático, bosques, campos abandonados, plántulas.

ABSTRACT

Seed production in forest ecosystems is regulated by environmental and genetic factors, where parental trees influence on seed traits. In this way, seed size can influence germination and survival of seedlings, both at interspecific and intraspecific levels. On the other hand, climate models predict that temperature will increase and rainfall will reduce across Mexico and, thus, tree species with recalcitrant seeds are likely to be highly susceptible to these changes and their recruitment is expected to be reduced. The oaks (genus *Quercus*; family Fagaceae) produce single-seed nuts, namely “acorns” that are highly recalcitrant and exhibit great variability in their sizes. Mexico is the most important diversification center of this group (three sections of the *Quercus* subgenus: *Lobatae*, *Quercus* and *Protobalanus*). This provides an exceptional opportunity to evaluate the effects of parental trees on acorn size of acorns and the manner in which this trait affects germination and survival of seedlings at interspecific and intraspecific levels. Additionally, taking into account this elevated variability in acorn size, the relevance of this trait under climate change scenarios can be also assessed. To achieve these objectives, we conducted experiments under controlled laboratory conditions and in the field. The first chapter of this thesis focuses on the effects of parental trees on acorn size, their germination and seedling survival. For this, we measured attributes of parental trees and assessed whether they were associated with acorn production and their size. Our results indicated that acorn production and their size are determined by the foliar attributes of the terminal branches in which these fruits are developed. Additionally, as the weight of the acorns increases, their germination probability raises. The second chapter of the thesis addresses the effects of differences in acorn size on germination at interspecific and intraspecific levels. For this, we collected acorns of red oaks (*Lobatae* section) and white oaks (*Quercus* section) in Sierra de Álvarez (San Luis Potosí) and performed a common garden experiment. The results of this experiment indicated that white oaks produce larger acorns than red oaks, while this positively influences their germination rates. At the intraspecific level, germination of acorns in red oaks strongly depends on seminal biomass, while these effects are less noticeable in white oaks. In the third chapter of this thesis focuses on the relevance of acorn size on seedling recruitment climate change in scenarios and in land use change scenarios. For this, we developed field experiments where acorns of different sizes were sown inside the forest and in abandoned fields, simulating climate change conditions in both habitats that were contrasted against controls under the current climate. In these experiments, we assessed the effects of acorn size on seed fate,

as well as on the emergence and survival of seedling for one year. The results indicated that climate change will promote acorn drying in forests and abandoned fields, and this will reduce their germination rates. However, these effects will be dependent on the size of the acorns. Likewise, climate change could increase the rate of parasitism of acorns by insects, while it could decrease the probability of acorn infestation by pathogenic fungi. The probability of emergence and survival of seedlings increased with the size of the acorns and these effects were more marked in climate change scenarios than under the current climate. The results of this thesis suggest that climate change constitutes a threat for oak forests, at least in Mexico, because it could reduce the recruitment rates of these species. The results of the field experiments also allow us to propose that this phenomenon constitute a strong environmental pressure for seed germination and seedling establishment, displacing the probabilities of occurrence of both processes towards larger acorn sizes.

Keywords: oaks, seminal biomass, maternal effects, seed size, germination, climate change, forests, abandoned fields, seedlings.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La producción de semillas en los ecosistemas forestales está regulada por diversos factores, incluyendo la disponibilidad de recursos, las condiciones ambientales, el nivel de estrés fisiológico al que están sometidos los árboles, los atributos genéticos de las especies y la variabilidad intraespecífica entre los individuos (Castro 1999). Así, las semillas reciben información genética propia de la especie, la cual se transmite mediante la segregación de genes vinculada a la reproducción sexual, como también del medio ambiente donde fueron producidas, lo cual se asocia a las condiciones ambiental a las que estuvo sometido el árbol parental y son independientes de su genotipo (Roach & Wulf 1987; Mousseau & Fox 1998; Weinhold 2006; Bassdorf et al. 2008). Toda esta información, genética y ambiental, que reciben las semillas de los árboles parentales influye tanto sobre su germinación (ej., periodo de latencia, velocidad de germinación, etc.) como en el desempeño de las plántulas resultantes (Foster 1986; Westoby et al. 1992). Uno de los principales rasgos de las semillas que definen los árboles parentales es su tamaño, generalmente definido como la biomasa seminal (es decir, el peso seco de la semilla).

La variación en el tamaño de las semillas entre especies de plantas se ha atribuido a presiones selectivas que han moldeado diferentes estrategias ecológicas (Mousseau & Fox 1998; Castro 1999). En términos generales, se ha propuesto que las especies que producen semillas de mayor tamaño están asociadas con ambientes donde predomina la competencia interespecífica durante la etapa de reclutamiento, ya que una mayor biomasa seminal usualmente da lugar a plántulas más vigorosas con elevada capacidad competitiva, en comparación con las de especies que producen semillas de menor tamaño (Foster 1986; Silvertown 1989; Westoby et al. 1992; Leishman & Westoby 1994). Por otro lado, las especies con semillas pequeñas usualmente se corresponden con ambientes donde predominan elevados niveles de estrés térmico e hídrico, donde una menor biomasa seminal puede conferirles latencia hasta que las condiciones sean favorables para la germinación (Foster 1986; Silvertown 1989; Leishman et al. 2000). En este sentido, se puede proponer que la variabilidad interespecífica en el tamaño de las semillas es un rasgo adaptativo que define en qué ambientes una especie puede reclutar con éxito.

La variabilidad intraespecífica en el tamaño de la semilla, por otra parte, ha sido principalmente atribuida a efectos maternos no vinculados al genotipo de las plantas parentales (Barlaguer et al. 2001). Bajo esta premisa, pudieran establecerse relaciones entre el tamaño de las

semillas y los rasgos de los árboles que les dieron origen para explorar cuáles características de los árboles parentales son determinantes de la biomasa seminal. Asimismo, si el tamaño de la semilla influye sobre los procesos involucrados en el reclutamiento de la especie (ej., germinación y supervivencia de las plántulas), la variabilidad intraespecífica en este rasgo pudiera conferir diferentes niveles de tolerancia a las etapas tempranas del ciclo de vida de la especie cuando enfrentan cambios ambientales.

En la era del cambio climático se están generando condiciones ambientales adversas para el reclutamiento de muchas especies de árboles, principalmente en bosques templados y tropicales (Badano 2011; Ibáñez et al. 2014). Para muchos de estos ecosistemas, los modelos de circulación general incluidos en el último reporte del Grupo Intergubernamental de Expertos en Cambio Climático (IPCC) predicen que la temperatura media del aire aumentará y la precipitación anual disminuirá (Giorgetta et al. 2013; Schmidt et al. 2013), lo cual puede afectar negativamente el reclutamiento de especies arbóreas. Esto es especialmente válido para especies que producen semillas recalcitrantes, cuyas semillas pierden viabilidad rápidamente cuando las condiciones ambientales promueven la pérdida de agua (Pritchard et al. 2004; Vieira & Scariot 2006; Walck et al. 2011; Badano et al. 2019), ya que condiciones más cálidas y secas favorecerían su desecación. Sin embargo, la biomasa de las semillas puede ser un determinante de la germinación a futuro, donde semillas de mayor tamaño pudieran ser más tolerantes a la desecación al enfrentarse con estos escenarios climáticos y, por lo tanto, pudieran tener mayores probabilidades de germinar.

Los cambios en la temperatura y precipitación indicados anteriormente pueden también causar reducciones en la disponibilidad de agua en el suelo que, además de reducir la germinación de las semillas, también puede perjudicar la supervivencia de plántulas (Gómez-Aparicio et al. 1998; Khurana & Singh 2001; Tilki 2010; Montes-Hernández & López-Barrera 2013; Yi & Wang 2016). Sin embargo, en plántulas recién emergidas se ha indicado que sus tasas de supervivencia se incrementan con la biomasa de las semillas que le dieron origen, ya que una alta cantidad de reservas seminales pueden compensar los déficits de agua y carbono generados por un elevado estrés ambiental (Chacón & Bustamente 2001; Khan & Shankar 2001; Khan 2004; Badano et al. 2018; Pérez-Ruiz et al. 2018). Así, el tamaño de las semillas también puede ser un determinante de la supervivencia en escenarios de cambio climático.

Bajo este marco conceptual, en esta tesis se analiza cuál es la relevancia que tiene el tamaño de las semillas sobre su germinación y la supervivencia de plántulas en escenarios de cambio

climático, a nivel intraespecífico. Sin embargo, antes de entrar en este tema, se analiza qué rasgos morfológicos de los árboles parentales están asociados a la variabilidad en el tamaño de las semillas dentro de una especie, lo cual se aborda en el primer capítulo de la tesis. Posteriormente, en el segundo capítulo de la tesis, se examina la influencia de la variabilidad inter e intraespecífica en el tamaño de las semillas sobre su germinación. Los resultados de esos dos capítulos se obtuvieron bajo condiciones controladas de laboratorio e invernadero, respectivamente, y son utilizados como base para el tercer capítulo de la tesis que se fundamenta en experimentos de campo. En estos experimentos, las semillas de especies arbóreas pertenecientes a bosques climáticamente diferentes son sembradas bajo las condiciones climáticas actuales y bajo condiciones simuladas de cambio climático, comparándose el destino de las semillas y las respuestas de las plántulas entre estos dos tratamientos. Adicionalmente, estos experimentos de campo incluyen al cambio en el uso del suelo como factor adicional, replicándose el mismo diseño experimental al interior del bosque y un campo abandonado (dedicado anteriormente a la ganadería/ agricultura).

Las especies arbóreas que se utilizaron como modelo en todos los experimentos pertenecen al género *Quercus* (Fagaceae), comúnmente conocidos como robles o encinos. Estas plantas leñosas producen frutos secos uniseminados, tipo nuez, que son característicos de este grupo y se denominan vernáculamente “bellotas”. La reproducción en encinos presenta gran variación interanual donde, dependiendo de la especie y de las condiciones climáticas del ecosistema donde reside, puede ocurrir cada dos, cinco o más años (Silvertown 1980; Koenig et al. 1996; García-Mozo et al. 2007; Pérez-Ramos 2014; Wesolowski et al. 2015). Las semillas de los encinos presentan gran variabilidad en biomasa a nivel inter e intraespecífico, aunque en todos los casos son altamente recalcitrantes y pierden viabilidad rápidamente por desecación. En cuanto a su filogenia, los encinos han sido divididos en dos grandes subgéneros en base a rasgos morfológicos y secuencias ADN. Por un lado, está el subgénero *Cyclobalanopsis*, que se distribuye exclusivamente en Asia y el norte de Oceanía y, por otro lado, está el subgénero *Quercus*, que se distribuye a lo largo de todo el hemisferio norte (Norteamérica, Centroamérica, el norte de Sudamérica, Europa, el este de Asia, y el norte de África); no hay encinos reportados para el hemisferio sur (Nixon 1993). En América, el subgénero *Quercus* se divide en tres secciones filogenéticas, que incluyen *Lobatae*, o encinos rojos (se distribuyen desde Canadá hasta Colombia), *Protobalanus*, o encinos dorados (endémicos del noroeste de México y suroeste de USA) y

Quercus, o encinos blancos (presentes en América, Europa y África) (Nixon 1993; Manos et al. 1999).

México es el centro de diversificación más importante del subgénero *Quercus*, albergando más de 160 especies, de las cuales 109 son endémicas. Esto posiciona a México como el país con mayor diversidad de encinos en el mundo (Nixon 1993). A nivel nacional los estados con mayor diversidad de especies son Oaxaca, con 48 especies, Nuevo León, con 47 especies, y Jalisco y San Luis Potosí con 45 especies cada uno (Valencia 2004; Sabás-Rosales et al. 2015). Su alta diversidad y el gran número de servicios ecosistémicos que sus bosques proveen, coloca a este grupo de plantas dentro de las prioridades de conservación biológica en el país y el mundo (Koleff et al. 2004). Sin embargo, el deterioro ambiental de sus bosques debido a la deforestación y el cambio de uso de suelo han elevado su grado de vulnerabilidad en México (Badano 2011; Hernández-Quiroz et al. 2018), por lo que entender la manera en que el cambio climático afectará a estas especies puede contribuir al desarrollo de planes de conservación y manejo adaptativo que permitan asegurar su persistencia.

CAPÍTULO I

LA VARIABILIDAD EN LOS ATRIBUTOS DE LOS ÁRBOLES PARENTALES EXPLICA DIFERENCIAS EN EL TAMAÑO DE LAS SEMILLAS Y SU EFECTO SOBRE LA GERMINACIÓN

INTRODUCCIÓN

En la mayoría de las especies de plantas, el mantenimiento de sus poblaciones depende de la cantidad de semillas que producen, la tasa germinativa de las mismas y la tasa de establecimiento de plántulas (Moles & Westoby 2006; Kim et al. 2016; Burgos et al. 2018). Aunque la producción de semillas puede variar entre ciclos reproductivos debido a factores ambientales e intrínsecos de las especies, lo cual se conoce como *vecería* (“*masting*”, en inglés) (Collazo-Ortega et al. 2014; Wesolowski et al. 2014), el tamaño de las semillas puede considerarse como un rasgo importante, determinante en la germinación y el establecimiento de plántulas (Bond et al. 1999; Khan & Shankar 2001; Du & Huang 2008). Este rasgo de las semillas usualmente está definido por su biomasa seminal (es decir, el peso seco de la semilla) y, en términos generales, se ha reportado que semillas con una mayor cantidad de recursos tienen mayores tasas de germinación y dan lugar a plántulas con mayor capacidad de supervivencia y crecimiento que las originadas a partir de semillas pequeñas (Castro 1999; Tripathi & Khan 1990; Bazzaz & Miao 1993; Gómez 2004; Seiwa 2000).

El tamaño de las semillas usualmente es definido por su biomasa seminal (es decir, el peso seco de la semilla) y la variación de este rasgo dentro de las poblaciones de las especies ha sido principalmente atribuido a efectos maternos no vinculados al genotipo de las plantas parentales (Roach & Wulf 1987; Mousseau & Fox 1998; Castro 1999; Wolf & Wade 2009). Estos efectos maternos se deben a diferentes factores, incluyendo la edad y el grado de desarrollo de las plantas parentales, variaciones en las condiciones ambientales a las que están sometidos los individuos, y el nivel de competencia intraespecífica e interespecífica por los recursos (Koenig et al. 2008; Fearer et al. 2008; Greenberg 2000; Setiawan et al. 2012). Así, dado que el tamaño de las semillas no es un rasgo constante, es importante entender que factores causan estas variaciones en la biomasa seminal y sus consecuencias para el proceso de reclutamiento de las plantas.

En ecosistemas forestales, se ha documentado que muchas especies arbóreas presentan variabilidad interespecífica en el tamaño de sus semillas, la cual ha sido vinculada a diferencias en

el grado de madurez de los individuos y a diferencias en el estado ontogénico o fisiológico de las ramas donde se desarrollan los frutos (Imbert 2002; Matilla et al. 2002; Gutterman 2009). Esto es particularmente notorio en bosques dominados por encinos (*Quercus*, Fagaceae), que son especies arbóreas muy conspicuas en climas templados del hemisferio norte (Nixon 1993). Los frutos de los encinos se denominan bellotas; son frutos uniseminados, tipo nuez, característicos de este grupo de plantas (Bonner et al. 2007; Solomon et al. 2013). La producción y desarrollo de las bellotas ocurre en las ramillas terminales de estos árboles, las cuales también son portadoras de las hojas, y su dispersión primaria ocurre por gravedad (caen de los árboles) una vez que están completamente maduras (Barnett 1977; Fox 1982; Crawley 1992; Siscart et al. 1999; McShea & Healy 2002). Las bellotas son indehiscentes, por lo que la semilla permanece encapsulada en el pericarpio leñoso del fruto hasta su germinación, habiéndose propuesto que el pericarpio protege a las semillas de los encinos de la desecación (Merouani et al. 2003; Zavala-Chávez 2004; Rubio-Licona 2011; Xia et al. 2012; Solomon et al. 2013; Joët et al. 2016). Esto es particularmente relevante en el caso de los encinos, ya que sus semillas son altamente recalcitrantes y su viabilidad se reduce rápidamente cuando condiciones ambientales promueven la pérdida de agua (Berjak & Pammenter 2002; Pritchard et al. 2004; Ganatsas & Tsakalidimi 2013; Xia et al. 2015).

En encinos, variaciones espaciales y temporales en las condiciones ambientales a las que están sometidos los árboles parentales inducen efectos maternos que producen una alta variabilidad intraespecífica en el tamaño de las semillas (Moles et al. 2004; Venable & Rees 2009; Clark & Shlarbaum 2018). Sin embargo, poco se sabe sobre la influencia que pueden tener los atributos propios de los árboles (ej., edad y tamaño de los individuos, entre otros) o de las ramas donde son producidas (ej., área y biomasa foliar, entre otros) sobre los rasgos de las semillas. En este capítulo se abordan estos temas, intentando establecer qué atributos de los árboles parentales inducen variabilidad en el tamaño de las semillas y, a su vez, analizar la relevancia que tiene la biomasa seminal sobre la germinación.

Para analizar el efecto de los árboles parentales sobre el tamaño de las semillas, nos enfocamos en *Quercus resinosa* Liebm., un encino blanco (sección *Quercus*) endémico del centro y occidente de México. Esta especie tiene forma de crecimiento arbórea y los individuos adultos alcanzan alturas de 6 a 12 metros, con troncos 30 a 70 cm de diámetro, cubiertos por una corteza gruesa y escamosa de color gris (Romero-Rangel et al. 2014). Presentan copas abiertas compuestas por hojas coriáceas, anchamente obovadas, de 30-50 cm de largo por 9-20 cm de ancho (Sábas-

Rosales et al. 2015). Las hojas se desarrollan en las ramillas terminales y presentan filotaxis helicoidal. Sin embargo, dado que los entrenudos entre ellas son muy cortos, las hojas dan lugar a una estructura radial y compacta alrededor del ápice de las ramillas terminales (Figura 1.1). Sus bellotas son ovoides y de tamaño variable, entre 15-35 mm de largo por 15-30 mm de diámetro (Romero-Rangel et al. 2014). Con pocas excepciones, las bellotas de *Q. resinosa* tienden a ser más grandes (70-200%) que las producidas por las demás especies de encinos presentes en México (Rubio-Licon et al 2011). Al igual que las hojas, las bellotas de *Q. resinosa* se desarrollan en las ramillas terminales, estando soportadas sobre pedúnculos de 15-20 mm de largo que se insertan de forma helicoidal entre el meristemo apical y las hojas. De esta manera, las bellotas emergen sobre el ápice de ramilla terminal, dando lugar a una estructura similar a un racimo rodeado por las hojas (Figura 1.1). Teniendo en cuenta estas características de la especie, se propusieron tres hipótesis de trabajo: (i) los atributos de los árboles parentales y las ramas donde se desarrollan las bellotas influyen sobre la producción y la biomasa de las semillas; (ii) la biomasa de las semillas es un rasgo que incide positivamente en la germinación; y (iii) las plántulas que resultan de semillas de mayor tamaño tienen mejor desempeño que las resultantes de semillas más pequeñas.



Figura 1.1. Ramilla terminal de un individuo adulto de *Quercus resinosa*. En la fotografía se puede apreciar la distribución radial de las hojas en las ramillas terminales. También se observan bellotas en

desarrollo (inmaduras), las cuales emergen sobre el ápice de ramilla terminal y dan lugar a una estructura similar a un racimo rodeado por las hojas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción de la fenología de *Quercus resinosa* en la región

Aunque no se encontraron estudios previos que describan a detalle la fenología de esta especie, durante los últimos seis años (2012-2017) hemos monitoreado la fenología foliar y reproductiva en cinco poblaciones *Q. resinosa* (Tabla 1.1) que se localizan en el extremo más occidental de Sierra Madre Oriental (Sierra de Álvarez, estado de San Luis Potosí, México). Estas observaciones indican que son árboles subcaducifolios, ya que mantienen la mayor parte de sus hojas durante al menos dos años, pero también se observó que cuando suceden dos años consecutivos con pocas lluvias (ej., 2016-2017) llegan a perder todas sus hojas. La reproducción tuvo alta variabilidad interanual en todas las poblaciones, evidenciando el fenómeno de vecería (Tabla 1.1). Sin embargo, los años en que hubo producción de bellotas no necesariamente estuvieron sincronizadas las poblaciones. Los años en que se registró reproducción de la especie, en todas las poblaciones se observó que las bellotas iniciaban desarrollo en marzo-abril, mientras que la dispersión primaria de los frutos maduros ocurría en junio-julio.

Tabla 1.1. Coordenadas geográficas de las cinco poblaciones de *Quercus resinosa* sobre las que se monitoreó la fenología foliar y reproductiva entre 2012 y 2017.

	Latitud	Longitud	Elevación	Año en que se registró reproducción
Población 1	22°06'42'' N	100°40'49'' O	2169 m	2016
Población 2	21°58'13'' N	100°37'34'' O	2059 m	2015
Población 3	21°56'43'' N	100°21'33'' O	1465 m	2015
Población 4	21°53'03'' N	100°21'29'' O	2155 m	2014
Población 5	21°58'58'' N	100°31'58'' O	1929 m	2016

Población de estudio

Para establecer los efectos de los árboles parentales sobre el tamaño de las bellotas, se seleccionó una de las poblaciones de *Q. resinosa* sobre las cuales se monitoreó la fenología foliar y reproductiva (población 3, Tabla 1.1). Esta población se localiza dentro del ejido Cañada Grande, donde el clima es semiseco-semicálido (temperatura media anual de 20° C, precipitación media anual de 550-650 mm) (García 2004). La vegetación original del sitio de estudio corresponde a bosques dominados por encinos, pero los cambios en el uso de la tierra asociados a la ganadería de subsistencia han dado lugar a un paisaje fragmentado donde se intercalan campos de pastoreo,

relictos de bosque primarios y parches vegetación secundaria. Además de *Q. resinosa*, las especies de encinos más conspicuas en este ecosistema son *Quercus mexicana*, *Quercus polymorpha* y *Quercus viminea*, las cuales se distribuyen en pequeños rodales (1-2 ha) casi monoespecíficos.

La densidad arbórea en la población de *Q. resinosa* seleccionada es de 403 individuos/ha \pm 5.3 E.E. (estimación realizada a partir conteos de individuos en cinco parcelas de 20 x 20 m). No se detectaron otras especies de encinos en la zona donde se localiza esta población, ya que entre los individuos de *Q. resinosa* hay espacios abiertos sin vegetación arbórea. La distancia promedio entre las copas de estos árboles es de 8.6 m y su altura varía entre 6 y 12 m. No se detectaron plántulas ni reclutas debajo de los individuos o en los espacios abiertos entre ellos. Estas características de la zona de estudio permiten sugerir que la población seleccionada fue afectada por tala selectiva, probablemente para inducir pastizales para el pastoreo de ganado bovino, donde los árboles de *Q. resinosa* fueron mantenidos para proveer sombra a los animales.

En mayo de 2015, se observó que más del 70% de los árboles que componen esta población estaban desarrollando bellotas y, por ello, la población se visitó cada siete días para establecer el momento en que estos frutos alcanzaban su madurez. El seguimiento de maduración de bellotas se realizó directamente en los árboles parentales, asumiéndose que sus frutos están maduros cuando más del 60% de la nuez (estructura que contiene la semilla) emerge de la cúpula (estructura en forma de copa que soporta la nuez) y su color empieza a cambiar de verde a marrón (Blanche 1990; Zavala-Chávez & García-Moya 1996; Bonner 2003). A mediados julio de 2015, las bellotas producidas por la mayoría de los árboles de la población seleccionada habían alcanzado su madurez y se procedió con la cosecha usando los procedimientos descritos en las siguientes secciones. Cosechar bellotas directamente de los árboles parentales reduce la posibilidad de que las mismas estén parasitadas por hongos o insectos, lo cual es muy frecuente después de la dispersión primaria (Ramos-Palacios et al. 2014). Sin embargo, también se identificó que varias de las bellotas en las ramillas terminales de los árboles habían sido abortadas (es decir, se interrumpió su desarrollo y no alcanzaron la madurez). Esto es fácil de identificar en el campo porque el ángulo entre los lados la nuez y la cúpula es inferior a 90°– es decir, la nuez está “hundida” al interior de la cúpula (Shaw 1968).

Estimación de la biomasa de las semillas

La viabilidad de las semillas de los encinos se reduce rápidamente a medida que los frutos pierden humedad (Sobrino-Vesperinas & Viviani 2000; Connor et al. 2006; Xia et al. 2012). Por lo tanto, debido a que bellotas secas no germinan, en esta tesis se usó el peso fresco de las bellotas como estimador de la biomasa seminal (es decir, el peso seco de las semillas). Esto permitió establecer las relaciones entre la biomasa seminal y la capacidad de germinación de las semillas. Sin embargo, este enfoque requirió validación, ya que el peso fresco de las bellotas está determinado por la biomasa seca de la semilla, el peso seco del pericarpio y el contenido de agua de ambas estructuras. Para realizar esta validación, en julio de 2015 seleccionamos al azar 26 individuos de *Q. resinosa* de la población objetivo y, de cada árbol, cosechamos cinco bellotas maduras de diferentes ramillas terminales (130 bellotas en total), las cuales fueron colocadas en bolsas plásticas herméticas y llevadas de manera inmediata al laboratorio (en menos de seis horas). Una vez en el laboratorio, se removió la cúpula de las bellotas y se usó una balanza analítica (resolución 0.1 mg, Sartorius, Alemania) para determinar el peso fresco de cada nuez. Posteriormente, se removió el pericarpio de las bellotas y se determinó el peso fresco de cada semilla. Las semillas fueron secadas a 60 °C en una estufa de aire forzado (M240, Binder, Alemania) hasta que su biomasa (peso seco) permaneció constante (aprox. 48 h). Con esta información, realizamos una regresión lineal simple para determinar cuánta variabilidad había entre la biomasa de las semillas y si era explicada por el peso fresco de las bellotas. En este análisis, asumimos que si el coeficiente de determinación (r^2) de la regresión es superior a 0.6 la relación entre las variables es lo suficientemente confiable (Zar 2010) y, por lo tanto, el peso fresco de las bellotas puede usarse como estimador de la biomasa de las semillas.

Atributos de los árboles, las ramillas terminales y las bellotas

El 16 de julio de 2015, se seleccionaron aleatoriamente 11 árboles de *Q. resinosa* de la población objeto de estudio que tuvieran bellotas aún sujetas a sus ramillas terminales (ej., antes de la dispersión primaria). Estos árboles fueron diferentes a los seleccionados para establecer si la biomasa de las semillas se relacionaba con el peso fresco de las bellotas (ver sección anterior). De cada árbol, se seleccionaron al azar diez ramillas terminales cuyas bellotas estuvieran maduras y/o abortadas – en otras palabras, no se seleccionaron ramillas que tuvieran bellotas aún en desarrollo. Posteriormente, se midieron los siguientes atributos de los árboles y de las ramillas terminales

seleccionadas: (1) diámetro a la altura del pecho (DBH), que fue usado como estimador de la edad de los individuos (a mayor DBH, se asume que el árbol tiene mayor edad); (2) número de ramificaciones desde el tronco hasta la ramilla terminal; y (3) número de hojas de la ramilla terminal.

Las ramillas de cada árbol fueron cosechadas, junto con sus hojas y bellotas. Cada ramilla fue colocada individualmente en una bolsa plástica hermética y estas muestras se transportaron al laboratorio en menos de seis horas posteriores a la cosecha reduciendo al mínimo la desecación de las bellotas. En el laboratorio, se retiraron las hojas y se contaron las bellotas de cada ramilla. Las hojas fueron colocadas en prensas botánicas y secadas a 60 °C en una estufa de aire forzado (M240, Binder, Alemania). Durante el secado de las hojas, se monitoreó el peso de las mismas cada 24 h con una balanza analítica (resolución 0.1 mg, Sartorius, Alemania) hasta que este valor permaneció constante. Una vez que las hojas estuvieron completamente secas, la biomasa foliar de cada ramilla se estimó sumando el peso de todas sus hojas. Después, cada hoja fue digitalizada (Scanner Perfection V39, Epson, Japón) y las imágenes obtenidas se procesaron con el software MideBMP (Ordiales-Plaza, 2000) para obtener su superficie foliar individual, para luego estimar la superficie foliar total de cada ramilla sumando las superficies individuales de sus hojas.

Las bellotas de cada ramilla terminal se clasificaron en dos grupos, que incluían aquellas que estaban maduras (más del 60% de la nuez emergía de la cúpula) y aquellas que se identificaron como abortadas (el ángulo entre los lados la nuez y la cúpula era inferior a 90°). Las bellotas maduras de cada ramilla fueron pesadas individualmente en una balanza analítica (resolución 0.1 mg, Sartorius, Alemania) para determinar su peso fresco. Posteriormente, las bellotas fueron numeradas secuencialmente con tinta blanca indeleble (Liquid Paper®, Newell Brands, USA) para identificar a qué árbol y a qué ramilla pertenecían, así como su peso fresco. Estas bellotas fueron almacenadas en una cámara refrigerada (5 °C) para prevenir tanto su desecación como su germinación.

Se usaron análisis de regresión lineal simple basados en el método de los mínimos cuadrados para establecer relaciones entre todas las combinaciones posibles de las variables anteriormente descritas (Tabla 1.2). En estos análisis, las ramillas terminales fueron consideradas como réplicas. Por este motivo, en los casos donde se usó el peso fresco de las bellotas maduras como variable de respuesta, los pesos individuales de los frutos se promediaron para cada ramilla terminal con objeto de evitar pseudoreplicación.

Ensayo de germinación de semillas y supervivencia de plántulas

Tres días después de la colecta de bellotas (19 de julio de 2015), una vez que se terminó de pesar y marcar las bellotas maduras (428 bellotas en total), estas fueron sembradas de manera individual en charolas plásticas de germinación (5 x 5 x 10 cm) llenadas a $\frac{2}{3}$ de su volumen con mezcla 2:1 de suelo del sitio de estudio y perlita. Antes de realizar la mezcla, el suelo colectado en el sitio de estudio fue secado a 150 °C durante 24 h en una estufa de aire forzado (M240, Binder, Alemania). Debido a que en el campo la mayoría de las bellotas germinan sobre la superficie del suelo (Ramos-Palacios et al. 2014), en el laboratorio se sembraron de la misma manera en las charolas de germinación. Una vez sembradas todas las bellotas, las charolas fueron distribuidas de manera aleatoria al interior de una cámara de germinación programada para mantener la temperatura a 18° C y la humedad relativa del aire al 60%, con un fotoperíodo de 12 h luz/oscuridad. Al inicio de este ensayo de germinación, las charolas se regaron con 50 ml de agua destilada para humedecer el sustrato y este procedimiento de riego se repitió cada dos días hasta el final del experimento.

En este ensayo, la germinación de las semillas se monitoreó cada dos días durante un total de 90 días (hasta el 17 de octubre de 2015), registrándose en cada caso la fecha en que ocurría este evento. En encinos, la germinación se evidencia cuando la radícula de la semilla emerge del pericarpio de las bellotas, por lo que usamos este criterio para establecer cuándo germinó cada semilla. Por otra parte, se ha reportado que la falla en la germinación de semillas de encinos puede deberse a que están parasitadas por hongos patógenos o larvas de insectos (González-Salvatierra et al. 2013; Ramos-Palacios et al. 2014). Por este motivo, al final del ensayo de germinación se recuperaron las bellotas en las que no se observó emergencia de la radícula, las cuales fueron partidas a la mitad para establecer si sus semillas presentaban síntomas de infección fúngica (se evidencia cuando los cotiledones y el embrión presentan color oscuro, en vez del color amarillo claro que caracteriza a las semillas sanas) o de ataque por insectos (se evidencia cuando se observa que los cotiledones y el embrión han sido consumidos, aunque también se puede encontrar la larva que los está consumiendo).

Dado que en este ensayo la respuesta de germinación es una variable binaria (es decir, una semilla solo puede germinar o permanecer sin germinar), tras los 90 días de monitoreo realizamos un análisis de regresión logística para determinar si la probabilidad de germinación de las semillas se relacionaba con el peso fresco de las bellotas. El modelo de regresión utilizado en este análisis

fue: $P(g) = e^{(\beta_0 + \beta_1 F)} / [1 - e^{(\beta_0 + \beta_1 B)}]$, donde $P(g)$ es la probabilidad de germinación de las semillas estimada a partir de una variable de respuesta binaria (germinación/no-germinación), e es la constante de Napier (2.718...), F es el peso fresco de las bellotas, y las letras riegas β son los parámetros que definen la magnitud con la cual el peso fresco de las bellotas afecta la probabilidad de germinación de las semillas. Para este análisis, usamos la prueba chi-cuadrado de máxima verosimilitud para estimar los valores de los parámetros B y así establecer cómo aumenta la probabilidad de ocurrencia del evento bajo estudio (germinación, en este caso) a medida que se incrementan los valores de la variable predictiva (peso fresco de las bellotas, en este caso) (Hosmer & Lemeshow 2000). La precisión del modelo para predecir la ocurrencia del evento de interés se estimó calculando el área bajo la curva característica de funcionamiento del receptor (AUC). Los valores de AUC varían entre cero y uno, donde la precisión del modelo aumenta a medida que este valor se acerca a la unidad (Hosmer & Lemeshow 2000). De manera adicional, se calculó la velocidad de germinación de las bellotas como la diferencia entre la fecha en que se sembró y la fecha en que se registró la emergencia de la ridícula. Con esta información, se realizó un análisis de regresión lineal simple para establecer si el peso fresco de las bellotas influía en su velocidad de germinación.

Tras la germinación de las semillas, se monitoreo cada dos días si las plántulas resultantes estaban vivas para establecer el peso fresco de las bellotas influía en su supervivencia. En este caso, se asumió que un individuo había muerto cuando estaba completamente seco y no rebrotaba tras los siguientes riegos. Dado que esta variable de respuesta también es binaria (es decir, al final del ensayo una plántula solo podía estar viva o muerta), usamos la misma aproximación estadística descrita en el párrafo anterior (regresión logística) para establecer si la probabilidad de supervivencia de las plántulas se relacionaba con el peso fresco de las bellotas.

Para establecer si la biomasa seminal es determinante del vigor de las plántulas de *Q. resinosa*, al final del ensayo de germinación se cosecharon todas las plántulas sobrevivientes. Estas plántulas se cosecharon completas, con su tallo, raíz y hojas, para lo cual se vació la charola de germinación en la que había sido sembrada cada bellota y se removió el sustrato alrededor de las raíces de las plántulas lavándolas cuidadosamente con agua. Las plántulas se colocaron en prensas botánicas y se secaron a 60 °C en una estufa de aire forzado (M240, Binder, Alemania). Durante el secado, se monitoreó el peso de las plántulas con una balanza analítica (resolución 0.1 mg, Sartorius, Alemania) hasta que este valor permaneció constante. Posteriormente, se realizó un

análisis de regresión lineal simple basado en el método de los mínimos cuadrados para establecer si la biomasa de las plántulas (es decir, su peso seco) se relacionaba con el peso fresco de las bellotas.

RESULTADOS

Estimación de la biomasa de las semillas

El análisis de regresión lineal simple realizado para validar la estimación de la biomasa seminal (es decir, el peso seco de las semillas) a partir del el peso fresco de las bellotas de *Q. resinosa* indicó que estas dos variables están relacionadas de manera positiva ($F_{(1,128)} = 656.023$, $p < 0.001$). De hecho, el elevado valor del coeficiente de determinación ($r^2 = 0.837$) obtenido en este análisis indica que más del 80% de la variación en la biomasa seminal es explicado por el peso fresco de las bellotas (Figura 1.2).

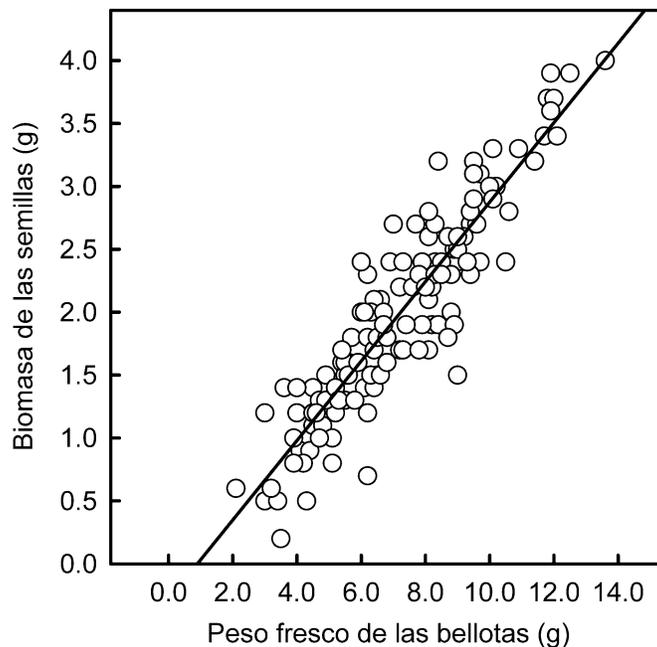


Figura 1.2. Relación entre la biomasa de las semillas (peso seco de las semillas) y el peso fresco de las bellotas de *Quercus resinosa*.

Relaciones entre atributos de árboles, ramillas terminales y bellotas

No se detectaron relaciones entre el diámetro a la altura del pecho de los árboles, o del número de ramificaciones desde el tronco hasta las ramillas terminales, con los demás atributos medidos sobre los individuos de *Q. resinosa* o con las variables referidas a la producción y tamaño de las bellotas (Tabla 1.2; Figura 1.3). En las ramillas terminales, el número de hojas, la superficie foliar y la biomasa foliar se relacionaron de manera positiva entre estas (Tabla 1.2; Figura 1.3), y aumentos en los valores de cualquiera de estas tres variables foliares se asociaron con incrementos en el número total de bellotas producidas, el número de bellotas abortadas y el número de bellotas maduras y el peso fresco de los frutos (Tabla 1.2; Figura 1.3). Por otra parte, el peso fresco promedio de las bellotas maduras de las ramillas terminales se relacionó de manera negativa con el número, superficie y biomasa de las hojas (Tabla 1.2; Figura 1.3).

En las ramillas terminales, tanto el número de bellotas abortadas como el número de bellotas maduras se incrementaron al aumentar en el número total de bellotas producidas, mientras que el peso promedio de las bellotas maduras disminuyó a mayor producción de bellotas totales (Tabla 1.2; Figura 1.3). Se detectó relación débil entre el número de bellotas que maduraron y el número de bellotas abortadas en las ramillas terminales, pero el peso fresco de bellotas maduras disminuyó a medida que aumentó el número de bellotas abortadas (Tabla 1.2; Figura 1.3). El peso fresco de las bellotas maduras disminuyó conforme aumentó el número de bellotas que alcanzaron este estado (Tabla 1.2; Figura 1.3).

Germinación de semillas y supervivencia de plántulas

Del total de 428 bellotas sembradas en el ensayo de germinación, se observó emergencia de radícula en 299 casos (70% de germinación). Los resultados de este ensayo indicaron que la probabilidad de germinación se incrementa con el peso fresco de las bellotas (Chi-cuadrado = 230.068, GL = 426, $p < 0.001$, AUC = 0.904; Figura 1.4), mientras que la velocidad de germinación disminuye conforme aumenta el peso de las bellotas ($F_{(1,298)} = 253.985$, $p < 0.001$, $r^2 = 0.460$; Figura 1.4). También se encontró que la probabilidad de supervivencia de las plántulas se incrementa con el peso fresco de las bellotas (Chi-cuadrado = 82.405, GL = 289, $p < 0.001$, AUC = 0.786; Figura 1.5), al igual que la biomasa influye en el total de los individuos que sobrevivieron al final del experimento ($F_{(1,176)} = 436.203$, $p < 0.001$, $r^2 = 0.712$; Figura 1.5).

Tabla 1.2. Resultados de los análisis de regresión lineal simple ente todas las combinaciones posibles de atributos medidos en los árboles, las ramillas terminales y las bellotas de *Quercus resinosa*. La tabla es de doble entrada y los resultados de cada análisis de regresión se muestran en la intersección entre filas y columnas. En la tabla, los códigos de las variables son: DBH = diámetro a la altura del pecho (cm); NRT = número de ramificaciones desde el tronco hasta la ramilla terminal; NLT = número de hojas de la ramilla terminal; FAT = superficie foliar de la ramilla terminal (cm²); FBT = biomasa foliar de la ramilla terminal (g); TNA = número total de bellotas producidas en la ramilla terminal; NAA = número de bellotas abortadas en la ramilla terminal; NRA = número de bellotas maduras en la ramilla terminal; AFW = peso fresco promedio de las bellotas maduras de la ramilla terminal (g).

Variables	DBH	NRT	NLT	FAT	FBT	TNA	NAA	NRA	AFW
DBH	–	$F_{(1,108)} = 0.899$ $p = 0.345, r^2 = 0.008$	$F_{(1,108)} = 2.936$ $p = 0.089, r^2 = 0.027$	$F_{(1,108)} = 0.463$ $p = 0.497, r^2 = 0.004$	$F_{(1,108)} = 1.081$ $p = 0.301, r^2 = 0.009$	$F_{(1,108)} = 0.283$ $p = 0.595, r^2 = 0.002$	$F_{(1,108)} = 0.021$ $p = 0.882, r^2 < 0.001$	$F_{(1,108)} = 0.124$ $p = 0.725, r^2 = 0.001$	$F_{(1,108)} = 0.474$ $p = 0.492, r^2 = 0.004$
NRT	$F_{(1,108)} = 0.899$ $p = 0.345, r^2 = 0.008$	–	$F_{(1,108)} = 0.285$ $p = 0.594, r^2 = 0.002$	$F_{(1,108)} = 0.383$ $p = 0.537, r^2 = 0.003$	$F_{(1,108)} = 0.364$ $p = 0.547, r^2 = 0.003$	$F_{(1,108)} = 0.003$ $p = 0.952, r^2 < 0.001$	$F_{(1,108)} = 0.152$ $p = 0.697, r^2 = 0.001$	$F_{(1,108)} = 0.011$ $p = 0.919, r^2 < 0.001$	$F_{(1,108)} = 0.782$ $p = 0.378, r^2 = 0.007$
NLT	$F_{(1,108)} = 2.936$ $p = 0.089, r^2 = 0.027$	$F_{(1,108)} = 0.285$ $p = 0.594, r^2 = 0.002$	–	$F_{(1,108)} = 218.317$ $p < 0.001, r^2 = 0.669$	$F_{(1,108)} = 191.274$ $p < 0.001, r^2 = 0.639$	$F_{(1,108)} = 77.275$ $p < 0.001, r^2 = 0.417$	$F_{(1,108)} = 59.148$ $p < 0.001, r^2 = 0.354$	$F_{(1,108)} = 18.326$ $p < 0.001, r^2 = 0.145$	$F_{(1,108)} = 21.071$ $p < 0.001, r^2 = 0.163$
FAT	$F_{(1,108)} = 0.463$ $p = 0.497, r^2 = 0.004$	$F_{(1,108)} = 0.383$ $p = 0.537, r^2 = 0.003$	$F_{(1,108)} = 218.317$ $p < 0.001, r^2 = 0.669$	–	$F_{(1,108)} = 923.715$ $p < 0.001, r^2 = 0.895$	$F_{(1,108)} = 154.786$ $p < 0.001, r^2 = 0.589$	$F_{(1,108)} = 98.240$ $p < 0.001, r^2 = 0.476$	$F_{(1,108)} = 31.878$ $p < 0.001, r^2 = 0.228$	$F_{(1,108)} = 33.528$ $p < 0.001, r^2 = 0.237$
FBT	$F_{(1,108)} = 1.081$ $p = 0.301, r^2 = 0.009$	$F_{(1,108)} = 0.364$ $p = 0.547, r^2 = 0.003$	$F_{(1,108)} = 191.274$ $p < 0.001, r^2 = 0.639$	$F_{(1,108)} = 923.715$ $p < 0.001, r^2 = 0.895$	–	$F_{(1,108)} = 173.906$ $p < 0.001, r^2 = 0.617$	$F_{(1,108)} = 82.455$ $p < 0.001, r^2 = 0.432$	$F_{(1,108)} = 49.341$ $p < 0.001, r^2 = 0.313$	$F_{(1,108)} = 31.848$ $p < 0.001, r^2 = 0.228$
TNA	$F_{(1,108)} = 0.283$ $p = 0.595, r^2 = 0.002$	$F_{(1,108)} = 0.003$ $p = 0.952, r^2 < 0.001$	$F_{(1,108)} = 77.275$ $p < 0.001, r^2 = 0.417$	$F_{(1,108)} = 154.786$ $p < 0.001, r^2 = 0.589$	$F_{(1,108)} = 173.906$ $p < 0.001, r^2 = 0.617$	–	$F_{(1,108)} = 322.234$ $p < 0.001, r^2 = 0.748$	$F_{(1,108)} = 88.951$ $p < 0.001, r^2 = 0.451$	$F_{(1,108)} = 155.325$ $p < 0.001, r^2 = 0.589$
NAA	$F_{(1,108)} = 0.215$ $p = 0.643, r^2 = 0.002$	$F_{(1,108)} = 0.021$ $p = 0.882, r^2 < 0.001$	$F_{(1,108)} = 59.148$ $p < 0.001, r^2 = 0.354$	$F_{(1,108)} = 98.240$ $p < 0.001, r^2 = 0.476$	$F_{(1,108)} = 82.455$ $p < 0.001, r^2 = 0.432$	$F_{(1,108)} = 322.234$ $p < 0.001, r^2 = 0.748$	–	$F_{(1,108)} = 5.012$ $p = 0.027, r^2 = 0.044$	$F_{(1,108)} = 164.096$ $p < 0.001, r^2 = 0.603$
NRA	$F_{(1,108)} = 0.124$ $p = 0.725, r^2 = 0.001$	$F_{(1,108)} = 0.011$ $p = 0.919, r^2 < 0.001$	$F_{(1,108)} = 18.326$ $p < 0.001, r^2 = 0.145$	$F_{(1,108)} = 31.878$ $p < 0.001, r^2 = 0.228$	$F_{(1,108)} = 49.341$ $p < 0.001, r^2 = 0.313$	$F_{(1,108)} = 88.951$ $p < 0.001, r^2 = 0.451$	$F_{(1,108)} = 5.012$ $p = 0.027, r^2 = 0.044$	–	$F_{(1,108)} = 15.150$ $p < 0.001, r^2 = 0.123$
AFW	$F_{(1,108)} = 0.474$ $p = 0.492, r^2 = 0.004$	$F_{(1,108)} = 0.782$ $p = 0.378, r^2 = 0.007$	$F_{(1,108)} = 21.071$ $p < 0.001, r^2 = 0.163$	$F_{(1,108)} = 33.528$ $p < 0.001, r^2 = 0.237$	$F_{(1,108)} = 31.848$ $p < 0.001, r^2 = 0.228$	$F_{(1,108)} = 155.325$ $p < 0.001, r^2 = 0.589$	$F_{(1,108)} = 164.096$ $p < 0.001, r^2 = 0.603$	$F_{(1,108)} = 15.150$ $p < 0.001, r^2 = 0.123$	–

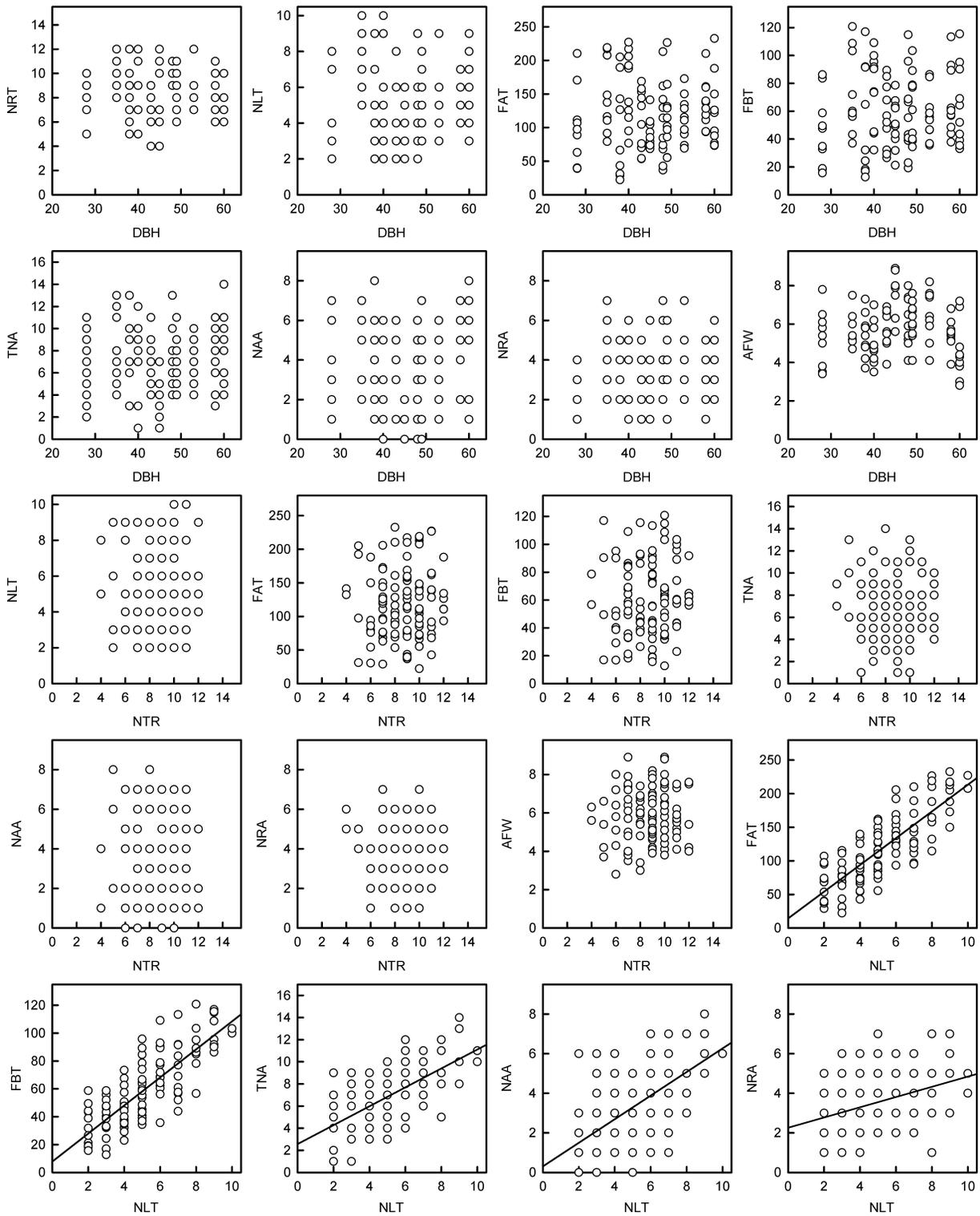


Figura 1.3. Relaciones entre todas las combinaciones posibles de atributos medidos en los árboles, las ramillas terminales y las bellotas de *Quercus resinosa*. Los códigos y las unidades de las variables se proveen en la leyenda de la tabla 1.2.

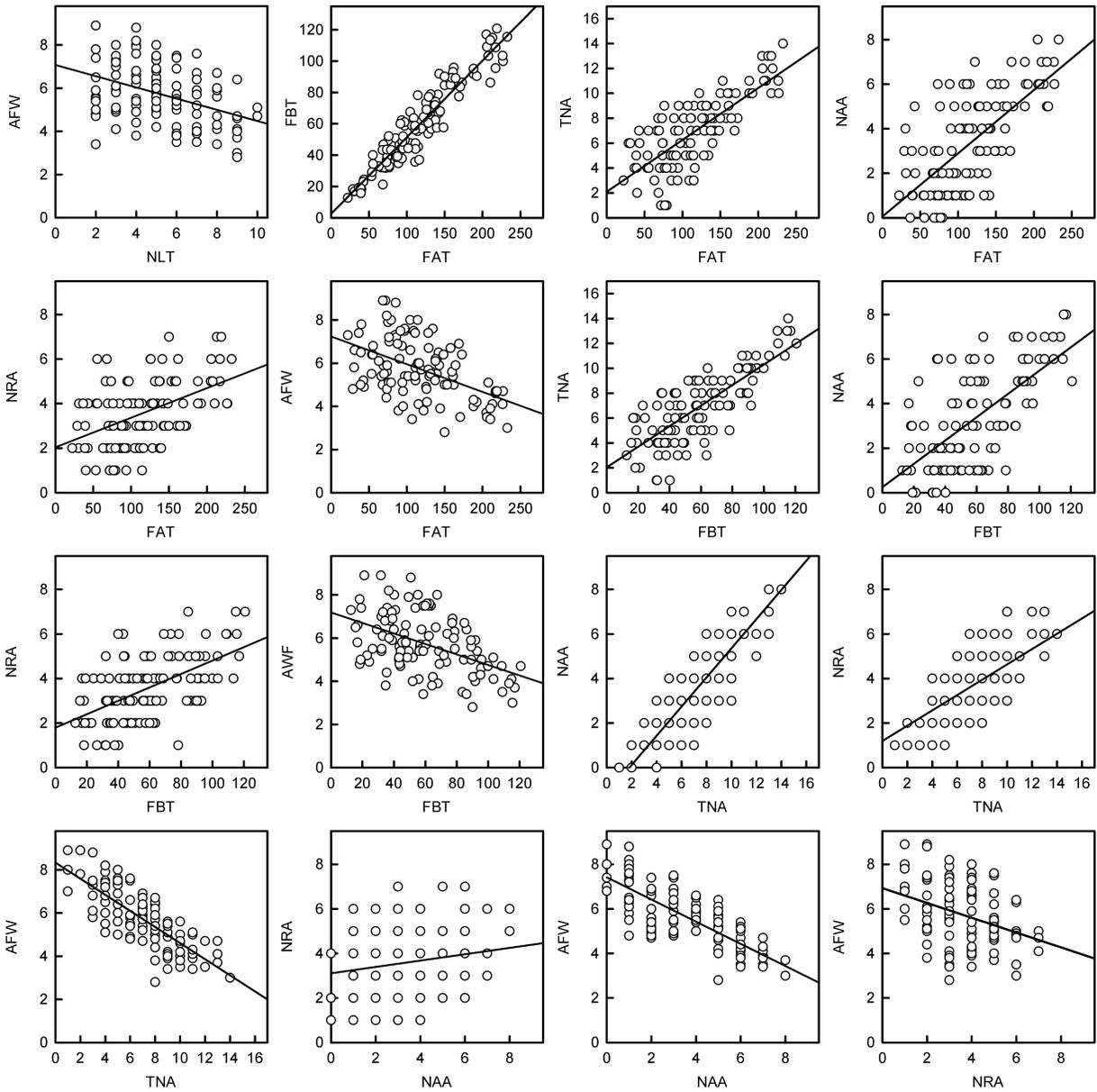


Figura 1.3 (Continuación). Relaciones ente todas las combinaciones posibles de atributos medidos en los árboles, las ramillas terminales y las bellotas de *Quercus resinosa*. Los códigos y las unidades de las variables se proveen en la leyenda de la tabla 1.2.

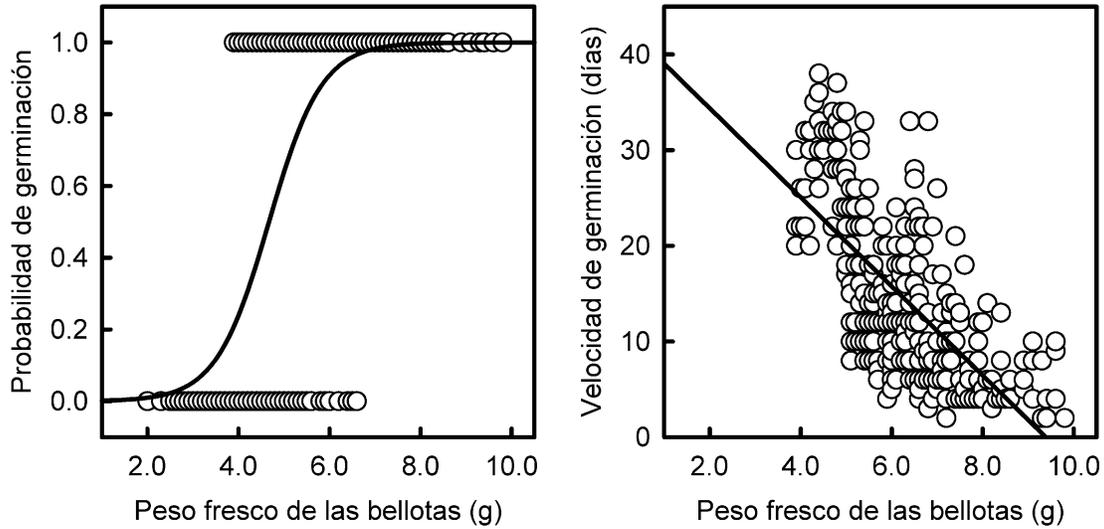


Figura 1.4. Relaciones del peso fresco de las bellotas de *Quercus resinosa* con la probabilidad de germinación de las semillas (panel izquierdo) y con la velocidad de germinación de las semillas (panel derecho).

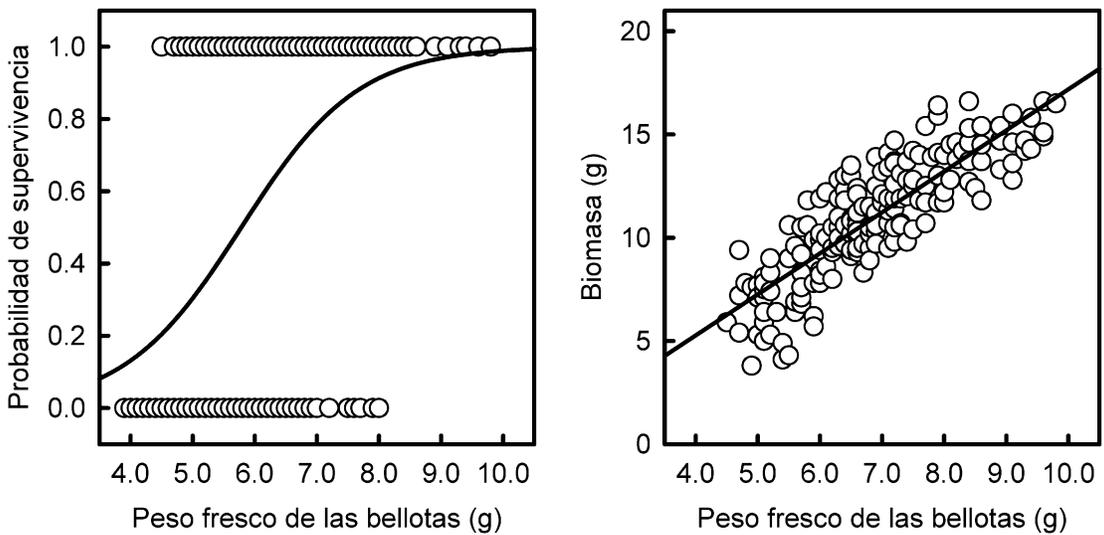


Figura 1.5. Relaciones del peso fresco de las bellotas de *Quercus resinosa* con la probabilidad de supervivencia de las plántulas (panel izquierdo) y con la biomasa de las plántulas (panel derecho).

DISCUSIÓN

Estimación de la biomasa seminal

Los resultados de este estudio indican que la biomasa seminal (peso seco de la semilla) de *Q. resinosa* se puede estimar de manera confiable a partir del peso fresco de las bellotas que se desarrollan en las ramillas terminales de los árboles parentales. Estudios previos encontraron que

incrementos en la biomasa seminal se asocian con aumento en la cantidad de proteínas, carbohidratos y lípidos contenidos en los cotiledones (Tripathi & Khan 1990; Khan & Shankar 2001; Branco et al. 2002; Castro-Colina et al. 2012) y esto, a su vez, se ha relacionado con una mayor capacidad germinativa de las semillas y un mejor desempeño de las plántulas (Quero et al. 2007; Xia et al. 2012; Sánchez-Montes de Oca et al. 2018). Este podría ser el caso de *Q. resinosa*, donde tanto la probabilidad de germinación como la biomasa de sus plántulas se incrementaron con el peso fresco de las bellotas. Sin embargo, como se discute a continuación, el tamaño de las bellotas pudiera estar determinado por algunos atributos de los árboles parentales.

Relaciones entre atributos de árboles, ramillas terminales y bellotas

Los individuos de *Q. resinosa* seleccionados para este estudio presentaron amplia variabilidad en la producción y el tamaño (peso fresco) de sus bellotas, y nuestros resultados sugieren que esto puede deberse a la variabilidad que existe entre atributos de las ramillas terminales que entre árboles parentales. Específicamente, se observó que el número de bellotas que iniciaron su desarrollo en las ramillas terminales (abortadas + maduras) estuvo relacionado positivamente con la cantidad, la superficie y la biomasa de las hojas. Asimismo, se registró un incremento en la cantidad de bellotas que alcanzaron la madurez conforme aumentó el número total de frutos que iniciaron su desarrollo, donde los valores de esta variable también estuvieron asociados positivamente al incrementarse la cantidad, la superficie y la biomasa de las hojas. Estas relaciones positivas entre la producción de bellotas y los atributos foliares de las ramillas terminales pueden deberse al incrementarse la cantidad de tejido fotosintético próximo a los frutos usualmente estos tienen mayores cantidades de carbohidratos que pueden ser asignados para su desarrollo (Thorne 1981; Sheoran & Sinhg 1987; Wardlaw 1990; Setiawan et al. 2012). Esto pudiera ser particularmente válido en *Q. resinosa*, donde hay una elevada proximidad entre las bellotas y las hojas en las ramillas terminales (ver Figura 1.1). Sin embargo, aún se requieren estudios detallados dirigidos a analizar la manera en que los fotosintatos generados en las hojas son movilizados hacia los diferentes órganos de estos árboles.

Pese a estas relaciones positivas entre la producción/maduración de bellotas y los atributos foliares, también es importante notar que la cantidad de bellotas abortadas al mismo tiempo se incrementó conforme aumentaron los valores de esos atributos. La aborción de frutos en desarrollo es un fenómeno común en angiospermas y es considerado una estrategia que elimina a los

propágulos con baja viabilidad antes que alcancen la madurez (Buchholz 1922; Stephenson 1981; Diaz et al. 2003). Esta estrategia se denomina *selección de desarrollo* y estaría destinada a prevenir que las plantas inviertan recursos en descendientes de baja calidad genética o fenotípica (Buchholz 1922; Møller 1996). La competencia entre frutos por los fotosintatos generados en las hojas es el principal mecanismo que media este proceso y, aunque ha sido reportado en muchos grupos de plantas (Stephenson 1981; Wiens et al. 1987; Guitian 1994; Corbet 1998), dentro de los encinos solamente ha sido documentado en poblaciones europeas de *Quercus ilex* L. (Diaz et al. 2003). Estos resultados se contraponen con los descritos por otros autores, quienes han reportado que incrementos en la superficie y/o biomasa fotosintética usualmente contribuye a disminuir la competencia entre frutos (Hieke et al. 2002; Hoch 2005; Kainer et al. 2007).

Además de explicar la aborción de bellotas, la competencia por fotosintatos también puede explicar la disminución registrada en el peso fresco de los frutos conforme aumenta el número de hojas, la superficie foliar y la biomasa foliar. Por ejemplo, si aumentan los valores de los atributos foliares efectivamente conducen a incrementos en el número de bellotas que inician su desarrollo en las ramillas terminales, es posible que se intensifique la competencia por fotosintatos entre los frutos localizados en una misma ramilla. En este caso, la selección de desarrollo induciría la aborción de bellotas de baja calidad, lo que promovería aumento en el tamaño de bellotas que continúan su desarrollo hasta la madurez debido a una mayor cantidad disponible de fotosintatos (Diaz et al. 2003). Sin embargo, nuestros resultados sugieren lo contrario, ya que el tamaño de los frutos disminuyó con aumento en el número de aborciones en las ramillas terminales. Así, aunque la aborción parece incrementar un mayor número de bellotas que alcanzan la madurez, este mecanismo sería insuficiente para promover aumento sustancial en el tamaño (peso fresco) de bellotas maduras debido a que aún existe alta competencia entre estas por los fotosintatos generados en las hojas. De esta manera, bellotas maduras de mayor tamaño son producto de aquellas ramillas donde el número inicial de frutos fue bajo, incluso cuando la cantidad, superficie o biomasa de las hojas no eran muy elevados.

De manera contraria a lo esperado, nuestros resultados indicaron que ni el diámetro a la altura del pecho ni el número de ramificaciones de los árboles parentales tiene influencia sobre la producción o el tamaño de las bellotas. De esta manera, los principales rasgos de los árboles parentales que influirían sobre el peso fresco de las bellotas y su biomasa seminal serían la cantidad, superficie y/o biomasa de las hojas de las ramillas terminales.

Germinación de semillas y desempeño de las plántulas

El efecto positivo del incremento en el peso fresco de las bellotas sobre la germinación puede deberse a que una mayor biomasa seminal estimula desarrollo más rápido del embrión tras la imbibición de la semilla. La mayoría de los estudios en este campo se han enfocado en evaluar el efecto de la biomasa seminal sobre el desempeño de las plántulas, más que sobre el potencial germinativo de las semillas (Tripathi & Khan 1990; Tecklin, & McCreary 1991; Bazzaz & Miao 1993; Bond et al. 1999; Castro 1999; Seiwa 2000; Khan & Shankar 2001; Westoby et al 2002; Gómez 2004; Du & Huang 2008; Ramos et al. 2013). En el caso de los encinos mexicanos, Zavala-Chávez (2004) estableció que la germinación de las bellotas se relaciona positivamente con el contenido de humedad de las semillas, mientras que Rubio-Licona et al. (2011) indicaron que en varias especies de encinos existe alta la variabilidad en el peso de sus frutos. Sin embargo, hasta la fecha, no se había reportado que esta variabilidad en el peso de las bellotas influye sobre la germinación y nuestros resultados sustentan la hipótesis que el peso fresco de las bellotas se relaciona positivamente con la probabilidad de germinación de las semillas. Aunque parecería engañoso usar el peso fresco de las bellotas (nuez) como indicador de la biomasa seminal, como se menciona anteriormente esta variable es un estimador confiable del tamaño de las semillas. Además, es importante recalcar que los experimentos de germinación con bellotas de encinos se deben realizar sin remover el pericarpio, ya que sus semillas son altamente recalcitrantes, esta estructura leñosa reduce la pérdida de humedad y les permite mantener viabilidad por más tiempo (Roberts 1973; Pritchard 1991; Pammenter & Berjak 1999; Pritchard et al. 2004; Daws et al. 2006; Xia et al. 2012; Joët et al. 2016).

El peso fresco de las bellotas también tuvo efectos positivos sobre la probabilidad de supervivencia de plántulas y sobre su desempeño, en términos de la biomasa que alcanzaron al finalizar el experimento de germinación. Varios autores han indicado que las plántulas que provienen de semillas grandes usualmente muestran un desarrollo más acelerado de la raíz, el tallo y las hojas, lo cual beneficia su supervivencia durante los primeros meses de vida (Tecklin & McCreary 1991; Castro 1999; Khan & Shankar 2001; Moles & Westoby 2006; Yi & Liu 2014;). Teniendo en cuenta estos argumentos, los resultados permiten sugerir que las plántulas que murieron durante el experimento no lograron alcanzar una biomasa crítica que les permitiera mantener su desarrollo, probablemente porque provenían de semillas pequeñas que no contenían

suficientes recursos. Estos aspectos se desarrollarán con mayor profundidad en el capítulo siguiente, donde se dispone de resultados con una mayor cantidad de especies de encinos.

CAPÍTULO II

EL PESO DE LAS BELLOTAS COMO DETERMINANTE DE LA GERMINACIÓN EN ENCINOS ROJOS Y BLANCOS

INTRODUCCIÓN

El tamaño de las semillas es un rasgo fundamental en la historia de vida de las plantas y los ecólogos han estado ampliamente interesados en determinar cómo este atributo influye el reclutamiento de árboles (Silvertown 1989; Leishman et al. 2000). En hábitats altamente competitivos, como ocurre bajo el dosel de los bosques, se ha propuesto que la selección natural ha favorecido a las especies con semillas más grandes porqué una mayor biomasa seminal (peso seco de la semilla) acelera el desarrollo de las plántulas e incrementa su capacidad competitiva por luz y recursos del suelo (Foster 1986; Silvertown 1989; Westoby et al. 1992; Leishman & Westoby 1994; Bruun & Ten Brink 2008; Yi & Wang 2016). Por otro lado, se propuso que las especies de plantas con semillas pequeñas están adaptadas a hábitats con elevados niveles estrés, como ocurre en claros de bosque, donde un menor tamaño confiere a las semillas resistencia contra la desecación hasta que las condiciones sean favorables para que ocurra la germinación (Foster 1986; Silvertown 1989; Leishman et al. 2000). A nivel intraespecífico, por otra parte, en especies forestales se ha reportado que semillas más grandes dan origen a plántulas más resistentes a la sequía y herbivoría, lo cual incrementa su probabilidad de establecerse (Bonfil 1998; Chacón et al. 1998; Chacón & Bustamante 2001; Gómez 2004; Huerta-Paniagua & Rodríguez-Trejo 2011). Estos efectos interespecíficos e intraespecíficos del tamaño de la semilla sobre el desarrollo y supervivencia en estados tempranos del ciclo de vida de los árboles ha sido bien documentado (Fenner & Thompson 2005), pero sus efectos sobre la germinación han recibido mucha menos atención. Esto puede atribuirse al amplio interés que han tenido los ecólogos vegetales por la relación entre el peso de las semillas y el destino de las plántulas forestales, mientras que el efecto de la biomasa seminal sobre la germinación tiene un carácter más anecdótico en estos experimentos (Bonfil 1998; Gómez 2004).

La germinación comienza con el desarrollo del embrión tras la imbibición de las semillas, resultando en la emergencia de la radícula (Fenner & Thompson 2005). En términos generales, se ha propuesto que la germinación se incrementa con el peso de la semilla porque una mayor biomasa seminal implica mayores reservas de recursos en los cotiledones (Gómez 2004), pero no hay

estudios que hayan analizado si este rasgo constituye una adaptación ante diferentes presiones ambientales. Especies de árboles pertenecientes a la misma línea filogenética (ej., mismo género) puede ser de utilidad para dilucidar cómo el peso de las semillas afecta la germinación, además de influir en el destino de las plántulas. Esto se debe a que especies muy relacionadas entre ellas generalmente producen semillas con características morfo-anatómicas similares, pero si las semillas difieren en su peso, la variabilidad interespecífica en este rasgo puede afectar diferencialmente la germinación y esto puede reflejar adaptaciones de las especies para germinar bajo diferentes condiciones ambientales. Además, si el peso de las semillas varía dentro de cada especie de árbol y esta variabilidad afecta la germinación, estas relaciones intraespecíficas entre la biomasa seminal y la germinación debieran ser más similares entre especies que están filogenéticamente cercanas (ej., especies que se diversificaron recientemente de un ancestro común) que entre especies filogenéticamente distantes (ej., especies cuyos ancestros divergieron más tempranamente). Esto puede ocurrir si, dentro de un mismo género, las semillas de los ancestros que dieron origen a diferentes linajes estuvieron sujetas a diferentes presiones selectivas.

Para evaluar estos efectos interespecíficos e intraespecíficos del peso de las semillas sobre la germinación nos enfocamos en los encinos (*Quercus* spp., Fagaceae). Esto se debe a que estos árboles producen bellotas (frutos uniseminados secos, tipo nuez) que difieren ampliamente en su peso, tanto entre especies como dentro de las especies (Long & Jones 1996; Bonfil 1998; Khan & Shankar 2001; Zavala-Chávez 2001; Landergott et al. 2012). Debido a la elevada diversidad filogenética de este grupo de plantas, los encinos se han dividido en categorías infragenéricas. Nixon (1993) uso rasgos morfológicos y secuencias de ADN para dividir el género en dos grandes subgéneros, que incluyen *Cyclobalanopsis* (sólo presentes en Asia y norte de Oceanía) y *Quercus* (presentes en todas las masas continentales del hemisferio norte). Adicionalmente, Nixon (1993) divide el subgénero *Quercus* en tres secciones filogenéticas: (1) *Lobatae*, o encinos rojos, que sólo están en América (desde EEUU hasta Colombia), (2) *Protobalanus*, o encinos dorados, que están restringidos al noroeste de México y suroeste de USA (península de California), y (3) *Quercus*, o encinos blancos, que se distribuyen en todo el hemisferio norte (América del Norte y Central, Europa, Asia y el norte de África). México es el centro de diversificación más importante del subgénero *Quercus*, albergando más de 160 especies (Valencia 2004). Además, los encinos rojos y los encinos blancos traslapan ampliamente sus rangos de distribución a lo largo del país (Romero-

Rangel et al. 2014), lo que proporciona una oportunidad excepcional para evaluar cómo la biomasa de las bellotas influye en la germinación entre especies y dentro de las especies.

Tanto las bellotas de los encinos rojos como blancos son altamente recalcitrantes y germinan en un corto tiempo después de la dispersión primaria, la cual ocurre durante la estación de lluvias (Zavala-Chávez & García-Moya 1996). En este contexto, se ha reportado que las bellotas de encinos mexicanos pierden viabilidad cuando su contenido de agua disminuye por debajo de 25-30%, pero requieren estar cerca de su capacidad de hidratación máxima para germinar (Zavala-Chávez & García-Moya 1996; Zavala-Chávez 2008). Además, se ha reportado que las bellotas de los encinos blancos tienden a ser más grandes que las de los encinos rojos (Zavala-Chávez & García-Moya 1996; Zavala-Chávez 2004; Rubio-Licon et al. 2011). Por lo tanto, si el peso de una bellota influye en la germinación, se puede esperar que los encinos blancos tengan tasas de germinación (fracción de bellotas que germinan a través de tiempo dentro de una cohorte) y porcentajes de germinación (fracción final de bellotas germinadas de una cohorte) más altos que los encinos rojos cuando sus bellotas se ponen a germinar bajo las mismas condiciones ambientales. No obstante, dado que el peso fresco de las bellotas incluye tanto agua como nutrientes, puede ser necesario determinar cómo la variación en este rasgo se relaciona con su biomasa seca, lo cual puede asociarse a la cantidad de nutrientes acumulados en los cotiledones, y con su porcentaje contenido de agua, lo cual puede indicar la cantidad de agua que requieren bellotas para germinar. Estas relaciones proporcionarían una idea acerca de cuál de estas variables (biomasa seca o contenido de agua) es principalmente responsable de las diferencias en la germinación a nivel intraespecífico. Además, dado que los efectos maternos también pueden causar diferencias intraespecíficas en la biomasa seca y contenido de humedad de las semillas, la probabilidad de germinación (oportunidad de germinar) y velocidad de germinación (el tiempo requerido para germinar) también pueden incrementarse con el peso fresco de las bellotas.

Este segundo capítulo se analizan los patrones de germinación interespecíficos e intraespecíficos de encinos rojos y blancos de la Sierra Madre Oriental, México. Para esto, primero se determinó el peso fresco de bellotas viables producidas por diferentes especies de ambas secciones filogenéticas y, posteriormente, se desarrolló un experimento de invernadero dirigido a contestar las siguientes preguntas: (i) ¿Difiere el peso fresco de las bellotas entre encinos rojos y blancos, como también entre las especies de estos dos grupos?; (ii) ¿las diferencias en este rasgo conduce a diferentes tasas y porcentajes de germinación en encinos rojos y blancos?; (iii) ¿la

variabilidad intraespecífica en el peso fresco de las bellotas afecta la probabilidad y el tiempo de germinación dentro de especies de encinos?; y (iv) ¿son estas relaciones intraespecíficas entre especies de encinos pertenecientes a la misma sección filogenética que entre especies que pertenecientes de diferentes secciones? Después de desarrollar este experimento, nos enfocamos en determinar cómo se relaciona el peso fresco de las bellotas con su biomasa seca y su contenido de agua para establecer cuál de estos dos rasgos puede relacionarse con el peso de las bellotas y su capacidad germinativa.

MATERIALES Y MÉTODOS

Colecta de bellotas de especies de encinos

El estudio se desarrolló con especies de encinos presentes en Sierra de Álvarez (2000-2500 m de elevación), que comprende la sección más occidental de Sierra Madre Oriental. Sierra de Álvarez se localiza 25 km al este de la ciudad de San Luis Potosí, centro de México, donde se han reportado ocho especies de encinos rojos (sección *Lobatae*) y nueve especies de encinos blancos (sección *Quercus*) (García-Sánchez & Aguirre-Rivera 2011). La reproducción de estas especies presenta el fenómeno de vecería, produciendo bellotas cada 2-5 años, pero estos eventos no siempre están sincronizados entre especies. Por esta razón, nos enfocamos en aquellas especies que produjeron bellotas en 2015 y 2017, las cuales incluyen siete encinos rojos (*Quercus affinis* Scheidw., *Quercus castanea* Née, *Quercus crassifolia* Humb. & Bonpl., *Quercus eduardii* Trel., *Quercus jonesii* Trel., *Quercus mexicana* Humb. & Bonpl., y *Quercus viminea* Trel.) y tres encinos blancos (*Quercus laeta* Liebm., *Quercus polymorpha* Schltld. & Cham., y *Quercus potosina* Trel.).

Las bellotas colectadas en 2015 fueron utilizadas para evaluar cómo el peso fresco influye en su germinación, mientras que las bellotas colectadas en 2017 fueron utilizadas para evaluar cómo el peso fresco se relaciona con la biomasa seca y el contenido de humedad. En ambos años, las colectas se llevaron a cabo inmediatamente después que las bellotas fueron liberadas de los árboles parentales. En 2015, esto ocurrió entre inicios de agosto y mediados de septiembre, mientras que en 2017 esto ocurrió entre mediados de septiembre y finales octubre. La colecta de bellotas incluyó diez árboles de cada especie, colectándose 100 bellotas maduras debajo del dosel de cada individuo. Siempre se trató de incluir la mayor variabilidad posible en el tamaño de las bellotas colectadas. Las bellotas de cada especie fueron agrupadas en una sola muestra compuesta y llevadas a laboratorio para evaluar su viabilidad mediante la prueba de flotabilidad (Gribko &

Jones 1995), ya que las bellotas colectadas en campo pueden ser inviables debido a su desecación o el parasitismo por hongos e insectos (Ramos-Palacios et al. 2014). Para esto, las cúpulas de las bellotas fueron retiradas y las nueces fueron colocadas en contenedores de 20 L con agua. Después de 2 h en agua, se asumió que las bellotas que se hundieron estaban viables, mientras que las bellotas que flotaban se asumieron como inviables (Gribko & Jones 1995; González-Salvatierra et al. 2013; Ramos-Palacios et al. 2014). Con esta prueba no invasiva, se obtuvieron más de 500 bellotas viables de cada especie de cada año. Las bellotas viables fueron almacenadas en cámaras refrigeradas (5° C) para prevenir su desecación y retardar su germinación.

Experimento de germinación en invernadero

Para evaluar los efectos del peso fresco de las bellotas sobre la germinación, se desarrolló un experimento con las bellotas colectadas en 2015. Este experimento se llevó a cabo en un invernadero ventilado localizado en la ciudad de San Luis Potosí, México. El techo del invernadero fue cubierto con malla-sombra (60% sombra) para aproximar las condiciones de luz y temperatura a las del dosel de los bosques, donde ocurre la germinación de la mayoría de las especies de encino (Zavala-Chávez 2001). Durante el experimento, se usaron sensores automatizados para comparar ambas variables ambientales entre el invernadero y el dosel de un bosque de encinos cercano. La temperatura promedio del aire en el invernadero fue de 19.7°C, mientras que en el bosque fue de 18.3°C. La densidad del flujo de fotónico durante el día (7:00 a 19:00 h) promedió fue de 153 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en el invernadero y 134 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en el bosque (Figura 2.1). Esto indica que las condiciones de temperatura y luz fueron similares entre el invernadero y el bosque.

Para el experimento de germinación se seleccionaron aleatoriamente 100 bellotas viables de cada especie de encino el 14 de septiembre de 2015. Estas bellotas fueron colocadas en agua durante 48 h para aproximarlas a su máxima capacidad de hidratación, lo que es necesario para promover su germinación (Zavala-Chávez & García-Moya 1996; Zavala-Chávez 2008) y para estandarizar su capacidad germinativa, ya que de otra manera las diferencias en la respuesta de germinación entre y dentro de las especies pueden estar influenciada por diferentes contenidos de humedad de las bellotas al momento de haber sido colectadas en campo. El peso fresco de las bellotas totalmente hidratadas fue utilizado como variable predictora en los análisis de germinación. Para esto, las bellotas hidratadas fueron secadas con toallas de papel y fueron pesadas en una balanza analítica (resolución 0.1 mg, Sartorius, Alemania) para determinar su peso fresco.

Estas bellotas fueron sembradas individualmente en vasos plásticos (50 ml) llenados con una mezcla de suelo esterilizado (80%) y perlita (20%). Observaciones previas de campo indican que las bellotas recién liberadas de los árboles parentales usualmente germinan en la superficie del suelo y, por esta razón, en el experimento se sembraron de esta manera. No se removió el pericarpio de las bellotas debido a que esta estructura previene la desecación de la semilla (Zavala-Chávez & García-Moya 1996). En todos los casos, se asumió que las bellotas habían germinado cuando la radícula emergía del pericarpio (Figura 2.2).

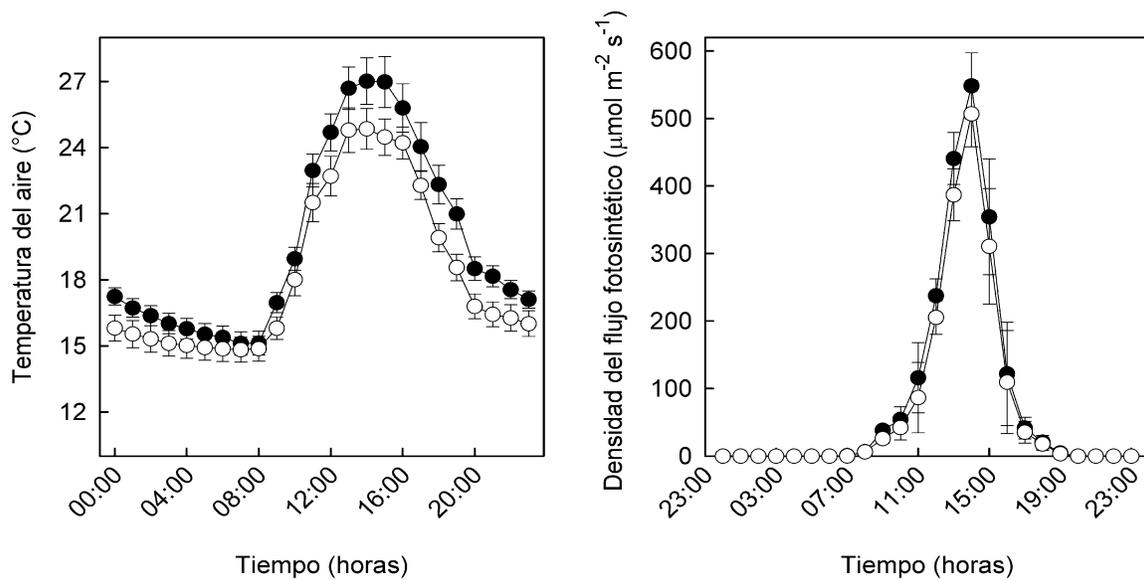


Figura 2.1. Temperatura del aire y condiciones de luz en el invernadero y bajo el dosel del bosque medidas con sensores automatizados (Hobo Pendant, Onset Computer Corporation, EEUU) programaron para medir ambas variables cada hora durante el experimento de jardín común. Al final del experimento, estos valores se promediaron por hora y las figuras muestran las curvas diarias (promedios \pm 95% I.C.) obtenidas para el invernadero (símbolos negros) y debajo del dosel del bosque (símbolos blancos).

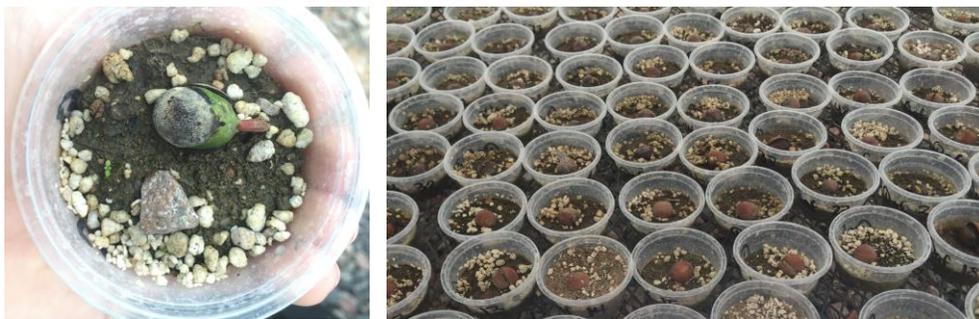


Figura 2.2. La fotografía de la izquierda muestra una bellota germinada de *Quercus affinis*, lo que se evidencia mediante la emergencia de la radícula a través del pericarpio. La fotografía de la izquierda muestra el experimento de jardín común, donde las bellotas de las diferentes especies de encino fueron

sembradas en vasos plásticos que fueron distribuidos aleatoriamente sobre una mesa experimental en el invernadero.

Los vasos de germinación fueron distribuidos aleatoriamente en mesas experimentales ubicadas al interior del invernadero (Figura 2.2) y regados hasta saturar el substrato. Se perforo el fondo de los vasos para permitir el drenaje del exceso de agua y este tratamiento de riego se aplicó cada dos días. La germinación de bellotas fue registrada diariamente entre el 16 septiembre y el 15 de noviembre de 2015 (60 días). Después de finalizar el experimento, se evaluó si las bellotas que no germinaron aún eran viables, para lo cual se les hizo una pequeña incisión en el pericarpio y se incubaron en solución 1% (masa/volumen) de cloruro de 2,3,5-trifeniltetrazolio en obscuridad, a 20-25 °C, durante 24 h. Si el embrión de la semilla permanece vivo, la sal de tetrazolio reaccionan con la hidrogenasa liberada por enzimas deshidrogenasas y se reduce a formazán, un colorante rojo no difusible que tiñe al embrión (Black et al. 2006). Esta prueba indicó que todas las bellotas no germinadas perdieron viabilidad durante el experimento.

Para analizar efectos intraespecificos del peso fresco de las bellotas sobre la germinación se usaron regresiones logísticas basadas en el modelo: $P(g) = e^{(\beta_0 + \beta_1 F)} / [1 - e^{(\beta_0 + \beta_1 B)}]$, donde $P(g)$ es la probabilidad de germinación estimada a partir de una variable de respuesta binaria (germinación/no-germinación), e es la constante de Napier (2.718...), F es el peso fresco de las bellotas, y las letras riegas β son los parámetros que definen la magnitud con la cual el peso fresco de las bellotas afecta la probabilidad de germinación de las semillas. Este análisis se realizó por separadamente para cada especie de encino, y, en este caso, la precisión del análisis se estimó como el número de casos correctamente clasificados por el modelo de regresión (Zar 2010). Si el peso fresco de una bellota influye en la germinación, la curva logística indicaría el peso critico a partir del cual una bellota debiera germinar y, después de este valor, la probabilidad de germinación debiera incrementarse conforme aumenta el peso fresco de las bellotas. Después de estos análisis, nos enfocamos solamente en bellotas germinadas para determinar si su peso fresco influye en el tiempo de germinación (tiempo transcurrido entre la siembra y la germinación) de cada especie de encino, Para ello usamos regresiones lineales simples donde la variable de respuesta fue la velocidad de germinación de cada bellota (días después de la siembra) y la variable predictora fue su peso fresco. Si el peso fresco de las bellotas influye positivamente sobre la velocidad de germinación, los días transcurridos entre la siembra y la emergencia de la radícula debieran disminuir al incrementarse el peso.

Peso fresco, biomasa seca y contenido de agua de las bellotas

Las bellotas colectadas en 2017 fueron usadas para evaluar si su peso fresco después de la hidratación, su biomasa seca y su contenido de agua diferían entre secciones filogenéticas y dentro de las especies de encinos, y también para evaluar si estas variables se relacionaban entre ellas. Para ello, se seleccionaron aleatoriamente 100 bellotas viables de cada especie de encino que fueron hidratadas como se describe en la sección anterior y, posteriormente, cada bellota fue pesada para determinar su peso fresco (*FW*). Estas bellotas fueron colocadas en sobres de papel individual y secadas a 60 °C en una estufa de aire forzado (M240, Binder, Alemania) hasta que su biomasa seca permaneciera constante (*BD*). Estos datos fueron usados para determinar el contenido porcentual de agua (*PWC*) en cada bellota como: $[(FW - DB)/FW] \times 100$. Los valores de *FW*, *BD* y *PWC* se compararon entre secciones filogenéticas con una prueba *t*-Student, mientras que las comparaciones entre especies de encino se realizaron con una prueba ANOVA de una vía y pruebas *post hoc* de Tukey. Para establecer si *BD* y *PWC* se relacionaban con *FW*, con los valores de estas variables obtenidos para cada especie de encino se realizaron análisis de regresión lineal simple.

RESULTADOS

Efectos interespecíficos del peso fresco de bellotas sobre la germinación

Las bellotas de encinos blancos fueron más pesadas que las de encinos rojos ($2.16 \text{ g} \pm 0.039 \text{ EE}$ vs. $0.961 \text{ g} \pm 0.024 \text{ EE}$; $t = 26.725$, $DF = 998$, $p < 0.001$). El peso fresco de las bellotas también difirió entre especies de encino ($F_{(9, 990)} = 391.327$, $p < 0.001$). Las comparaciones entre especies indicaron que el peso fresco de las bellotas no difiere entre los encinos blancos *Q. laeta* y *Q. potosina*, también indicando que estas especies tienen bellotas más pesadas que los demás encinos (Tabla 2.1). En términos del peso fresco de sus bellotas, estas especies fueron seguidas por el encino rojo *Q. affinis* y del encino blanco *Q. polymorpha*, que presentaron bellotas más pesadas que las especies restantes (Tabla 2.1). Los encinos rojos *Q. eduardii*, *Q. jonesii*, *Q. mexicana* y *Q. viminea* presentaron bellotas más ligeras que las demás especies, mientras que *Q. castanea* y *Q. crassifolia* tuvieron bellotas con pesos frescos intermedios (Tabla 2.1).

Las bellotas de encinos blancos tuvieron mayores tasas de germinación que los encinos rojos (Gehan-Wilcoxon = 4.676, $DF = 1$, $p < 0.001$; Figura 2.3) y también se encontraron diferencias en las tasas de germinación entre especies (Gehan-Wilcoxon = 31.743, $DF = 9$, $p < 0.001$). Las comparaciones entre pares de especies indicaron que las bellotas de tres encinos

blancos (*Q. laeta*, *Q. polymorpha* y *Q. potosina*) germinaron más rápido que las bellotas de la mayoría de los encinos rojos (Figura 2.3). Entre los encinos rojos, la única excepción fue *Q. affinis*, cuya tasa de germinación fue similar a la de los encinos blancos (Figura 2.3). No se encontraron diferencias entre las tasas de germinación de las otras especies de encinos rojos (Figura 2.3).

Los porcentajes de germinación de las diferentes especies de encinos se relacionaron positivamente con aumentos en el peso promedio de sus bellotas frescas ($F_{(1,8)} = 539.288$, $p < 0.001$, $r^2 = 0.850$). En esta relación, los encinos cuyas bellotas tenían pesos frescos promedio superior a 1.7 g (*Q. laeta*, *Q. polymorpha*, *Q. potosina* y *Q. affinis*) tuvieron mayores porcentajes de germinación, mientras que los encinos con bellotas cuyo peso fresco estaba por debajo de 0.7 g (*Q. eduardii*, *Q. jonesii*, *Q. mexicana* y *Q. viminea*) tuvieron los porcentajes de germinación más bajos (Figura 2.4). Las especies cuyas bellotas tenían pesos frescos intermedios (*Q. crassifolia* y *Q. castanea*) se ubicaron en la sección central de esta relación (Figura 2.4).

Tabla 2.1. Peso fresco promedio (\pm EE) de las bellotas de encinos rojos y blancos colectadas en 2015. Diferentes letras al lado de los promedios indican diferencias significativas entre las especies (prueba de Tukey). La tabla también muestra los resultados de las regresiones logísticas usadas para establecer si el peso fresco de las bellotas influye en la probabilidad de germinación de cada especie, como también los resultados de las regresiones lineales simples realizadas para establecer relaciones entre el peso fresco de las bellotas y su velocidad de germinación.

Sección filogenética	Especie	Peso fresco de las bellotas (g)	Resultados de la regresión logística	Resultados de la regresión lineal
Encinos rojos (<i>Lobatae</i>)	<i>Q. affinis</i>	2.07 (± 0.043 S.E.) ^a	$\chi^2 = 71.070$, $p < 0.001$ (89%)	$F_{(1,59)} = 100.171$, $p < 0.001$ (0.629)
	<i>Q. castanea</i>	1.55 (± 0.027 S.E.) ^b	$\chi^2 = 78.357$, $p < 0.001$ (88%)	$F_{(1,47)} = 88.935$, $p < 0.001$ (0.654)
	<i>Q. crassifolia</i>	1.06 (± 0.030 S.E.) ^c	$\chi^2 = 93.850$, $p < 0.001$ (91%)	$F_{(1,48)} = 131.102$, $p < 0.001$ (0.732)
	<i>Q. eduardii</i>	0.493 (± 0.013 S.E.) ^d	$\chi^2 = 85.117$, $p < 0.001$ (88%)	$F_{(1,40)} = 144.077$, $p < 0.001$ (0.783)
	<i>Q. jonesii</i>	0.436 (± 0.011 S.E.) ^d	$\chi^2 = 100.310$, $p < 0.001$ (92%)	$F_{(1,35)} = 72.239$, $p < 0.001$ (0.674)
	<i>Q. mexicana</i>	0.643 (± 0.016 S.E.) ^e	$\chi^2 = 96.728$, $p < 0.001$ (91%)	$F_{(1,44)} = 42.907$, $p < 0.001$ (0.494)
	<i>Q. viminea</i>	0.467 (± 0.009 S.E.) ^d	$\chi^2 = 73.605$, $p < 0.001$ (85%)	$F_{(1,46)} = 69.558$, $p < 0.001$ (0.602)
Encinos blancos (<i>Quercus</i>)	<i>Q. laeta</i>	2.43 (± 0.047 S.E.) ^f	$\chi^2 = 27.651$, $p < 0.001$ (66%)	$F_{(1,61)} = 0.245$, $p = 0.622$ (0.004)
	<i>Q. polymorpha</i>	1.78 (± 0.049 S.E.) ^g	$\chi^2 = 20.047$, $p < 0.001$ (67%)	$F_{(1,54)} = 1.780$, $p = 0.187$ (0.031)
	<i>Q. potosina</i>	2.26 (± 0.086 S.E.) ^f	$\chi^2 = 21.135$, $p < 0.001$ (64%)	$F_{(1,56)} = 0.263$, $p = 0.609$ (0.005)

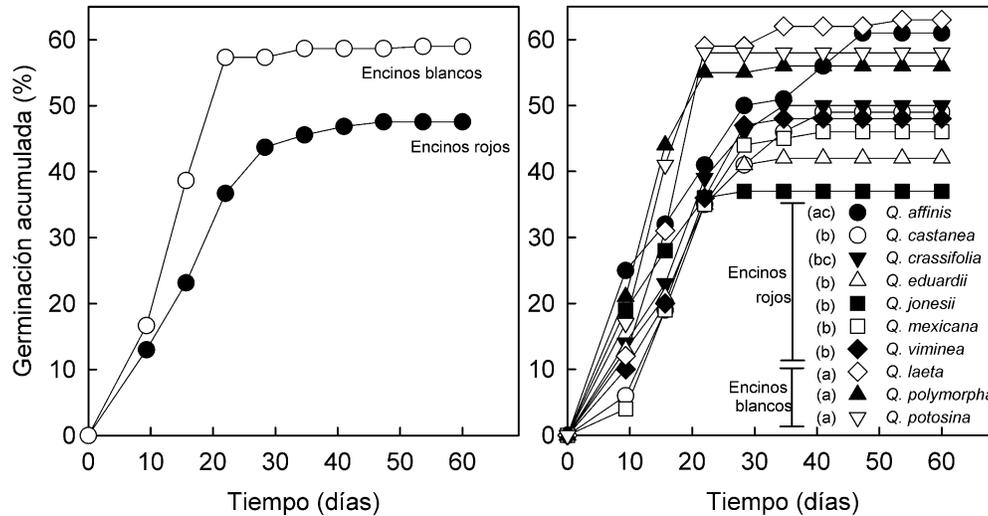


Figura 2.3. Tasas de germinación de las bellotas estimadas con el método de Kaplan-Meier. El panel izquierdo muestra las tasas de germinación entre secciones filogenéticas encinos rojos (*Lobatae*) y encinos blancos (*Quercus*). El panel derecho muestra las tasas de germinación de cada especie y diferentes letras al lado del nombre de cada especie indican diferencias significativas en tasas de germinación entre especies.

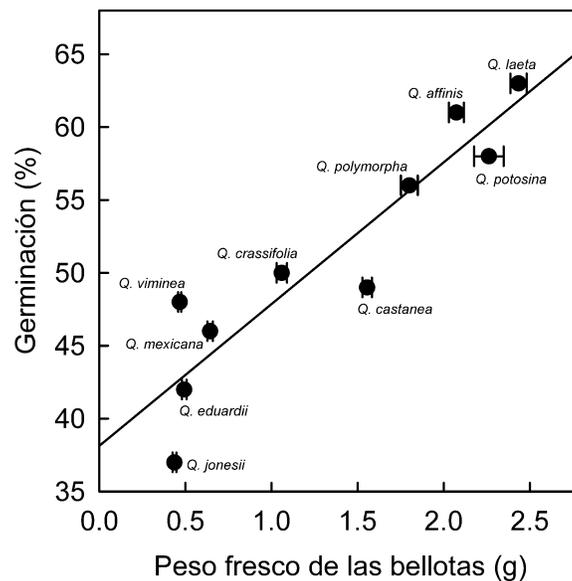


Figura 2.4. Relación lineal entre el porcentaje de germinación y el peso fresco promedio de las bellotas ($g \pm EE$) de las diez especies de encinos incluidas en el experimento de jardín común.

Efectos intraespecíficos del peso fresco de las bellotas en la germinación

En todas las especies, las regresiones logísticas indicaron aumentos en la probabilidad de germinación de las bellotas con el peso fresco (Tabla 2.1). Sin embargo, estas relaciones se ajustaron mejor en encinos rojos que en encinos blancos (Figura 2.5), lo cual fue respaldado por la

fracción de casos correctamente clasificados por los modelos logísticos (este valor sobrepasó el 85% en los encinos rojos y fue cercano al 70% en encinos blancos; Tabla 2.1). La velocidad de germinación disminuyó con el peso fresco de las bellotas en todos los encinos rojos, pero estas relaciones no se detectaron en encinos blancos (Tabla 2.1; Figura 2.6).

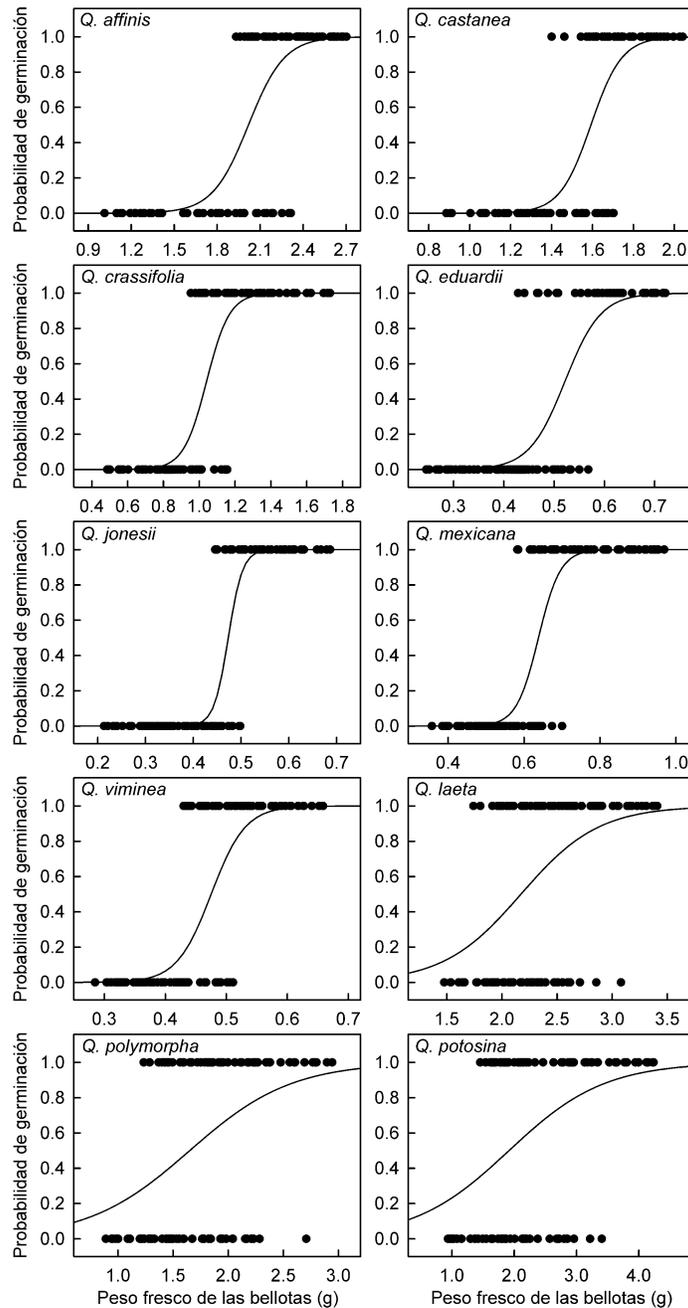


Figura 2.5. Resultados de las regresiones logísticas usadas para evaluar las relaciones entre la probabilidad de germinación y el peso fresco de las bellotas para cada especie de encino. El nombre de la especie se indica en el panel respectivo.

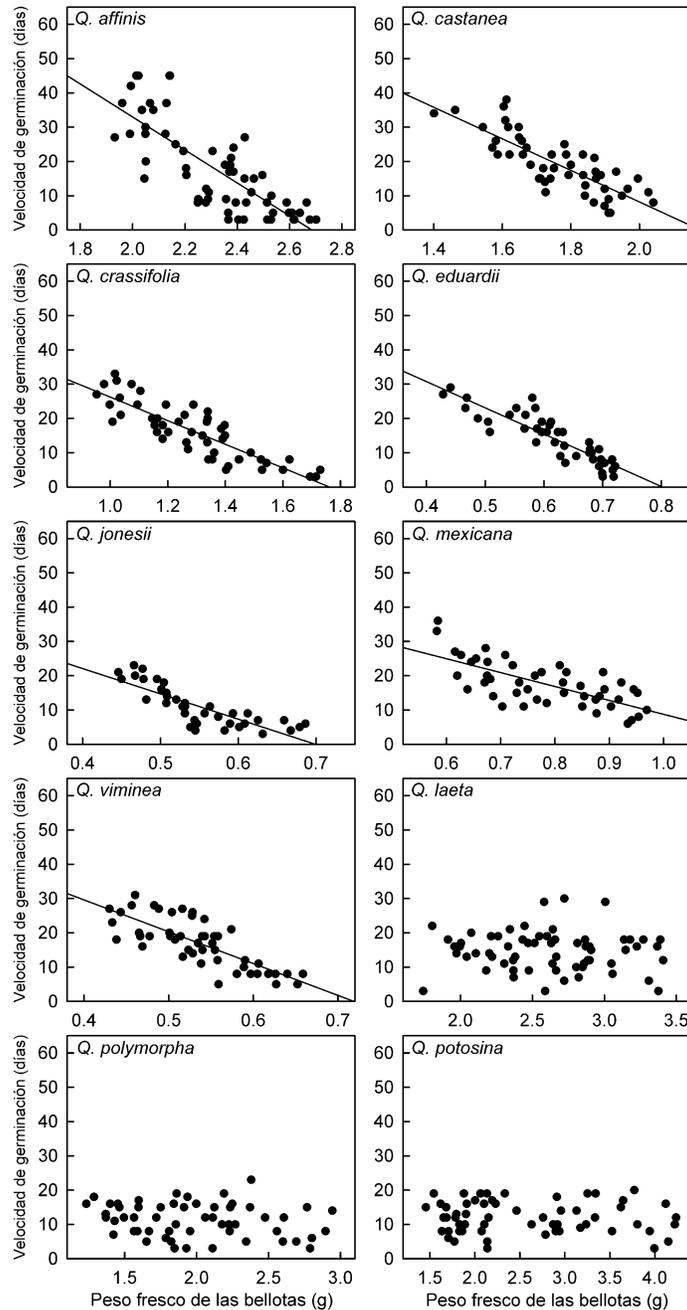


Figura 2.6. Resultados de las regresiones lineales usadas para evaluar relaciones entre la velocidad de germinación y el peso fresco de bellota en cada especie de encino. El nombre de la especie se indica en el panel respectivo. No se proporcionan curvas de regresión para encinos blancos porque no se encontraron efectos significativos del peso de la bellota en la velocidad de germinación.

Peso fresco, biomasa seca y contenido de agua en las bellotas

Los pesos frescos de las bellotas colectadas en 2017 fueron mayores en encinos blancos que en rojos ($2.02 \text{ g} \pm 0.036 \text{ EE}$ vs. $0.964 \text{ g} \pm 0.021 \text{ EE}$, $t = 26.763$, $DF = 998$, $p < 0.001$). Las bellotas

de los encinos blancos tuvieron mayor biomasa seca y contenido de agua que las de los encinos rojos (biomasa seca = $0.821 \text{ g} \pm 0.015 \text{ EE}$ vs. $0.584 \text{ g} \pm 0.014 \text{ EE}$, $t = 9.545$, $df = 998$, $p < 0.001$; contenido de agua = $59.3\% \pm 0.402 \text{ EE}$ vs. $40.8\% \pm 0.264 \text{ EE}$, $t = 28.999$, $df = 998$, $p < 0.001$). Todas estas variables difirieron entre especies (peso fresco: $F_{(9, 990)} = 312.552$, $p < 0.001$; biomasa seca: $F_{(9, 990)} = 320.772$, $p < 0.001$; contenido de agua: $F_{(9, 990)} = 965.273$, $p < 0.001$). Las bellotas del encino blanco *Q. potosina* tuvieron el mayor peso fresco, seguidas por los encinos blancos *Q. polymorpha* y *Q. laeta*, y por el encino rojo *Q. affinis* (Tabla 2.2). Los pesos frescos de las bellotas de los demás encinos (*Q. castanea*, *Q. crassifolia*, *Q. eduardii*, *Q. mexicana* y *Q. viminea*) fueron menores (Tabla 2.2). Las bellotas de mayor biomasa seca fueron de *Q. affinis*, seguidas por los tres encinos blancos y, posteriormente, los restantes encinos rojos (Tabla 2.2). El contenido de agua de las bellotas fue mayor en los tres encinos blancos que los encinos rojos (Tabla 2.2). En cada especie, la biomasa seca de las bellotas se incrementó con el peso fresco (Tabla 2.2, Figura 2.7), pero no se encontraron relaciones entre el peso fresco y el contenido de agua (Tabla 2.2, Figura 2.8).

Tabla 2.2. Promedios del peso fresco, la biomasa seca y el contenido porcentual de agua (\pm EE) de las bellotas de encinos rojos y blancos recolectadas en 2017. Diferentes letras al lado de los promedios indican diferencias significativas entre especies (prueba de Tukey). La tabla también muestra los resultados de las regresiones lineales simples usadas para evaluar si el peso fresco de las bellotas se relacionaba con su biomasa seca.

Sección filogenética	Especie	Peso fresco de las bellotas (g)	Biomasa seca de las bellotas (g)	Contenido porcentual de agua de las bellotas (%)	Resultados de la regresión lineal
Encinos rojos (<i>Lobatae</i>)	<i>Q. affinis</i>	1.92 (± 0.044 S.E.) ^a	1.36 (± 0.031 S.E.) ^a	29.4 (± 0.365 S.E.) ^a	$F_{(1,98)} = 2323.738$, $p < 0.001$ (0.959)
	<i>Q. castanea</i>	1.36 (± 0.024 S.E.) ^b	0.842 (± 0.015 S.E.) ^b	37.9 (± 0.341 S.E.) ^b	$F_{(1,98)} = 901.790$, $p < 0.001$ (0.902)
	<i>Q. crassifolia</i>	1.06 (± 0.029 S.E.) ^c	0.514 (± 0.015 S.E.) ^c	51.7 (± 0.379 S.E.) ^c	$F_{(1,98)} = 1349.742$, $p < 0.001$ (0.932)
	<i>Q. eduardii</i>	0.516 (± 0.012 S.E.) ^d	0.386 (± 0.009 S.E.) ^d	25.3 (± 0.152 S.E.) ^d	$F_{(1,98)} = 12068.524$, $p < 0.001$ (0.992)
	<i>Q. jonesii</i>	0.546 (± 0.012 S.E.) ^d	0.287 (± 0.007 S.E.) ^e	47.4 (± 0.547 S.E.) ^e	$F_{(1,98)} = 504.373$, $p < 0.001$ (0.837)
	<i>Q. mexicana</i>	0.779 (± 0.022 S.E.) ^e	0.371 (± 0.011 S.E.) ^d	52.6 (± 0.513 S.E.) ^c	$F_{(1,98)} = 695.915$, $p < 0.001$ (0.877)
	<i>Q. viminea</i>	0.563 (± 0.009 S.E.) ^d	0.329 (± 0.006 S.E.) ^{de}	41.6 (± 0.368 S.E.) ^f	$F_{(1,98)} = 726.034$, $p < 0.001$ (0.881)
Encinos blancos (<i>Quercus</i>)	<i>Q. laeta</i>	1.77 (± 0.025 S.E.) ^a	0.755 (± 0.011 S.E.) ^f	57.3 (± 0.329 S.E.) ^g	$F_{(1,98)} = 291.639$, $p < 0.001$ (0.748)
	<i>Q. polymorpha</i>	1.98 (± 0.053 S.E.) ^a	0.755 (± 0.024 S.E.) ^f	62.1 (± 0.476 S.E.) ^h	$F_{(1,98)} = 558.691$, $p < 0.001$ (0.851)
	<i>Q. potosina</i>	2.31 (± 0.084 S.E.) ^f	0.951 (± 0.035 S.E.) ^g	58.6 (± 0.419 S.E.) ^g	$F_{(1,98)} = 1460.344$, $p < 0.001$ (0.937)

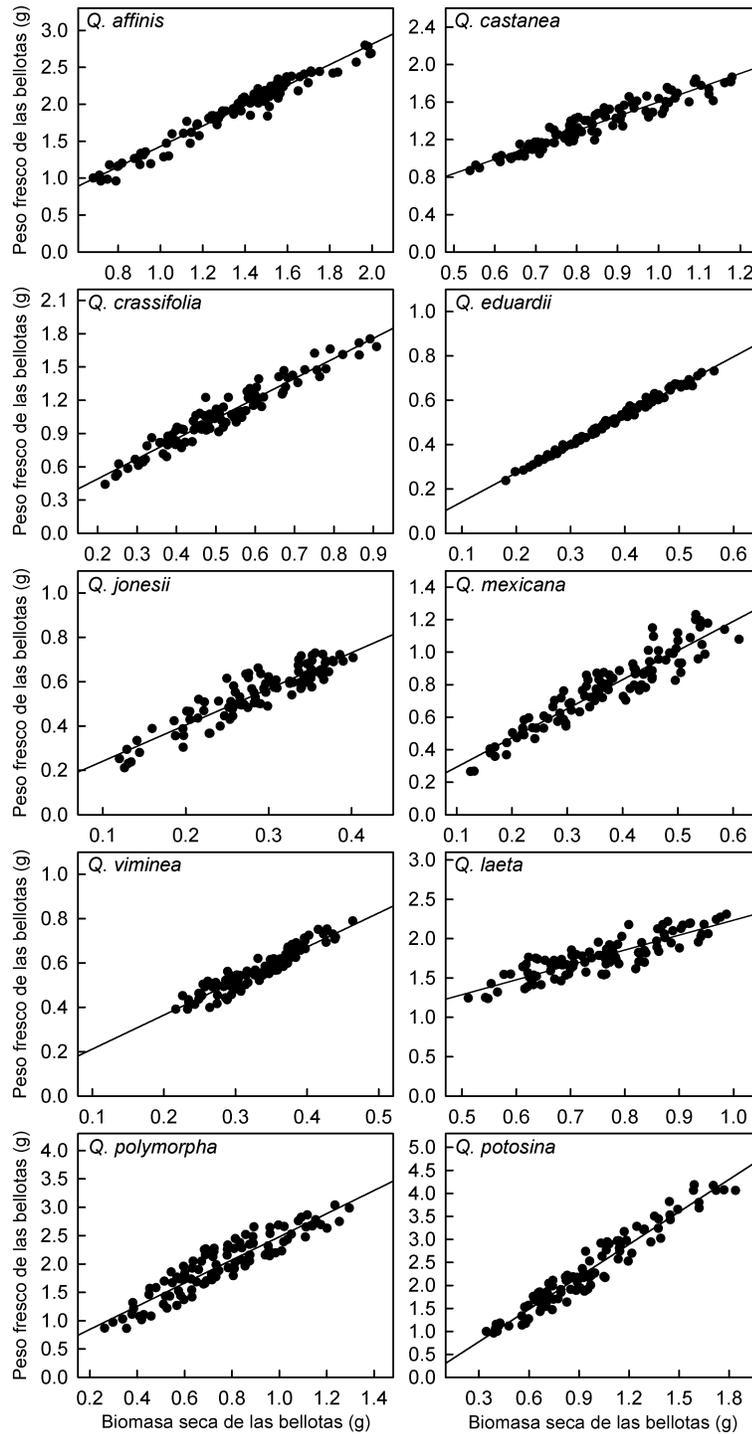


Figura 2.7. Resultados de las regresiones lineales usadas para evaluar relaciones entre el peso fresco de las bellotas y su biomasa seca en cada especie de encino. El nombre de la especie se indica en el panel respectivo.

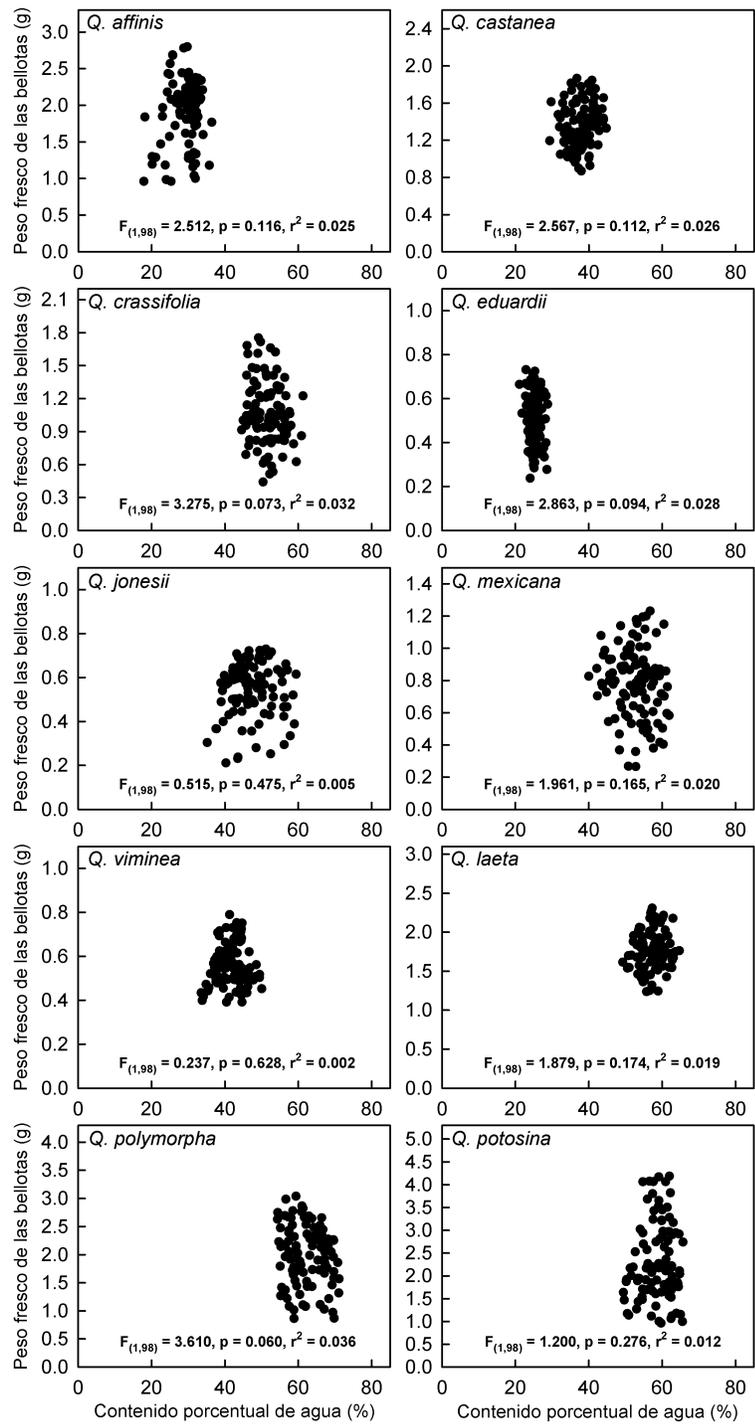


Figura 2.8. Resultados de las regresiones lineales usadas para evaluar relaciones entre el peso fresco de las bellotas y su contenido porcentual de agua en cada especie de encino. En ningún caso hubo relaciones significativas, por lo que sólo muestran los diagramas de dispersión de los datos y los estadísticos de los análisis. El nombre de la especie se indica en el panel respectivo.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos indican que al incrementarse el peso fresco de las bellotas aumenta su germinación en las diez especies de encinos incluidas en el experimento de jardín común y, dado que el peso fresco de estos frutos se relaciona positivamente con su biomasa seca, es factible proponer que esos efectos se deben a diferencias en las reservas de nutrientes acumulados en las bellotas. Los patrones de germinación evaluados con diferentes variables de respuesta (tasa y porcentaje de germinación, para efectos interespecíficos; probabilidad y velocidad de germinación, para efectos intraespecíficos) fueron consistentes entre y dentro de las especies, sugiriendo que el peso de las bellotas es un rasgo en la historia de vida importante para la germinación de encinos.

Los encinos blancos (sección *Quercus*) tuvieron bellotas más pesadas que los encinos rojos (sección *Lobatae*) y nuestros resultados indican que esto puede relacionarse con las mayores tasas de germinación observadas en bellotas de encinos blancos. La variabilidad en el peso de los propágulos a través de grupos de plantas ha sido asociada con diferentes presiones selectivas las cuales se adaptaron para germinar en distintos ambientes (Foster 1986; Silvertown 1989; Westoby et al. 1992; Leishman & Westoby 1994; Geritz et al. 1999; Burslem & Miller 2001; Bruun & Ten Brink 2008; Venable & Rees 2009). Las diferentes respuestas de germinación que mostraron los encinos blancos y rojos bajo las mismas condiciones ambientales pueden reflejar este tipo de adaptaciones. De otra manera, si el peso de las bellotas fuera irrelevante para la germinación, todas las especies debieron mostrar tasas de germinación similares, independientemente de la sección filogenética a la cual pertenecen. Como el experimento de invernadero se trató de simular las condiciones bajo el dosel de los bosques, se propone que los encinos blancos están mejor adaptados que los rojos para germinar en ese tipo de hábitats. La temprana germinación de los encinos blancos les permitiría ocupar rápidamente los espacios disponibles para el establecimiento de las plántulas debajo del dosel, lo cual les confiere cierta ventaja sobre los encinos rojos en la etapa de reclutamiento. Sin embargo, es importante destacar aún se requieren experimentos en campo detallados para validar esta propuesta.

Además de estas diferencias en las tasas de germinación entre encinos rojos y blancos, los porcentajes de germinación se incrementan con el peso fresco de las bellotas a través de las especies. Esto permite sugerir que la variabilidad en este rasgo, el cual parece estar relacionado con la biomasa seca de las bellotas, también influye en la germinación a través de las especies. Algunos autores han propuesto que árboles con semillas más grandes pertenecen estados de

sucesión tardía de los bosques y, dado que germinan bajo el dosel de los bosques, sus semillas requieren grandes reservas para el desarrollo de las plántulas (Foster 1986; Silvertown 1989; Venable & Brown 1988; Leishman et al. 2000; Yi & Wang 2016). Por el contrario, especies con semillas pequeñas han sido asociadas con sitios perturbados donde la germinación depende principalmente de factores ambientales estocásticos, donde producir semillas grandes no representaría una ventaja debido a que todas las semillas tendrían la misma oportunidad de germinar (Gross 1984; Jurado & Westoby 1992; Long & Jones 1996; Khurana & Singh 2001). Dado que nuestro experimento simuló las condiciones bajo el dosel y los porcentajes de germinación se incrementaron con el peso de las bellotas, se propone que los encinos con bellotas más pesadas pertenecerían a estados tardíos del bosque, mientras que las especies que producen bellotas más ligeras pertenecerían a estados tempranos. Sin embargo, se requieren experimentos de campo para dilucidar si las especies de encinos que producen bellotas con diferentes pesos corresponden a diferentes estados de sucesión.

A nivel intraespecífico, el incremento en el peso fresco de las bellotas parece conferir mayor probabilidad de germinación en todas las especies estudiadas. Estos efectos pueden atribuirse a efectos maternos diferenciales entre árboles parentales, o incluso entre diferentes ramas del mismo árbol, donde el total de reservas que los propágulos reciben depende del estado fisiológico de los individuos y/o de las ramas (Roach & Wulff 1987; Gómez 2004). En este sentido, bellotas más grandes tendrían mayores reservas de proteínas y carbohidratos en sus cotiledones, lo que les proveería de energía suficiente para estimular la elongación del eje embrionario después de la imbibición (Tripathi & Khan 1990; Khan & Shankar 2001; Purohit et al. 2003; Gómez 2004; Quero et al. 2007; Lopes-Souza & Fagundes 2014). Alternativamente, estos efectos pueden atribuirse a cargas diferenciales de fitohormonas que estimulan la germinación (ej., giberelinas y citosinas) entre los distintos pesos de las bellotas (Fansworth 2000).

Cuando los análisis intraespecíficos se enfocaron solamente en las bellotas germinadas, todos los encinos rojos mostraron incrementos en la velocidad de germinación a medida que se incrementaba el peso fresco de las bellotas, pero esta relación no se encontró en encinos blancos. Algunos estudios previos han reportado mayores velocidades de germinación al incrementarse el peso de las semillas, donde esta relación fue principalmente atribuida a los efectos maternos descritos anteriormente (Khan & Shankar 2001; Purohit et al. 2003; Gómez 2004; Lopes-Souza & Fagundes 2014). Sin embargo, hasta donde sabemos, este es el primer estudio que reporta

relaciones entre el tiempo de germinación y el peso de las bellotas en encinos rojos, los cuales complementan el fuerte efecto positivo del peso de las bellotas sobre su probabilidad de germinación. Así, estos resultados sugieren que el peso de las bellotas es un rasgo crítico implicado en la germinación de encinos pertenecientes a la sección *Lobatae*. Por otro lado, la baja relación entre la probabilidad de germinación y el peso de las bellotas en especies de la sección filogenética *Quercus*, así como la falta de efecto de este rasgo sobre la velocidad de germinación, sugieren que la germinación en encinos blancos no depende completamente del peso de las bellotas. Estas diferentes respuestas en la germinación entre encinos rojos y blancos pueden estar relacionadas con las marcadas discrepancias en el peso de las bellotas entre las dos secciones filogenéticas, donde las bellotas de menor tamaño de los encinos blancos eran incluso más pesadas que la mayoría de las bellotas de los encinos rojos. Por lo tanto, mientras el peso de las bellotas parece ser un fuerte determinante en la germinación en encinos rojos, la influencia de este rasgo en los encinos blancos no sería relevante.

CAPÍTULO III

BELLOTAS MÁS GRANDES INCREMENTAN LA PROBABILIDAD DE RECLUTAMIENTO DE PLÁNTULAS DE ENCINO EN ESCENARIOS DE CAMBIO CLIMÁTICO

INTRODUCCIÓN

El cambio climático está elevando la temperatura global y disminuyendo la precipitación en muchas regiones del mundo (Trenberth 2011), lo cual genera condiciones adversas para el reclutamiento de árboles en bosques y áreas perturbadas por el hombre (Canham & Murphy 2016; Clark et al. 2016; Pérez-Ruiz et al. 2018). Se predice que estos cambios en el clima se intensificarán durante este siglo (Collins et al. 2014; Kirtman et al. 2014), por lo que las acciones dirigidas a la preservación y restauración de bosques deben considerar los futuros escenarios ambientales que enfrentarán en etapas tempranas del ciclo de vida de los árboles. Esto, a su vez, requiere incrementar nuestro conocimiento acerca de cómo el cambio climático interactuará con los factores que regulan el destino de las semillas y establecimiento de plántulas.

Condiciones más cálidas y secas pueden reducir la viabilidad de las semillas de árboles. Muchas especies arbóreas producen semillas recalcitrantes que pierden viabilidad rápidamente cuando el ambiente que los rodea promueve la pérdida de humedad (Farnsworth 2000; Pammenter & Berjak 2000). Esto lleva a hipotetizar que estas semillas se desecarán más rápidamente en escenarios climáticos futuros y, en consecuencia, su tasa de germinación disminuirá. Sin embargo, el agua almacenada en los cotiledones puede contribuir a mantener la viabilidad de semillas recalcitrantes cuando las condiciones ambientales no son favorables para germinar (Finch-Savage 1992; Pammenter & Berjak 2000). Se ha reportado que estos efectos se incrementan con la biomasa seminal, usualmente definido como el peso seco de las semillas (Daws et al. 2004; Sánchez-Montes de Oca et al. 2018). Así, de manera adicional a la hipótesis anterior, se puede proponer que la relevancia de la biomasa de las semillas como determinante en la germinación puede incrementarse en el futuro.

El cambio climático también puede afectar las interacciones entre las semillas y sus enemigos naturales. Muchas semillas de especies arbóreas son infectadas por parásitos después de la dispersión, principalmente por hongos patógenos e insectos que las usan como recursos para el desarrollo larvario (O’Hanlon-Manners & Kotanen 2006; Pringle et al. 2007; Herrerías-Diego et

al. 2008). El éxito de estos ataques parece estar relacionado positivamente con la biomasa de las semillas, ya que la supervivencia de estos parásitos depende de las reservas en las semillas (Branco et al. 2002; Gómez 2004; Bonal et al. 2007; Pringle et al. 2007). Sin embargo, también se ha indicado que aumentos de temperatura y reducciones en la humedad ambiental puede perjudicar el desarrollo de hongos y larvas de insectos dentro de las semillas (O'Hanlon-Manners & Kotanen 2006; Ramos-Palacios et al. 2014). Esto permite proponer que, independiente del tamaño de las semillas, la frecuencia de los ataques por hongos e insectos disminuiría bajo condiciones más cálidas y secas. No obstante, a medida que la biomasa de las semillas aumente habrá mayor disponibilidad de recursos para estos parásitos, por lo que la relación positiva entre éxito del parasitismo y la biomasa seminal podría desplazarse hacia semillas más grandes bajo condiciones de cambio climático.

Los cambios en temperatura y humedad del suelo reducirán la supervivencia de las plántulas. Altas temperaturas promueven la transpiración foliar, y si un elevado estrés hídrico impide compensar esta pérdida de agua, se aumenta el riesgo de muerte de las plántulas por marchitamiento (Kursar et al. 2009; Clewell & Aronson 2013; Badano et al. 2015). El cierre estomático es el principal mecanismo de las plantas para prevenir la transpiración excesiva, pero como esto también reduce el intercambio gaseoso, el cierre estomático prolongado puede inducir balances negativos de carbono e incrementar el riesgo de muerte de las plántulas asociados a déficits nutricionales (Bachofen et al. 2018; Renninger et al. 2018). Por lo tanto, bajo condiciones más cálidas y secas, probablemente se reduzca el establecimiento de plántulas de árboles debido a incrementos en el marchitamiento o por déficits de carbono. Sin embargo, también se ha documentado ampliamente que la supervivencia de plántulas de árboles recientemente emergidas aumenta con la biomasa seminal, ya que una mayor cantidad de reservas en los cotiledones ayuda a compensar los déficits hídricos y de carbono (Bonfil 1998; Chacón & Bustamante 2001; Khurana & Singh 2004; Ulft 2004; Navarro et al. 2006; Bruun & Ten Brink 2008; Ramírez-Valiente et al. 2009; St-Denis et al. 2013). Así, en escenarios de cambio climático, la biomasa de las semillas puede convertirse en fuerte determinante en la supervivencia de las plántulas.

El cambio climático puede inducir condiciones ambientales más severas para las plantas en áreas perturbadas por el hombre, como son campos agrícolas abandonados, que al interior de los bosques. La incidencia de la radiación solar es mucho mayor en campos agrícolas abandonados que bajo el dosel de los bosques, lo cual incrementa la temperatura y favorece la evaporación de

agua del suelo (Asbjornsen et al. 2004; Renaud et al. 2011; You et al. 2013). Esto reduce la disponibilidad de agua para las plantas, disminuyendo la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas (McLaren & McDonald 2003; Castro et al. 2004; Woods & Elliott 2004; Rey-Benayas et al. 2005; Chauchard et al. 2007; González-Salvatierra et al. 2013; Douterlungne et al. 2018). Así, si el cambio climático induce aumentos de temperatura y de sequía, estas condiciones ambientales tendrán impactos más fuertes sobre las plantas en los campos abandonados que al interior de los bosques.

Estas hipótesis fueron puestas a prueba experimentalmente en bosques de encinos y campos abandonados en el centro de México donde se espera que el cambio climático induzca condiciones más cálidas secas en los próximos 20-30 años. Nos enfocamos en encinos (*Quercus* spp., Fagaceae), debido a que estos árboles producen semillas recalcitrantes con elevada variabilidad intraespecífica en su biomasa (Sánchez-Montes de Oca et al. 2018). Para este capítulo, se desarrollaron dos experimentos de campo consecutivos en los cuales se expusieron semillas de encino de diferente biomasa a las condiciones climáticas actuales y futuras. Estos experimentos se enfocaron en contestar cuatro preguntas, incluyendo: (1) ¿puede el cambio climático afectar el destino de las semillas de encinos (oportunidad de germinar, desecarse o ser parasitas) después de la dispersión primaria?; (2) ¿puede el cambio climático afectar la emergencia y la supervivencia de plántulas de encino?; (3) ¿difieren estos efectos entre los bosques y los campos abandonados?; y (4) ¿estarán estos procesos influenciados por el tamaño de las semillas de los encinos?

MATERIALES Y MÉTODOS

Zona de estudio

Este estudio fue realizado en Sierra de Álvarez, corresponde a la sección más occidental de Sierra Madre Oriental, en el estado de San Luis Potosí, México. El suelo en esta región es poco profundo (10-15 cm) y el clima varía con la elevación. Por debajo de los 1800 m de elevación predomina el clima semicálido (temperatura media mensual entre 18 y 23°C), mientras que por encima de esa elevación predomina el clima templado (temperatura media mensual entre 13 y 18°C) (García 2004). La precipitación en ambos tipos de clima oscila entre 550 mm y 650 mm anuales, donde la mayoría de las lluvias ocurren entre julio y noviembre (Fernández-Eguiarte et al. 2012). La vegetación está compuesta principalmente por bosque de encino (Zavala-Chávez & García-Sánchez 1999), pero los habitantes locales abrieron claros para ganadería y agricultura en

el siglo pasado. Sin embargo, estos campos fueron abandonados hace 15-20 años por su baja productividad.

Los experimentos se llevaron a cabo en dos sitios correspondientes a los dos tipos de clima descritos anteriormente. Cada sitio tiene bosques de encinos bien conservados que presentan campos abandonados adyacentes. En el sitio correspondiente al clima semicalido (21°57'15'' N; 100°20'38'' W, 1644 m), el bosque está dominado por *Quercus viminea* (76% de los árboles presentes), es una especie nativa que se distribuye desde el suroeste de USA al centro de México (Romero-Rangel et al. 2014). En el sitio correspondiente al clima templado (21°55'12'' N; - 100°19'30'' W, 2156 m), el bosque está dominado por *Quercus eduardii* (63% de los árboles presentes), es un encino endémico de México (Romero-Rangel et al. 2014). En ambos sitios, el campo abandonado adyacente al bosque tiene una superficie mayor a 2 ha, presentando vegetación dispersa que está principalmente compuesta por arbustos de *Dodonea viscosa* (Sapindaceae), cuya densidad es inferior a 20 plantas/ha. No se observan reclutas de encinos en esos hábitats abiertos.

Predicciones de cambio climático

El último reporte del Panel Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC) indica que, en el transcurso de los siguientes 20-30 años, la temperatura media del aire en México se incrementará mientras que la precipitación anual disminuirá (Kirtman et al. 2014). No obstante, la magnitud de estos cambios dependerá del forzamiento radiativo que alcance el planeta en ese período (diferencia entre la energía que ingresa del espacio al planeta y la energía que el planeta reemite al espacio), el cual se incrementa con la concentración de gases de invernadero en la atmósfera (van Vuuren et al. 2011). La mayoría de las predicciones del clima futuro se basan en cuatro concentraciones representativas de gases de efecto invernadero (RCP) propuestas por el IPCC, las cuales generarían diferentes niveles de forzamiento radiativo (2.6, 4.5, 6.0 y 8.5 W/m²) para el año 2100 (Myhre et al. 2014). Considerando estos RCP (denominados, RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5 según el nivel de forzamiento radiativo), se utilizó la base de datos geográfica de alta resolución (1 km²/pixel) de Fernández-Eguiarte et al. (2012, 2014) para estimar cuánto cambiará la temperatura del aire y la precipitación anual en cada sitio experimental en el corto plazo (2021-2040). En esta base de datos, los valores actuales de temperatura y precipitación se estiman a partir de promedios que integran datos entre 1902 y 2011 (Fernández-Eguiarte et al. 2012), mientras que los valores futuros son proyecciones del modelo de circulación general HadGEM2-ES (Fernández-Eguiarte et

al. 2014). El modelo HadGEM2-ES es usado para realizar estas proyecciones porque predice el clima en el pasado de México con menores desviaciones que otros modelos de circulación general disponibles, lo cual reduce la incertidumbre respecto al clima futuro (Fernández-Eguiarte et al. 2014).

Al compararse los valores actuales de temperatura y precipitación contra sus valores esperados en corto plazo (2021-2040), las diferencias indican que en el sitio localizado en el clima semicálido habrá un incremento de 2.0-2.4°C en la temperatura del aire, mientras que la precipitación disminuirá 10-18% (Tabla 3.1). Para el sitio localizado en el clima templado, estas predicciones indican que la temperatura del aire aumentará 1.9-2.4°C y que la precipitación disminuirá 9-17% (Tabla 3.1). En los experimentos descritos debajo, estas diferencias en temperatura y precipitación se utilizaron como referencia para simular las condiciones ambientales que se enfrentarían las plantas en el corto plazo.

Tabla 3.1. Diferencias en temperatura media del aire (ΔT_p) y porcentaje de lluvia anual (ΔR_p) predichas para el corto plazo (2021-2040) en los sitios experimentales ubicados en el clima semicálido y templado. Los signos indican la dirección del cambio (+ = aumento; - = disminución). Estas diferencias teóricas se proporcionan para los cuatro escenarios de cambio climático (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5) comúnmente utilizados para predecir el clima futuro, utilizando los valores actuales de temperatura y precipitación como referencia. La tabla también muestra las diferencias empíricas en temperatura (ΔT_e) y precipitación (ΔR_e) entre controles y parcelas CCS ubicadas en el bosque y en el campo abandonado de cada tipo de clima (promedios \pm 95% CI; n = 5 en todos los casos). Estos valores sólo se indican para aquellos escenarios de cambio climático (RCP) en los cuales las diferencias simuladas concurren con las diferencias predichas, mientras que variaciones significativas entre diferencias empíricas y teóricas se indican con la palabra "difiere".

Tipo de clima	Escenario de cambio climático	ΔT_p	ΔT_e en el bosque	ΔT_e en el campo abandonado	ΔR_p	ΔR_e en el bosque	ΔR_e en el campo abandonado
Clima semicálido	RCP2.6	+2.0	1.945 \pm 0.078	Difiere	-18%	18.306 \pm 0.513	17.632 \pm 0.587
	RCP4.5	+2.1	Difiere	2.091 \pm 0.061	-18%	18.306 \pm 0.513	17.632 \pm 0.587
	RCP6.0	+2.1	Difiere	2.091 \pm 0.061	-13%	Difiere	Difiere
	RCP8.5	+2.4	Difiere	Difiere	-9%	Difiere	Difiere
Clima templado	RCP2.6	+1.9	1.881 \pm 0.077	Difiere	-17%	17.312 \pm 0.553	17.312 \pm 0.553
	RCP4.5	+2.0	Difiere	2.045 \pm 0.073	-17%	17.312 \pm 0.553	17.312 \pm 0.553
	RCP6.0	+2.1	Difiere	2.045 \pm 0.073	-11%	Difiere	Difiere
	RCP8.5	+2.4	Difiere	Difiere	-9%	Difiere	Difiere

Descripción de las especies y colecta del material vegetal

Nuestros experimentos se enfocaron en las dos especies de encinos que dominan el bosque en cada tipo de clima (*Q. viminea* en el clima semicálido y *Q. eduardii* en el clima templado). Estos encinos florecen en primavera y las bellotas (frutos uniseminado, tipo nuez) son liberadas de los árboles parentales al inicio de la temporada de lluvias. Los principales dispersores secundarios de las bellotas en la región de estudio son ratones y aves (Ramos-Palacios & Badano 2014; Barragán et al. 2018), pero la mayoría de las bellotas permanecen en la superficie del suelo, bajo los árboles parentales, después de la dispersión primaria (Ramos-Palacios et al. 2014). Dado que las bellotas son frutos indehiscentes, la germinación se identifica cuando la radícula emerge a través del pericarpio (Zavala-Chávez 2001; Sánchez-Montes de Oca 2018). La germinación ocurre en la segunda etapa de la temporada de lluvias, 1-2 meses después de la dispersión primaria, pero algunas semillas pierden viabilidad durante el periodo comprendido entre la dispersión primaria y la germinación porque se desecan o son atacadas por parásitos (Ramos-Palacios et al. 2014). Para obtener las bellotas requeridas para el desarrollo de nuestros experimentos, tuvimos en cuenta todos estos fenómenos. Por ello, se colectaron bellotas maduras directamente de las ramas de 20 encinos adultos al interior del bosque de cada tipo de clima. Cuando las bellotas están aún sujetas al árbol parental, los frutos maduros se identifican porque tiene más del 60% de la nuez emergida de la cúpula (estructura en forma de copa que sostiene la nuez) y su color verde cambia a marrón (Zavala-Chávez & García-Moya 1996). Esto se realizó para reducir las probabilidades de que las bellotas estuvieran parasitadas por hongos o insectos, lo cual usualmente ocurre cuando alcanzan el suelo (Ramos-Palacios et al. 2014). La colecta de bellotas se llevó a cabo a finales de julio de 2015, justo antes de la dispersión primaria, tomando 200 bellotas maduras de cada árbol seleccionado. Las bellotas colectadas de cada especie fueron agrupadas en una muestra compuesta y llevadas al laboratorio para evaluar su viabilidad.

La viabilidad de las bellotas fue inicialmente evaluada con una prueba de flotabilidad, en la cual las bellotas (sin la cúpula) son colocadas en un contenedor lleno de agua y se asume que aquellas que se hunden poseen semillas viables, mientras aquellas que flotan se asumen como inviables debido a que sus semillas se desecaron o fueron consumidas por parásitos (Gribko & Jones 1995; Ramos-Palacios et al. 2014). Como todas las bellotas se hundieron, se seleccionaron 100 bellotas de cada especie de encino para confirmar este elevado nivel de viabilidad con la prueba de tetrazolio. Para esto, se realizó una pequeña incisión en el pericarpio en las bellotas

seleccionadas y se incubaron en solución 1% (m/v) de cloruro de 2,3,5-trifeniltetrazolio como se describe en capítulos anteriores. Posterior a la incubación, abrimos las bellotas y observamos que el 100% de los embriones estaban teñidos de rojo, indicando que todas estaban viables, mientras que no se detectó parasitismo por insectos u hongos. Una vez confirmada la viabilidad de las bellotas, los frutos restantes se almacenaron en bolsas de plástico a 5°C para prevenir su germinación hasta que fueran usados en los experimentos.

Biomasa de la semilla

Debido a que las bellotas de los encinos pierden viabilidad con rapidez si se desecan, y dado que este proceso ocurre rápidamente si se remueve el pericarpio (Sobrino-Vesperinas & Viviani 2000; Connor et al. 2006; Xia et al. 2012), utilizamos el peso fresco de las bellotas como subrogado de la biomasa de la semilla (peso seco de la semilla). Dado que esta aproximación requiere validación porque el peso fresco de las bellotas está determinado por la biomasa de la semilla, el peso fresco del pericarpio y el contenido de agua de ambas estructuras, seleccionados aleatoriamente 100 bellotas viables de cada especie (*Q. vimineae* y *Q. eduardii*) y las pesamos en una balanza analítica (precisión 0.1 mg, Sartorius, Alemania) para determinar su peso fresco. Las bellotas fueron abiertas para separar el pericarpio de la semilla y se determinó el peso fresco de todas semillas. Después, las semillas fueron secadas en estufa de aire forzado (60°C) hasta que su biomasa (peso seco) permaneció constante (aproximadamente 24 h). Estos datos fueron utilizados para determinar el contenido porcentual de las semillas como: $(1 - \text{biomasa seminal}/\text{peso fresco de la semilla}) \times 100$.

Usamos análisis de regresión lineal simple para determinar cuánta variabilidad en el peso fresco de la semilla y en la biomasa seminal era explicada por el peso fresco de las bellotas. Adicionalmente, evaluamos si el contenido de agua de las semillas se relacionaba con el peso fresco de las bellotas y su biomasa seminal. En general, asumimos que funciones de regresión con coeficientes de determinación (r^2) superior a 0.6 son válidas para estimar los valores de las variables de respuesta a partir del peso fresco de las bellotas.

Diseño de los experimentos en campo

A inicios de agosto de 2015, se seleccionaron diez puntos espaciados 10 m uno de otro tanto en el bosque como en el campo abandonado de cada sitio de estudio. Se removió hojarasca y rocas en un radio de 2 m alrededor de cada punto, y la mitad de ellos fueron aleatoriamente asignados a

unidades experimentales que se mantuvieron bajo las condiciones climáticas actuales (controles). La otra mitad de puntos fue asignada a parcelas de simulación de cambio climático, en las cuales se incrementó la temperatura y se redujo la precipitación (CCS) como lo predicen los modelos de cambio climático aplicados a la región.

Para incrementar la temperatura en las parcelas CCS se utilizaron cámaras de techo abierto hexagonales, construidas con acrílico transparente (3 mm de espesor, transmisión de longitud de onda 280-750 nm). Estas estructuras eran de 0.5 m de alto, de 2 m de ancho de la base y con 1.5 m de apertura en su parte superior (Marion et al. 1997). El diseño de estas cámaras ha sido recomendado para inducir calentamiento en regiones remotas sin acceso a electricidad, ya que incrementan pasivamente la temperatura del aire al reducir la velocidad del viento (Hollister & Webber 2000; de Frenne et al. 2010). Experimentos previos reportan que estas cámaras incrementan la temperatura del aire entre 1.5-3.0 °C, comparado con el ambiente externo (Piper et al. 2013; Aragón-Gastélum et al. 2017; Pérez-Ruiz et al. 2018), lo cual está dentro de los rangos de temperatura que pudieran ocurrir en los sitios experimentales (Tabla 3.1). Para reducir la precipitación se utilizaron refugios de lluvia, que consistieron en canaletas de policarbonato transparente (1.5 mm de ancho, 10 cm de ancho, 3 m de largo) que estaban sostenidas sobre un marco metálico de 2 x 2 m con un ángulo de inclinación de 20° (Yahdjian & Sala 2002). Debido a que la cantidad de lluvia interceptada por estas estructuras depende del número de canaletas que posean, en julio de 2015 se realizaron pruebas en el campo abandonado de cada sitio de estudio para determinar cuántas canaletas se requerían para disminuir la precipitación a los niveles predichos por los modelos climáticos (Tabla 3.1). Estos ensayos indicaron que cinco canaletas dispuestas equidistantemente (25 cm una de otra) sobre la cámara de techo abierto reducían la precipitación un 10-20%, mientras que adicionar o remover canaletas proporcionaban mayor o menor nivel de precipitación esperada, respectivamente. Así, las parcelas CCS consistieron en cámaras de techo abierto cubiertas por refugios de lluvia de cinco canaletas (Figura 3.1). Por otro lado, los controles fueron protegidos con malla de alambre (13 mm de apertura) para prevenir el acceso de consumidores de bellotas y depredadores de plántulas (Figura 3.1).



Figura 3.1. Parcelas experimentales montadas en el campo. La imagen de la izquierda muestra una parcela de simulación de cambio climático que consiste en una cámara de techo abierto (para aumentar la temperatura) y un refugio de lluvia (para disminuir la precipitación), mientras que a la derecha se muestra una parcela de control cercada con malla de alambre.

Monitoreo microclimático

Para evaluar la magnitud en que los cambios ambientales inducidos por las cámaras de techo abierto y los refugios de lluvia, se midió la densidad de flujo fotónico, la temperatura del aire y la humedad relativa del aire en las parcelas control y CCS con sensores especializados (Smart Sensor Series, Onset Computer Corporation, EEUU), lo cuales se fijaron en estacas de madera a 20 cm del suelo. Adicionalmente se enterró un sensor a 5 cm de profundidad para medir la temperatura del suelo. Todos estos sensores estuvieron localizados en el centro de cada unidad experimental y fueron conectados a una estación de monitoreo climático automatizada (HOBO U12, Onset Computer Corporation, EEUU) programada para registrar las variables ambientales cada hora durante todo el periodo experimental (15 agosto de 2015 – 05 agosto de 2016).

También se midió la precipitación y la humedad del suelo (contenido volumétrico de agua) en las unidades experimentales. Para esto, en el bosque y el campo abandonado en cada tipo de clima, la precipitación se midió con pluviómetros automatizados (HOBO S-RGB, Onset Computer Corporation, EEUU) ubicados en el centro de tres controles y de tres parcelas CCS, los cuales fueron programados para registrar la lluvia acumulada en cada evento de precipitación. El contenido volumétrico de agua en el suelo se midió semanalmente en todas las unidades experimentales con un reflectómetro de dominio temporal (TDR) equipado con una sonda de 7.6 cm de largo (FieldScout TDR 300, Spectrum Technologies, USA). Cada semana, esta variable fue medida en seis puntos aleatorios dentro de las unidades experimentales y los valores eran promediados automáticamente por el TDR.

Para determinar si las diferencias en temperatura y precipitación entre parcelas control y CCS se aproximaban a las predichas bajo escenarios de cambio climático (RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 o RCP8.5), se calcularon los promedios de temperatura del aire y precipitación acumulada para cada unidad experimental considerando todo el periodo experimental (15 agosto 2015 – 5 de agosto de 2016). Después, en cada tipo de hábitat (bosque y campo abandonado), para ambas variables calculando la diferencia entre cada parcela CCS y su control más cercano. Estos valores fueron comparados con los predichos a futuro (Tabla 3.1) mediante una prueba t-Student de una muestra.

Entre cada tipo de clima, todas las variables ambientales se compararon entre tratamientos climáticos (parcelas control y CCS) y tipos de hábitat (bosque y campo abandonado) con ANOVA de dos vías, donde las semanas del periodo experimental fueron incluidas como medidas repetidas. Para comparar la densidad de flujo fotónico fotosintético, la temperatura del aire, la humedad relativa y la temperatura del suelo, se calculó el promedio semanal de estas variables para cada unidad experimental (51 medidas repetidas). En el caso de la densidad de flujo fotónico, las medias solo incluyeron valores registrados durante el día (7:00 a 19:00 h). Para comparar la precipitación, se calculó la cantidad de lluvia acumulada semanalmente por cada pluviómetro, pero como las pruebas ANOVA no admiten grupos de datos con varianza cero (Zar 2010), se excluyeron del análisis las semanas que no registró precipitación (esto resultó en 36 medidas repetidas). El contenido volumétrico de agua en el suelo fue comparado con un ANOVA de medidas repetidas de dos vías utilizando los valores tomados cada semana del periodo experimental (51 medidas repetidas).

Experimentos de destino de las semillas

Para evaluar si el cambio climático altera los diferentes procesos que influyen en el destino de las semillas de encinos (infestación por parásitos, infección por hongos, desecación o germinación), así como también, para evaluar si estos procesos se relacionan con el peso fresco de las bellotas, en cada tipo de clima realizamos un experimento después de la dispersión primaria. Para estos experimentos, se seleccionaron aleatoriamente 400 bellotas viables de cada especie de encino el 11 de agosto de 2015, las cuales fueron pesadas individualmente. Estas bellotas fueron numeradas en el pericarpio con pintura blanca indeleble (Liquid Paper®, Newell Brands, EEUU) y llevadas a campo el 14 de agosto de 2015. En cada unidad experimental, se sembraron 20 bellotas de las especies de encino correspondiente a cada tipo de clima (*Q. viminalis* en el clima semicálido

y *Q. eduardii* en el clima templado). Debido a que en el campo la mayoría de las bellotas germinan en la superficie del suelo (Ramos-Palacios et al. 2014; Sánchez-Montes de Oca et al. 2018), las mismas fueron distribuidas aleatoriamente superficialmente en el suelo de las unidades experimentales, colocando una estaca de madera en cada posición de siembra para facilitar su monitoreo.



Figura 3.2. Diferentes estados de las semillas de encino recuperadas de los experimentos de campo. Estas bellotas se clasificaron inicialmente como germinadas (arriba a la izquierda) o no germinadas. Las bellotas no germinadas se llevaron al laboratorio y se abrieron para evaluar el estado de las semillas, las cuales se clasificaron como parasitadas por larvas de insectos (arriba a la derecha), infestadas por hongos (abajo a la izquierda) o sin daños. La prueba de tetrazolio se aplicó en semillas no dañadas para determinar si estaban viables, pero los embriones de estas semillas no reaccionaron con la sal de tetrazolio y se consideraron inviables debido a la desecación (abajo a la derecha).

Los experimentos del destino de las semillas finalizaron el 10 de octubre de 2015 (ocho semanas después de la siembra) porque en esta fecha se observó emergencia del hipocótilo en las unidades experimentales. En esta fecha, se colectaron las bellotas y se evaluó si todas estaban germinadas o no. Para identificar las bellotas germinadas, se evaluó si había emergido la radícula del pericarpio (Figura 3.2). Debido a que bellotas de otras especies de encino germinan incluso cuando están parasitadas por insectos (Branco et al. 2002; Leiva & Fernández-Alés 2005; Espelta et al. 2009; Díaz-Fleischer et al. 2010), abrimos las bellotas germinadas *in situ* para determinar si esto había ocurrido. Todas las bellotas germinadas tenían sus cotiledones intactos, sin detectarse en ningún caso parasitismo por insectos. Las bellotas no germinadas fueron llevadas al laboratorio y se diseccionaron para determinar el estado de sus semillas, las cuales fueron clasificadas como parasitadas por insectos, infectadas por hongos, o sin síntomas de daño (Figura 3.2). Las bellotas no dañadas fueron sometidas a prueba de tetrazolio para determinar si estas eran viables, pero ninguna

presento esta condición y asumimos que eran inviables debido a la desecación de la semilla (Figura 3.2). No se detectaron combinaciones entre los estados de las bellotas recuperadas de los experimentos de campo.

Con esta información, se calculó el porcentaje de semillas germinadas, desecadas, parasitadas por insectos e infectadas por hongos para cada unidad experimental, y se evaluó si el destino de las bellotas variaba entre combinaciones de tratamientos climáticos (parcelas control y CCS) y tipos de hábitat (bosque y campo abandonado). Estos datos fueron analizados por separado para cada especie de encino con un ANOVA de dos vías donde el destino de la semilla fue incluido como variable de respuesta, mientras que el tratamiento climático y cada tipo de hábitat fueron incluidos como factores principales con dos niveles cada uno. Posteriormente, evaluamos si los diferentes destinos de las semillas estaban relacionados con el peso fresco de las bellotas y comparamos estas relaciones a través de combinaciones de tratamientos climáticos y tipos de hábitat. Para ello, utilizamos el siguiente modelo de regresión logística múltiple:

$$P(SF) = \frac{e^{(\beta_1 + \beta_2 A + \beta_3 C + \beta_4 H + \beta_5 AC + \beta_6 AH + \beta_7 CH + \beta_8 ACH)}}{[1 + e^{(\beta_1 + \beta_2 A + \beta_3 C + \beta_4 H + \beta_5 AC + \beta_6 AH + \beta_7 CH + \beta_8 ACH)}]}$$

donde $P(SF)$ es la probabilidad de ocurrencia de un dado destino de semilla (variable de respuesta binaria), e es la constante de Napier (2.718...), A es el peso de la bellota (variable predictiva continua), C indica el tratamiento climático (variable predictiva categórica con dos niveles: control y CCS), H indica el tipo de hábitat (variable predictiva categórica con dos niveles: bosque y campo abandonado), y los símbolos β son los parámetros que definen la magnitud con la cual cada término del modelo afecta el destino de la semilla. Este modelo permite todas las interacciones posibles entre las variables predictivas para estimar la probabilidad de ocurrencia de un destino de semilla a medida que aumenta el peso de la bellota. Utilizamos la prueba Chi-cuadrado de probabilidad máxima para evaluar los efectos de las diferentes variables predictivas y sus interacciones en el destino de las semillas (Hosmer & Lemeshow 2000). Cuando se encontraron efectos, calculamos el área bajo la curva característica operativa del receptor (AUC) del modelo para evaluar su precisión para predecir la probabilidad de ocurrencia de cada destino de semilla. El AUC varía de cero (0) a uno (1) y la precisión del modelo aumenta a medida que este valor se acerca a la unidad (Hosmer & Lemeshow 2000).

Debido a que se obtuvieron semillas con diferentes destinos a partir de los mismos experimentos, estos análisis de regresión logística requerían discriminar los datos correspondientes

a cada destino. Así, para evaluar el efecto de las variables predictivas (peso de la bellota, tratamiento climático y tipo de hábitat) sobre la probabilidad de parasitismo de las semillas por insectos, asumimos que todas las bellotas podrían tener la misma posibilidad de ser atacadas por estos organismos después de la siembra. Por lo tanto, las semillas parasitadas al final de los experimentos se incluyeron en los análisis como respuestas positivas, mientras que las semillas restantes (no parasitadas) se incluyeron como respuestas negativas. Utilizamos el mismo enfoque para evaluar los efectos de las variables predictivas sobre la probabilidad de infestación de las semillas por hongos. Por otra parte, para evaluar si las variables predictivas influyen la probabilidad de germinación de las semillas, asumimos que solamente las semillas que no fueron atacadas por insectos o por hongos durante los experimentos podrían alcanzar este destino o, alternativamente, estas semillas debieron estar desecadas (no germinadas) al final de los experimentos. Por lo tanto, este último análisis incluyó semillas germinadas como respuestas positivas y semillas desecadas como respuestas negativas. Las regresiones logísticas se realizaron por separado para las especies de encino correspondientes a cada tipo de clima.

Experimentos de respuestas de las plántulas

En la misma fecha en que terminaron los experimentos del destino de las semillas (10 de octubre de 2015), se comenzaron nuevos experimentos enfocados en evaluar cómo las condiciones de cambio climático pueden afectar el desarrollo de las plántulas de encino, y cómo el peso fresco de las bellotas puede influir en este proceso. Para estos experimentos, se procedió de la misma manera descrita anteriormente, seleccionado aleatoriamente 400 bellotas viables de cada especie de las muestras almacenadas en el laboratorio. Estas bellotas fueron pesadas, numeradas y llevadas a campo, sembrándose en cada unida experimental 20 bellotas de las especies de encino correspondiente a cada tipo de clima (*Q. viminea* en el clima semicálido y *Q. eduardii* en el clima templado). Las posiciones de siembra fueron marcadas y se monitoreó la emergencia del brote aéreo y supervivencia de plántulas cada siete días hasta la siguiente temporada de lluvias (05 de agosto de 2016; 43 semanas después que comenzaron estos experimentos).

Las tasas de emergencia de cada especie de encino fueron comparadas entre combinaciones de tratamientos climáticos y tipos de hábitat con análisis de tiempo de falla. En estos análisis, las bellotas reciben un valor de cero (0) después de sembrarse, el cual se convirtió en uno (1) en la fecha en la cual se registró emergencia de brote aéreo. Las bellotas que no mostraron emergencia

del brote aéreo mantuvieron el valor de cero hasta el final de experimento. El método de Kaplan-Meier (Kaplan & Meier 1958) fue utilizado para calcular las tasas estandarizadas de emergencia de brote aéreo con estos datos binarios, las cuales se compararon con pruebas de Gehan-Wilcoxon (Kleinbaum & Klein 2005). El mismo procedimiento estadístico fue utilizado para comparar la tasa de supervivencia de plántulas, pero estos análisis sólo incluyeron plántulas emergidas (se excluyeron las bellotas que no mostraron emergencia del brote aéreo). Para estos análisis, bellotas que dieron origen a plántulas recibieron valores de uno (1) al inicio del experimento, los cuales se convertían en ceros (0) en la fecha en que se registraba la muerte de cada plántula. Las plántulas que sobrevivieron hasta final del experimento mantuvieron valor de uno.

Para evaluar si el peso fresco de las bellotas influye en la emergencia del brote aéreo y supervivencia de plántulas, y comparar estas respuestas entre combinaciones de tratamientos climáticos y tipos de hábitat, se utilizaron regresiones logísticas múltiples idénticas a las descritas en la sección anterior. Estos análisis se incluyeron todas las bellotas sembradas de cada especie de encino, considerándose como respuestas positivas aquellas en las que se registró la emergencia del brote aéreo, mientras que aquellas en las cuales no se registró la emergencia de epicótilo se consideraron respuestas negativas. En los análisis de supervivencia, solo se incluyeron aquellas bellotas que dieron origen a plántulas, donde las plántulas que sobrevivieron hasta el final del experimento se incluyeron como respuestas positivas y las plántulas que murieron fueron consideradas como respuestas negativas.

RESULTADOS

Relaciones entre atributos de las semillas y las bellotas

Tanto en *Q. viminea* como en *Q. eduardii*, el peso fresco de las semillas y biomasa seminal (peso seco de las semillas) se incrementaron linealmente con el peso fresco de las bellotas (Figura 3.3). Los coeficientes de determinación (r^2) de estas relaciones fueron siempre mayores a 0.7, indicando que el peso fresco de las bellotas puede ser utilizado como estimador de estos dos atributos de las semillas (Tabla 3.2). El contenido de agua de las semillas, por otro lado, no se relacionó con el peso fresco de las bellotas o la biomasa de las semillas (Tabla 3.2), lo que indica que los valores de esta variable son aproximadamente constantes a través de los diferentes tamaños de los frutos (Figura 3.3).

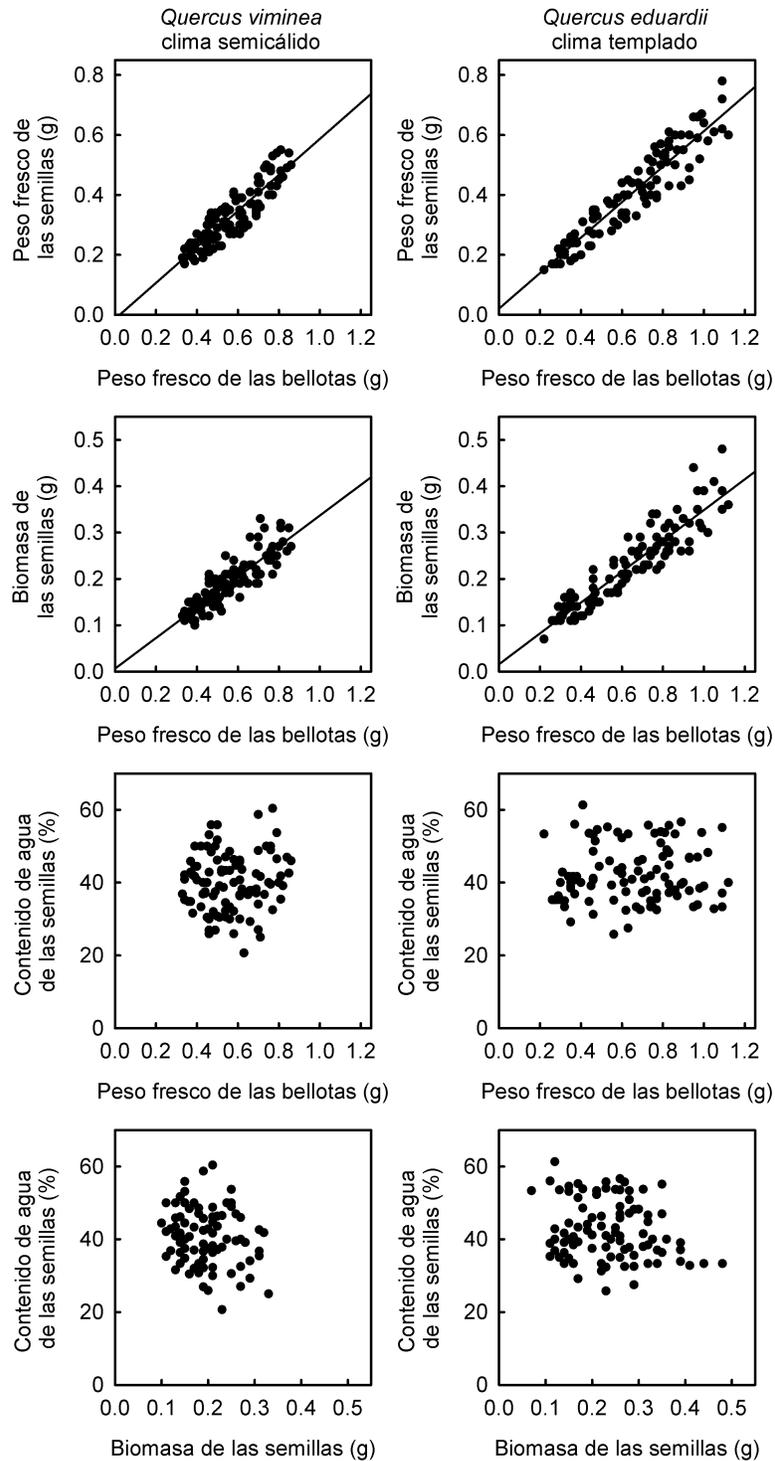


Figura 3.3. Relaciones entre atributos de las bellotas y las semillas. Estas relaciones se proporcionan por separado para *Quercus viminea* (paneles de la izquierda) y *Quercus eduardii* (paneles de la derecha). Los resultados estadísticos asociados con estas relaciones se proporcionan en la Tabla 3.2.

Tabla 3.2. Resultados de los análisis de regresión lineal simple realizados entre atributos de las bellotas y las semillas *Quercus viminea* y *Quercus eduardii*.

Relaciones	<i>Quercus viminea</i>	<i>Quercus eduardii</i>
Peso fresco de las semillas vs. peso fresco de las bellotas	$F_{(1,98)} = 392.976, p < 0.001, r^2 = 0.801$	$F_{(1,98)} = 737.433, p < 0.001, r^2 = 0.883$
Biomasa de las semillas (peso seco) vs. peso fresco de las bellotas	$F_{(1,98)} = 297.561, p < 0.001, r^2 = 0.752$	$F_{(1,98)} = 548.030, p < 0.001, r^2 = 0.848$
Contenido porcentual de agua de las semillas vs. peso fresco de las bellotas	$F_{(1,98)} = 0.861, p = 0.356, r^2 = 0.009$	$F_{(1,98)} = 3.645, p = 0.061, r^2 = 0.036$
Contenido porcentual de agua de las semillas vs. biomasa de las semillas (peso seco)	$F_{(1,98)} = 0.776, p = 0.381, r^2 = 0.008$	$F_{(1,98)} = 2.109, p = 0.149, r^2 = 0.021$

Simulación de cambio climático

En ambos tipos de clima (semicálido y templado), las diferencias en temperatura y precipitación entre parcelas CCS y controles localizadas en el bosque se aproximaron a las esperadas bajo el escenario climático RCP2.6 (Tabla 3.1). En el campo abandonado, por otro lado, estas diferencias se aproximaron a las esperadas bajo el escenario climático RCP4.5 (Tabla 3.1).

Microclima en las parcelas control y CCS

En ambos tipos de clima, la densidad de flujo de fotones fotosintéticos fue mayor en el campo abandonado que en el bosque y, aunque estos valores variaron a través del tiempo, no se detectaron diferencias entre parcelas CCS y controles (Tabla 3.3; Figura 3.4). Tanto en el clima semicálido como en el templado, la temperatura del aire y del suelo fue mayor en el campo abandonado que en el bosque, detectándose variaciones estacionales para ambas variables (Tabla 3.3; Figura 3.4). Las temperaturas mínimas ocurrieron en enero-febrero y las máximas entre mayo y junio, pero estos valores siempre fueron mayores en las parcelas CSS que en los controles (Tabla 3.3; Figura 3.4). La humedad relativa del aire en ambos tipos de clima fue menor en el campo abandonado que al interior del bosque (Tabla 3.3; Figura 3.5). Los valores de esta variable decrecieron durante la temporada de estiaje (invierno-primavera) y se incrementaron durante la temporada de lluvias (verano-otoño), pero siempre fueron menores en las parcelas CCS que en los controles (Tabla 3.3; Figura 3.5). Los picos de lluvia se detectaron en los períodos septiembre-noviembre de 2015 y junio-octubre de 2016, mientras que una marcada estación de secas ocurrió entre diciembre de 2015 a mayo de 2016 (Figura 3.5). En ambos tipos de clima, la precipitación fue mayor en el campo abandonado que bajo el dosel del bosque, pero los valores de esta variable fueron siempre menores en las parcelas CCS que en los controles (Tabla 3.3; Figura 3.5). El

contenido volumétrico de agua en el suelo siguió los patrones de precipitación, alcanzando valores más altos en las semanas de mayor precipitación y disminuyendo en las semanas con poca lluvia (Figura 3.5). En ambos tipos de clima, el contenido volumétrico de agua en el suelo fue mayor en el campo abandonado que en el interior del bosque y estos valores fueron siempre menores en las parcelas CCS que en los controles (Tabla 3.3; Figura 3.5).

Tabla 3.2. Resultados de los ANOVA de medidas repetidas que comparan densidad de flujo de fotones fotosintético, temperatura del aire y del suelo, humedad relativa del aire, precipitación y contenido volumétrico de agua en el suelo a lo largo del tiempo entre tratamientos climáticos y tipos de hábitat. Para cada clima, se muestra el valor F de cada fuente de variación (GL en paréntesis) y un asterisco al lado de estos valores indica efectos significativos.

Variable de respuesta	Fuentes de variación	Clima semicálido	Clima templado
Densidad del flujo de fotones fotosintético	Tipo de hábitat	6739.069 (1,16)*	8482.219 (1,16)*
	Tratamiento climático	0.041 (1,16)	0.053 (1,16)
	Tipo de hábitat x Tratamiento climático	0.192 (1,16)	0.011 (1,16)
	Tiempo (semanas)	39568.604 (50,800)*	33595.749 (50,800)*
	Tiempo x Tipo de hábitat	8258.807 (50,800)*	9122.993 (50,800)*
	Tiempo x Tratamiento climático	0.069 (50,800)	0.058 (50,800)
	Tiempo x Tipo de hábitat x Tipo de hábitat	0.256 (50,800)	0.013 (50,800)
Temperatura del aire	Tipo de hábitat	130.155 (1,16)*	192.269 (1,16)*
	Tratamiento climático	309.908 (1,16)*	436.843 (1,16)*
	Tipo de hábitat x Tratamiento climático	0.405 (1,16)	0.768 (1,16)
	Tiempo (semanas)	11304.335 (50,800)*	4697.140 (50,800)*
	Tiempo x Tipo de hábitat	33.406 (50,800)*	0.036 (50,800)
	Tiempo x Tratamiento climático	14.662 (50,800)*	15.686 (50,800)*
	Tiempo x Tipo de hábitat x Tipo de hábitat	3.098 (50,800)*	0.030 (50,800)
Temperatura del suelo	Tipo de hábitat	8823.137 (1,16)*	1201.007 (1,16)*
	Tratamiento climático	2810.938 (1,16)*	2357.344 (1,16)*
	Tipo de hábitat x Tratamiento climático	75.717 (1,16)*	16.989 (1,16)*
	Tiempo (semanas)	4165.126 (50,800)*	2350.167 (50,800)*
	Tiempo x Tipo de hábitat	104.989 (50,800)*	0.362 (50,800)
	Tiempo x Tratamiento climático	10.615 (50,800)*	39.866 (50,800)*
	Tiempo x Tipo de hábitat x Tipo de hábitat	4.003 (50,800)*	0.194 (50,800)
Humedad relativa del aire	Tipo de hábitat	537.754 (1,16)*	700.743 (1,16)*
	Tratamiento climático	2663.938 (1,16)*	3574.605 (1,16)*
	Tipo de hábitat x Tratamiento climático	35.115 (1,16)*	12.411 (1,16)*
	Tiempo (semanas)	10686.804 (50,800)*	16705.978 (50,800)*
	Tiempo x Tipo de hábitat	46.324 (50,800)*	4.974 (50,800)*
	Tiempo x Tratamiento climático	25.977 (50,800)*	27.273 (50,800)*
	Tiempo x Tipo de hábitat x Tipo de hábitat	3.479 (50,800)*	0.176 (50,800)
Precipitación	Tipo de hábitat	13015.559 (1,8)*	4775.620 (1,8)*
	Tratamiento climático	5518.766 (1,8)*	2119.435 (1,8)*
	Tipo de hábitat x Tratamiento climático	94.639 (1,8)*	36.848 (1,8)*
	Tiempo (semanas)	30675.720 (35,280)*	33697.159 (35,280)*
	Tiempo x Tipo de hábitat	567.050 (35,280)*	606.865 (35,280)*
	Tiempo x Tratamiento climático	152.905 (35,280)*	217.995 (35,280)*
	Tiempo x Tipo de hábitat x Tipo de hábitat	3.416 (35,280)*	11.993 (35,280)*
Contenido volumétrico de agua en el suelo	Tipo de hábitat	782.026 (1,16)*	719.101 (1,16)*
	Tratamiento climático	1654.624 (1,16)*	3991.163 (1,16)*
	Tipo de hábitat x Tratamiento climático	109.488 (1,16)*	150.207 (1,16)*
	Tiempo (semanas)	845.466 (50,800)*	952.455 (50,800)*
	Tiempo x Tipo de hábitat	19.379 (50,800)*	52.506 (50,800)*
	Tiempo x Tratamiento climático	26.087 (50,800)*	25.305 (50,800)*
	Tiempo x Tipo de hábitat x Tipo de hábitat	3.291 (50,800)*	3.624 (50,800)*

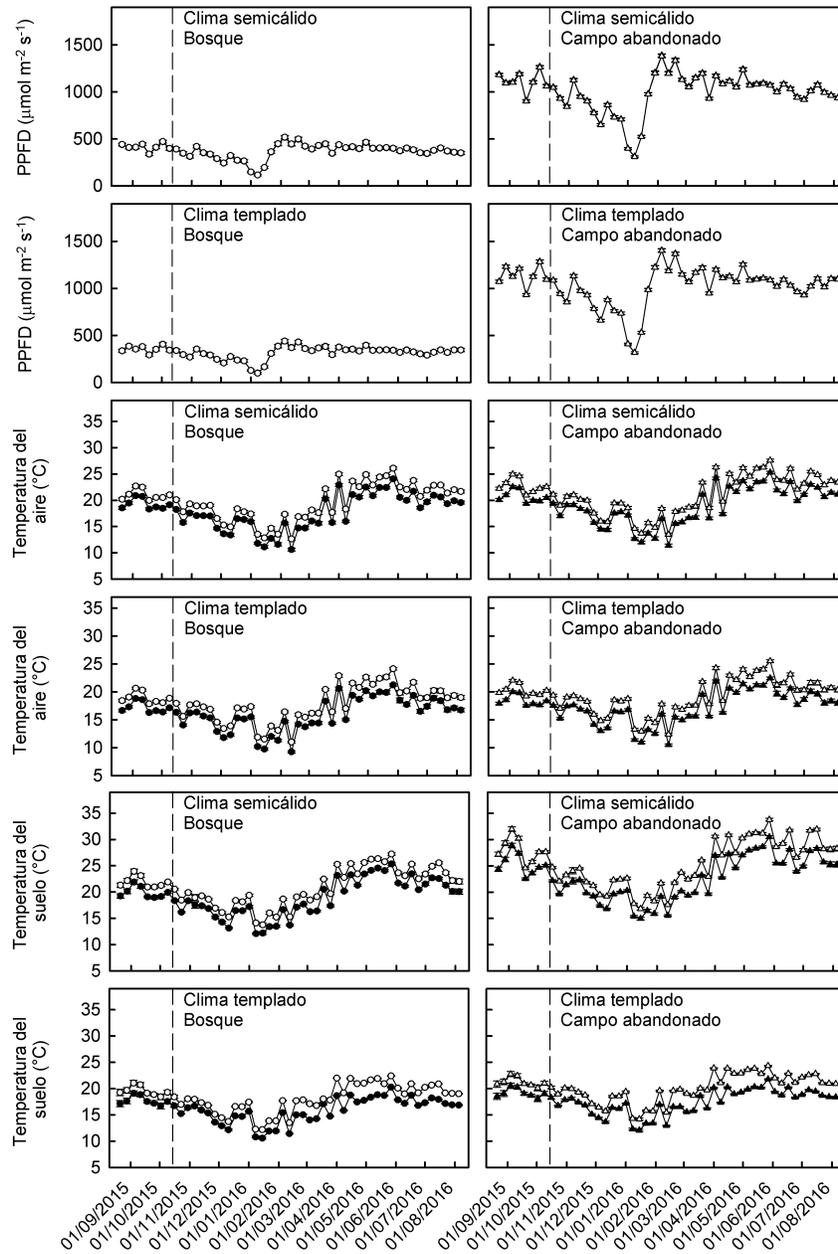


Figura 3.4. Densidad de flujo de fotones fotosintéticos, temperatura del aire y temperatura del suelo en controles (símbolos negros) y parcelas CCS (símbolos blancos) ubicadas en el bosque y el campo abandonado del clima semicálido y templado. Los valores son promedios ($\pm 95\%$ I.C.) para cada semana del período experimental. Se proporcionan paneles separados para el bosque y el campo abandonado de cada tipo de clima para facilitar la visualización de los datos. La línea discontinua vertical separa datos correspondientes al experimento del destino de las semillas (15 de agosto al 10 de octubre de 2015) de los correspondientes al experimento de supervivencia (10 de octubre de 2015 al 5 de agosto de 2016).

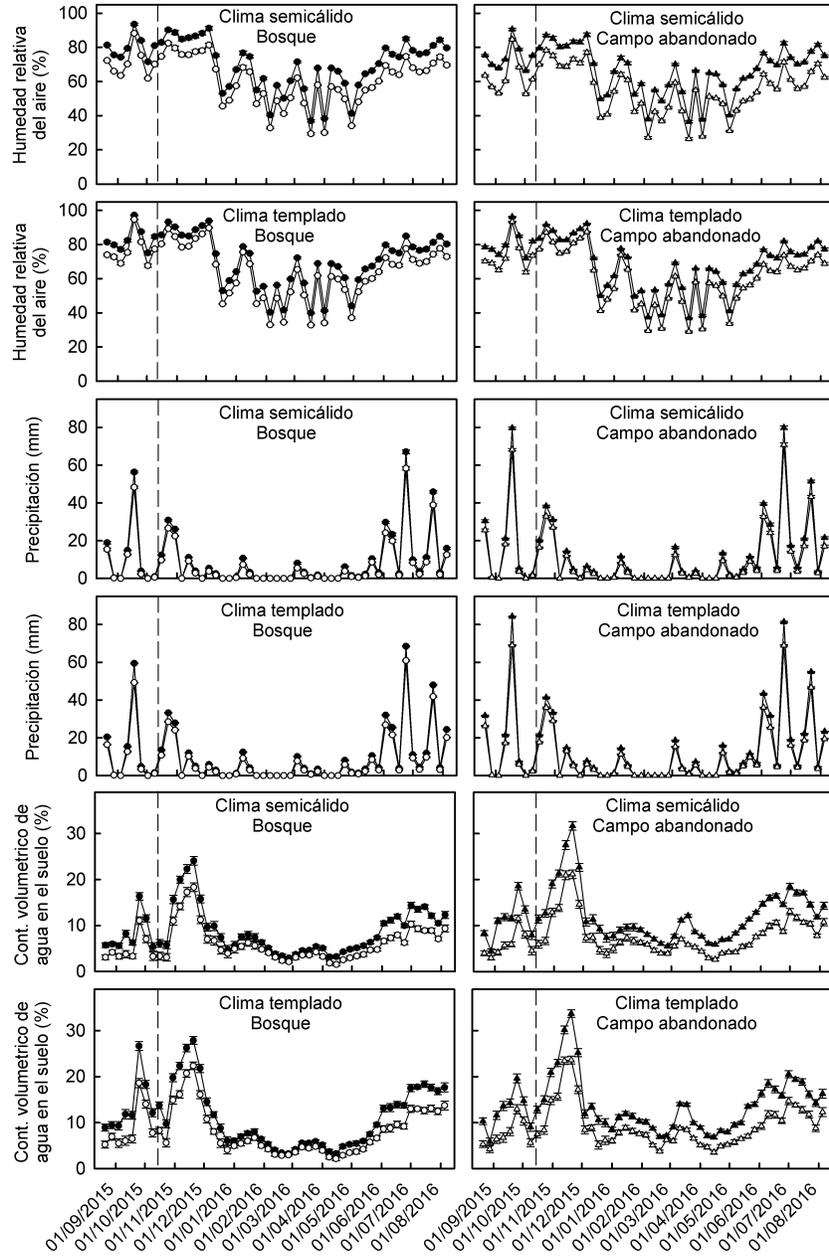


Figura 3.5. Humedad relativa del aire, precipitación y contenido volumétrico de agua en el suelo en los controles (símbolos negros) y parcelas CCS (símbolos blancos) ubicadas en el bosque y el campo abandonado del clima semicálido y el clima templado. Los valores son promedios (\pm 95% I.C.) para cada semana del período experimental. Se proporcionan paneles separados para el bosque y el campo abandonado de cada tipo de clima para facilitar la visualización de los datos. La línea discontinua vertical separa datos correspondientes al experimento del destino de las semillas (15 de agosto al 10 de octubre de 2015) de los correspondientes al experimento de supervivencia (10 de octubre de 2015 al 5 de agosto de 2016).

Destino de las semillas

El hábitat y tratamiento climático afectaron diferencialmente el destino de las bellotas de encinos. Ambas especies tuvieron mayores porcentajes de germinación en los controles localizados debajo del dosel del bosque, mientras que el porcentaje de germinación no difirió entre las otras combinaciones de tipos de hábitats y tratamientos climáticos (Tabla 3.3; Figura 3.6). La fracción de semillas desecadas de *Q. viminalis* fue mayor en el campo abandonado que dentro del bosque, pero este destino fue más común en las parcelas CCS que en los controles (Tabla 3.3; Figura 3.6). De manera similar, hubo más semillas desecadas de *Q. eduardii* en el campo abandonado que en el bosque y, aunque al interior del bosque estos efectos fueron más fuertes en las parcelas CCS que en los controles, no se detectaron diferencias entre tratamientos climáticos en el campo abandonado (Tabla 3.3; Figura 3.6).

Las semillas de ambas especies de encino tuvieron más ataques por insectos y hongos en el bosque comparado con el campo abandonado. No obstante, en las unidades experimentales localizadas dentro del bosque, la fracción de semillas parasitadas por insectos fue mayor en las parcelas CCS que en los controles, mientras que ocurrió lo contrario con las semillas infectadas por hongos (Tabla 3.3; Figura 3.6). En el campo abandonado, tanto del clima semicálido como templado, no se encontraron diferencias entre tratamientos climáticos en cuanto a la fracción de semillas atacadas por insectos o atacadas por hongos (Tabla 3.3; Figura 3.6).

Tabla 3.2. Resultados de los ANOVA de dos vías que comparan los efectos de los tratamientos climáticos y los tipos de hábitat sobre los diferentes destinos de semillas de *Quercus viminalis* y *Quercus eduardii*. Para cada especie de encino, se muestra el valor F de cada fuente de variación (GL en paréntesis) y un asterisco al lado de estos valores indica efectos significativos.

Variable de respuesta	Fuentes de variación	<i>Quercus viminalis</i>	<i>Quercus eduardii</i>
Semillas germinadas	Tipo de hábitat	3.448 (1,16)	4.082 (1,16)
	Tratamiento climático	23.310 (1,16)*	10.449 (1,16)*
	Tipo de hábitat x Tratamiento climático	3.448 (1,16)	8.000 (1,16)*
Semillas desecadas	Tipo de hábitat	187.500 (1,16)*	232.244 (1,16)*
	Tratamiento climático	40.833 (1,16)*	5.902 (1,16)*
	Tipo de hábitat x Tratamiento climático	0.033 (1,16)	2.390 (1,16)
Semillas parasitadas por insectos	Tipo de hábitat	74.627 (1,16)*	41.885 (1,16)*
	Tratamiento climático	2.985 (1,16)	8.654 (1,16)*
	Tipo de hábitat x Tratamiento climático	11.940 (1,16)*	8.659 (1,16)*
Semillas infectadas por hongos	Tipo de hábitat	21.429 (1,16)*	45.067 (1,16)*
	Tratamiento climático	34.381 (1,16)*	6.667 (1,16)*
	Tipo de hábitat x Tratamiento climático	11.524 (1,16)*	4.267 (1,16)

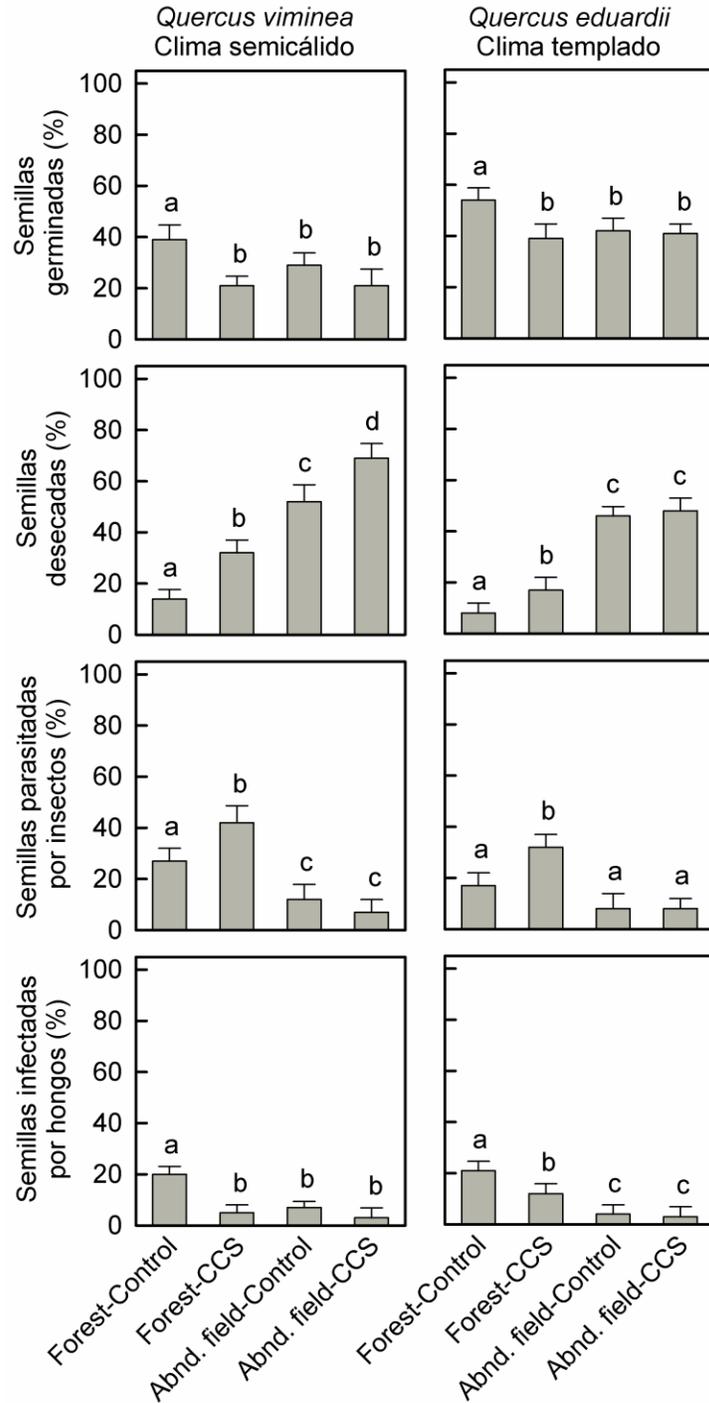


Figura 3.6. Resultados de los experimentos del destino de las semillas de *Quercus viminea* en el clima semicálido (paneles de la izquierda) y de *Quercus eduardii* en el clima templado (paneles de la derecha). Las barras son promedios porcentuales (\pm 95% I.C.) de semillas que alcanzaron diferentes destinos (germinadas, desecadas, parasitadas por insectos e infectadas por hongos) en los controles y parcelas CCS ubicadas dentro del bosque y en el campo abandonado. Diferentes letras sobre las barras indican diferencias significativas entre ellas (pruebas de Tukey).

Las regresiones logísticas indicaron que la probabilidad de germinación de las semillas se incrementa con el peso fresco de las bellotas en ambas especies de encino (*Q. viminea*: Chi-cuadrado = 200.799, $p < 0.001$, AUC = 0.966; *Q. eduardii*: Chi-cuadrado= 258.637, $p < 0.001$, AUC = 0.990). Para *Q. viminea*, está relación difirió entre combinaciones de tratamientos climáticos y tipos de hábitat ($p < 0.001$). Tanto al interior del bosque como en el campo abandonado, la probabilidad de germinación de las semillas de *Q. viminea* se desplazó hacia bellotas de mayor peso en las parcelas CCS, en comparación con la germinación en los controles (Figura 3.7). Además, en comparación con la germinación en el bosque, estas relaciones se desplazaron hacia bellotas de mayor peso tanto en los controles como en las parcelas CCS del campo abandonado (Figura 3.7). Para *Q. eduardii*, no se detectaron diferencias entre la probabilidad de germinación y el peso de las bellotas entre la combinación de tratamientos climáticos y tipos de hábitat ($p = 0.664$; Figura 3.7). Los análisis de regresión logística indicaron que el peso de las bellotas no influye en la probabilidad de que las semillas sean parasitadas por insectos o por hongos en ninguna especie de encino (datos no mostrados).

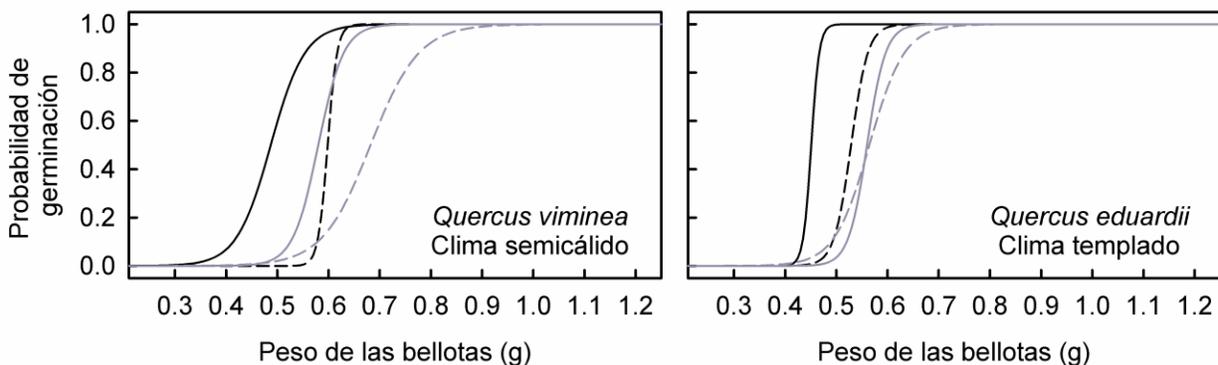


Figura 3.7. Relaciones entre la probabilidad de germinación y el peso fresco de las bellotas para *Quercus viminea* en el clima semicálido (panel izquierdo) y *Quercus eduardii* en el clima templado (panel derecho). Estas relaciones se obtuvieron a partir de regresiones logísticas múltiples que incluyeron los efectos del tipo de hábitat (bosque = líneas negras; campo abandonado = líneas grises) y tratamientos climáticos (controles = líneas continuas; parcelas CCS = líneas discontinuas).

Respuestas de las plántulas

Tanto en el bosque como en el campo abandonado, las dos especies de encino tuvieron mayores tasas de emergencia de plántulas en los controles que en las parcelas CCS (Figura 3.8). Las tasas de emergencia más altas se registraron en los controles del bosque, mientras que las menores tasas de emergencia se registraron en las parcelas CCS del campo abandonado (Figura

3.8). En el clima semicálido, la tasa de supervivencia de plántulas de *Q. viminea* fue mayor en los controles del bosque que en las demás combinaciones de tratamientos climáticos y tipos de hábitat (Figura 3.8). En el clima templado, las tasas de supervivencia de plántulas de *Q. eduardii* no difirieron entre combinaciones de tratamientos climáticos y tipos de hábitat (Figura 3.8).

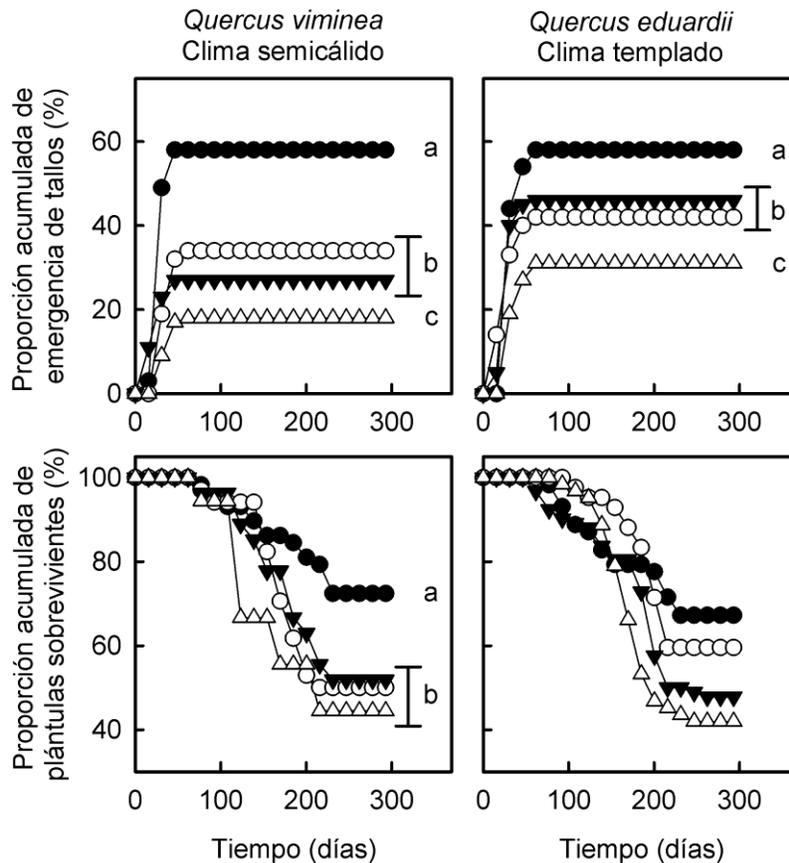


Figura 3.8. Tasas de emergencia (paneles superiores) y de supervivencia (paneles inferiores) de plántulas de *Quercus viminea* (paneles de la izquierda) y *Quercus eduardii* (paneles de la derecha) en los controles (símbolos negros) y parcelas CCS (símbolos blancos) del bosque (círculos) y el campo abandonado (triángulos) de cada tipo de clima. Diferentes letras en el lado de las curvas indican diferencias significativas entre las combinaciones de tratamientos climáticos y tipos de hábitat (pruebas de Gehan-Wilcoxon).

La probabilidad de emergencia de plántulas no se relacionó con el peso fresco de las bellotas en ninguna especie de encino (datos no mostrados). Sin embargo, la probabilidad de supervivencia de las plántulas se incrementó con el peso de las bellotas, tanto en *Q. viminea* (Chi-cuadrado = 59.087, $p < 0.001$, AUC = 0.918) como en *Q. eduardii* (Chi-cuadrado = 150.904, $p < 0.001$, AUC = 0.976). Estas relaciones difirieron entre combinaciones de tratamientos climáticos y tipos de hábitat sólo en el caso de *Q. viminea* ($p < 0.001$). Dentro del bosque, la probabilidad de

supervivencia de las plántulas de esta especie de encino en las parcelas CCS se desplazó hacia bellotas de mayor peso, en comparación con la supervivencia en los controles (Figura 3.9). En el campo abandonado, por otra parte, estas relaciones fueron similares entre los controles y las parcelas CCS pero, en ambos casos, la probabilidad de supervivencia de las plántulas de *Q. viminea* se desplazó hacia bellotas con mayor tamaño, en comparación con lo registrado en ambos tratamiento climáticos al interior del bosque (Figura 3.9). Para *Q. eduardii*, no se detectaron diferencias en la probabilidad de supervivencia de plántulas entre combinaciones de tratamientos climáticos y tipos de hábitat ($p = 0.940$; Figura 3.9).

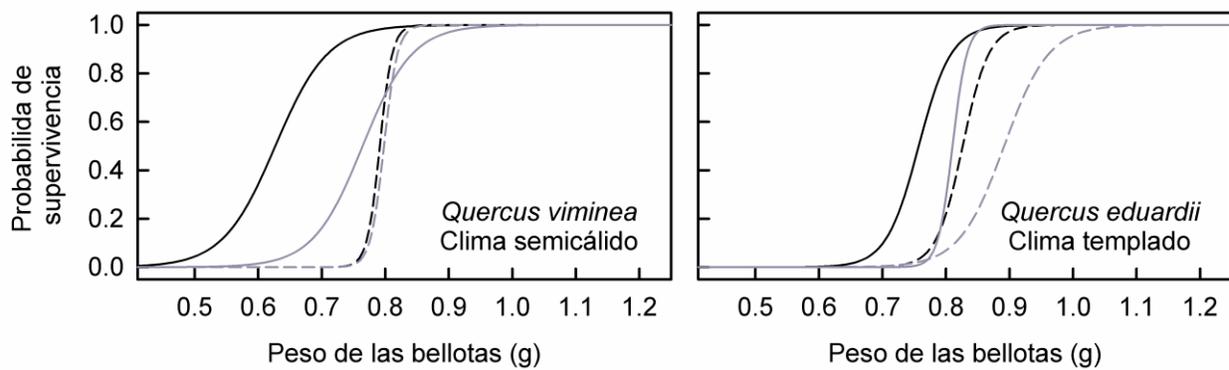


Figura 3.9. Relaciones entre la probabilidad de supervivencia y el peso fresco de las bellotas para *Quercus viminea* en el clima semicálido (panel izquierdo) y *Quercus eduardii* en el clima templado (panel derecho). Estas relaciones se obtuvieron a partir de regresiones logísticas múltiples que incluyeron los efectos del tipo de hábitat (bosque = líneas negras; campo abandonado = líneas grises) y tratamientos climáticos (controles = líneas continuas; parcelas CCS = líneas discontinuas).

DISCUSIÓN

Simulaciones de cambio climático

En ambos tipos de clima (semicálido y templado) y en ambos tipos de hábitat (bosque y campo abandonado), la temperatura fue mayor en las parcelas CCS que en los controles, mientras que la precipitación fue menor. Estos cambios microambientales coincidieron con los esperados en diferentes escenarios de cambio climático, donde las parcelas CCS localizadas al interior de los bosques se aproximaron a las predicciones del escenario RCP2.6, mientras que las localizadas en los campos abandonados se aproximaron al escenario RCP4.5. Estos resultados sugieren que la magnitud de los cambios microclimáticos inducidos con cámaras de techo abierto y refugios de lluvia depende del tipo de hábitat donde se realicen estas manipulaciones, ya que la cobertura del

dosel parece mitigar parcialmente el efecto de estas estructuras y generar condiciones ambientales menos extremas que en los espacios abiertos.

Microclima en las parcelas control y CCS

En los controles establecidos bajo las actuales condiciones climáticas, la cantidad de lluvia y el contenido volumétrico de agua en el suelo fueron mayores en los campos abandonados que en los bosques, lo cual se explica por la ausencia de dosel arbóreo, el cual puede interceptar hasta un 25% de la precipitación en relación con lo esperado en áreas abiertas (Bahmani et al. 2012). No obstante, la ausencia de dosel evitó el efecto de sombra en los campos abandonados, conduciendo a mayor intensidad lumínica y temperatura, tanto del aire como del suelo, en los controles localizados en ese hábitat (Tabari et al. 2007; Pérez et al. 2014; Pérez-Ramos 2014). Asimismo, debido a que la temperatura del aire se relaciona de manera inversa y directa con la humedad relativa del aire (Hardwick-Jones et al., 2010), esto puede explicar los valores menores de esta última variable en los controles de los campos abandonados. Si bien esos patrones microclimáticos puede explicarse por las diferencias en cobertura arbórea entre los bosques y los campos abandonados, nuestros resultados también indicaron que los aumentos de temperatura y las reducciones en la precipitación inducidas en las parcelas CCS generarán condiciones adversas para las plantas, las cuales serían más extremas en campos abandonados que al interior de los bosques. Esto se discute en las secciones siguientes teniendo en cuenta a las dos especies de encinos utilizadas en este estudio.

Destino de las semillas

Las condiciones ambientales de los hábitats donde se encuentran las semillas tras su dispersión influyen en su destino (López-Barrera & Newton 2005; Leverkus et al. 2015) y los resultados de este estudio sugieren que el cambio climático podría interactuar con estos factores y alterar los posibles destinos de las semillas de encinos tras su dispersión primaria. Los resultados del experimento de destino de las semillas indican que las semillas de encino dispersadas hacia campos abandonados bajo el clima actual (es decir, en los controles) presentan menor germinación que las que permanecen bajo el dosel del bosque, lo cual pudiera atribuirse a que las condiciones ambientales en estos espacios abiertos promueven la rápida desecación de las bellotas. Asimismo, estos resultados sugieren que los efectos negativos del cambio climático sobre la germinación y/o

la desecación de bellotas no se incrementarían sustancialmente en los campos abandonados. Sin embargo, dentro del bosque la inducción de condiciones de cambio climático (es decir, en las parcelas CCS) se reduciría la germinación de semillas en ambas especies de encino. Sobre este último punto, nuestros resultados permiten sugerir que una menor tasa de germinación se debería principalmente a dos factores: un incremento en la desecación de las bellotas y un incremento en la frecuencia de infestación por insectos.

Bajo las condiciones climáticas actuales, la desecación de bellotas es un fenómeno común dentro de los bosques de encinos debido a la elevada recalcitrancia de sus semillas (Pritchard et al. 2004; Daws et al. 2006; Xia et al. 2012; Joët et al. 2016). En este sentido, nuestro estudio indica que las condiciones de mayor temperatura y menor humedad que ocurrirían dentro de los bosques debido al cambio climático promoverán la desecación de un mayor número de bellotas, lo cual reduciría el número de semillas viables y pudiera afectar negativamente los procesos de regeneración forestal. Tanto en este capítulo de la tesis como en los anteriores, se ha demostrado de manera reiterada que el peso fresco de las bellotas es un buen estimador de la biomasa seminal. Teniendo en cuenta estos resultados, nuestro experimento de campo con el cual evaluamos el destino de las semillas permite sugerir que, tanto en *Q. viminea* como *Q. eduardii*, las semillas más grandes tienen menor probabilidad de desecarse y, por lo tanto, una mayor probabilidad de germinar. Adicionalmente, al menos para *Q. viminea*, la probabilidad de germinación de sus semillas se desplazó hacia mayores pesos frescos de las bellotas conforme aumentó el nivel de severidad ambiental (es decir, controles del bosque → parcelas CCS del bosque y controles del campo abandonado → parcelas CCS del campo abandonado). Estos resultados sustentan nuestra hipótesis de que la germinación de bellotas se desplazará hacia mayores tamaños de bellotas en escenarios de cambio climático. Sin embargo, estos efectos no se observaron en *Q. eduardii*, lo que permite sugerir que las bellotas de esta especie de encino serían tolerantes a los incrementos de temperatura y menor precipitación que se esperan en los bosques de encino del centro de México.

El otro factor que puede asociarse con menor germinación de bellotas registrada al interior de los bosques es el ataque por insectos. En bosques de encinos mexicanos, los principales insectos que parasitan las bellotas son escarabajos (ej., *Curculio* spp. y *Conotrachelus* spp.) y palomillas (*Cydia* spp.), donde las hembras depositan los huevecillos sobre los frutos y, tras la eclosión, las larvas penetran a través de esta estructura para alcanzar la semilla y usarla como fuente de recursos alimenticios durante su desarrollo (Díaz-Fleischer et al. 2010; Branco et al. 2002; Pujade et al.

2012). En nuestro caso, las pruebas a las cuales sometimos las bellotas de manera previa a los experimentos permiten descartar que la infestación por insectos haya ocurrido antes de la dispersión primaria. En cambio, nuestros resultados de campo indican que, una vez que las bellotas son liberadas de los árboles parentales y llegan al suelo, existe una elevada probabilidad de que sean parasitadas por estos organismos. Incluso, nuestros experimentos de destino de la semilla sugieren que la parasitación de bellotas por insectos se incrementaría bajo condiciones más cálidas y secas. Hasta donde se sabe, estos efectos no han sido reportados previamente o evaluados en bellotas o semillas de otras especies de plantas, pero varios autores han realizado análisis prospectivos sobre el impacto de insectos defoliadores y barrenadores sobre los bosques, habiendo indicado que las condiciones de cambio climático, y en particular los aumentos de temperatura, pueden promover la reproducción, el crecimiento poblacional y la expansión geográfica de estas plagas forestales (Bale et al. 2002; Boland et al. 2004; Sturrock et al. 2011; Anderegg et al. 2015). Este pudiera ser el caso de *Q. viminea* y *Q. eduardii*, pudiéndose esperar que la parasitación de las bellotas por parte de larvas de insectos se incremente en el futuro. Sin embargo, contrario a lo esperado, no se detectaron efectos del tamaño de las bellotas sobre su probabilidad de parasitación. Por un lado, esto indica que los insectos parásitos no discriminan entre tamaños de bellotas para oviponer y, por otro lado, indica que hasta las bellotas más pequeñas contienen suficientes recursos para sostener el desarrollo larvario de estos organismos.

Además de la desecación y la parasitación por insectos, una tercera causa de pérdida de bellotas en nuestros experimentos de destino de las semillas fue la infección por hongos patógenos. Al interior de los bosques, la fracción de bellotas infectadas por hongos fue mayor en los controles que en las parcelas CCS, lo que permite sugerir que las condiciones de cambio climático reducirán la incidencia de estos ataques. Esta sugerencia se ve reforzada por la menor infestación de hongos que se registró en los campos abandonados, donde no se detectaron diferencias entre tratamientos climáticos indicado que las condiciones ambientales en este hábitat son inadecuadas para el desarrollo de estos organismos. Estos resultados pudieran explicarse por la elevada demanda de humedad que tienen los hongos para su supervivencia (Welty et al. 1987; Donnelly et al. 1990; Crockatt & Bebbler 2015), la cual se vio reducida en el campo abandonado dentro de las parcelas CCS. En este caso, tampoco se observaron efectos del tamaño de las bellotas sobre la probabilidad de infección por hongos, lo que sugiere que este proceso ocurre independientemente de la biomasa seminal.

Respuestas de las plántulas

Las mayores tasas de emergencia de plántulas (aparición de epicotilo o brote aéreo), tanto de *Q. vimeana* como de *Q. eduardii*, se registraron en los controles localizados dentro del bosque pueden explicarse porque este es el hábitat donde naturalmente recluta la mayoría de las especies de encinos (Zavala-Chávez 2001; Badano et al. 2015). En cambio, la reducción de las tasas de emergencia en las parcelas CCS del bosque indican que las condiciones de cambio climático que pudieran ocurrir a mediados de este siglo tendrán impactos negativos sobre la regeneración de estos ecosistemas forestales. Por otra parte, el hecho que las tasas de emergencia de plántulas en los controles de los campos abandonados fueran similares a las encontrada en las parcelas CCS del bosque sugiere que ambas especies de encinos tiene cierto grado de tolerancia a las condiciones ambientales de temperaturas extremas y baja humedad, por lo que pudieran ser incluidas dentro de planes de regeneración forestal para áreas perturbadas por el hombre. Esto ha sido observado en especies con amplios nichos de regeneración, las cuales germinan bajo una amplia gama de condiciones ambientales (Dürr et al 2015; Xia et al. 2015; Vanderwell et al. 2013). Sin embargo, nuestros resultados también indican que, en los campos abandonados, las alteraciones climáticas esperadas en el corto plazo reducirán dramáticamente la emergencia de plántulas en ambas especies de encinos. Esto conduce a plantear una disyuntiva en cuanto a la utilidad de estas especies para fines de recuperación de bosques, ya que las acciones que se pudieran implementar bajo el clima actual pudieran no ser efectivas en el futuro.

La ausencia del efecto del tamaño (peso fresco) de las bellotas sobre la probabilidad de emergencia de las plántulas es interesante, especialmente porque los resultados de los experimentos de destino de semillas indicaron que la probabilidad de germinación de las semillas (emergencia de la radícula) es influenciada positivamente por el tamaño de los frutos, donde además esta relación se desplazó hacia bellotas de mayores tamaños al inducirse condiciones de cambio climático. La mortandad aleatoria de individuos en el período comprendido entre la germinación y la emergencia del brote aéreo pudiera explicar esta contradicción, donde factores estocásticos que no dependen del tamaño de la bellota eliminando a una parte de los brotes. Sin embargo, sustentar esta propuesta requiere más estudios, específicamente enfocados en analizar los factores que afectan a las bellotas y semillas de encinos tras su germinación.

Las tasas de supervivencia de las plántulas durante su primer año de vida mostraron patrones bastante distintos a los observados en las tasas de emergencia del brote aéreo. En este

caso, la supervivencia de *Q. viminea* al interior del bosque se vio afectada de manera negativa por la inducción de condiciones de cambio climático, a su vez las tasas de supervivencia de esta especie en el campo abandonado fueron menores en los controles del bosque independiente del tratamiento climático en el que fueron sembradas sus bellotas. Esto indica que las plántulas de *Q. viminea* no son particularmente tolerantes a cambios severos en condiciones ambientales, como las que ocurren en los espacios abiertos o aquellos esperados en escenarios de cambio climático y, estos resultados concuerdan con los reportados para otras especies de encino (Lloret et al. 2004; Quero et al. 2006; Valladares & Sánchez-Gómez 2006; Puerta-Piñero & Gómez 2007; González-Salvatierra et al. 2013; Ramos-Palacios et al. 2014; Badano et al. 2018). En el caso de *Q. eduardii*, por el contrario, no se observaron efectos del tipo de hábitat o de la inducción de cambio climático sobre la supervivencia de sus plántulas, lo que sugiere que esta especie presenta una elevada tolerancia a los cambios en las condiciones ambientales. Así, a diferencia de *Q. viminea*, estos últimos resultados permiten sugerir que *Q. eduardii* pudiera ser una especie útil para la recuperación de ambientes degradados por el hombre, al menos bajo las condiciones climáticas actuales.

En ambas especies de encino, la probabilidad de supervivencia de sus plántulas se incrementó con el tamaño de las bellotas que les dieron origen. Esto concuerda con los resultados de muchos estudios que han demostrado incrementos en la supervivencia y vigor de las plántulas de especies arbóreas conforme aumenta el tamaño de las semillas (Tripathi & Khan 1990; Bonfil 1998; Seiwa 2000; Dalling & Hubbell 2002; Gómez 2004; Rubio-Licona et al. 2011; Xia et al. 2015). Sin embargo, la probabilidad de supervivencia de las plántulas, tanto en *Q. viminea* como *Q. eduardii*, se desplazó hacia bellotas de mayor tamaño en escenarios de cambio climático al interior de los bosques y en campos abandonados. Estos resultados sugieren que los cambios climáticos esperados en el corto plazo constituirán una fuerte presión sobre el establecimiento de plántulas de encinos, lo que permite sugerir que habrá una selección negativa hacia aquellas plántulas que provienen de semillas de menor tamaño.

CONCLUSIONES GENERALES

El peso fresco de las bellotas es un estimador confiable de la biomasa seca de las semillas en el caso de los encinos. Mayor biomasa seminal pudiera indicar que los cotiledones contienen más proteínas, carbohidratos y lípidos que pudieran aumentar sus oportunidades de germinación. Las diferencias en el tamaño de las bellotas dentro de una misma especie se explican por la relación positiva con la cantidad, superficie y la biomasa de las hojas de la ramilla terminal donde se originaron las bellotas, ya que estas asignan más recursos a estas. La variabilidad interespecífica se debe, principalmente, a diferencias entre secciones del subgénero *Quercus*.

Al incrementarse el peso fresco de las semillas, hay un efecto positivo sobre la germinación debido a que mayor biomasa seminal pudiera estimular la elongación del eje embrionario tras la imbibición de la semilla. Al someterse las semillas a las mismas condiciones ambientales, se observa este mismo patrón entre especies. La variación interespecífica en el tamaño de bellotas sugiere que las especies de la sección *Quercus* (encinos blancos) generan bellotas con mayor biomasa seminal que las especies de la sección *Lobatae* (encinos rojos), lo que resulta en diferentes tasas y velocidades de germinación. Estos patrones de germinación reflejarían diferentes presiones selectivas a las cuales han sido sometidas las especies, así como los estados de sucesión y hábitats de reclutamiento de cada una. Las diferencias intraespecíficas en el tamaño de las bellotas indican que al aumentar la biomasa seminal se incrementa la probabilidad de germinación, mientras que la velocidad de germinación es en menor tiempo. Esto pudiera deberse a los efectos parentales antes mencionados. No obstante, la dependencia de la germinación sobre el tamaño de las bellotas es más marcada en encinos rojos que en encinos blancos.

En el contexto del cambio climático, el aumento de temperatura del aire y la reducción de la precipitación disminuirán las tasas de germinación de las bellotas debido a incrementos en su desecación y el aumento del parasitismo por insectos. El efecto de la desecación será más marcado en campos abandonados, mientras que el parasitismo por insectos será más notorio al interior de los bosques. En el caso de la desecación de bellotas, la dependencia de la germinación sobre el tamaño de estos frutos se acentuará en escenarios de cambio climático, especialmente en los campos abandonados. Tras la germinación, el efecto positivo de la biomasa de las semillas también se reflejará en la emergencia y supervivencia de las plántulas, los que también serán más marcados en escenarios de cambio climático y del uso del suelo.

Considerando los resultados de esta tesis, se puede proponer que la conservación y manejo de los bosques de encinos, como también su restauración en sitios perturbados por el hombre, requiere realizar una selección del tamaño de las bellotas para el desarrollo de plántulas. Es claro que, bajo el clima actual, las bellotas más grandes dan lugar a plántulas más vigorosas. No obstante, estas acciones tendrán mayor relevancia en el futuro, ya que el avance del cambio climático desplazará las tasas de germinación y supervivencia hacia mayores tamaños de bellotas. Estas proyecciones son a corto plazo, pero los impactos a mediano y largo plazo pudieran ser mayores, por lo que se recomienda realizar monitoreos continuos de los individuos, las poblaciones y las comunidades forestales, aunado al desarrollo de más experimentos en campo. Esto permitiría conocer el estado actual de los recursos forestales e identificar los posibles cambios en la composición de estos ecosistemas vinculados al cambio climático.

BIBLIOGRAFÍA

- Anderegg, W. R. L., Hicke, J. A., Fisher, R. A., Allen, C. D., Aukema, J., Bentz, B., Zeppel, M. (2015). Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist*. Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/nph.13477>
- Aragón-Gastélum, J. L., Badano, E., Yáñez-Espinosa, L., Ramírez-Tobías, H. M., Rodas-Ortiz, J. P., González-Salvatierra, C., & Flores, J. (2017). Seedling survival of three endemic and threatened Mexican cacti under induced climate change. *Plant species biology*, 32(1), 92-99. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12120>
- Asbjornsen, H., Ashton, M. S., Vogt, D. J., & Palacios, S. (2004). Effects of habitat fragmentation on the buffering capacity of edge environments in a seasonally dry tropical oak forest ecosystem in Oaxaca, Mexico. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 103(3), 481-495. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2003.11.008>
- Bachofen, C., Moser, B., Hoch, G., Ghazoul, J., & Wohlgemuth, T. (2018). No carbon “bet hedging” in pine seedlings under prolonged summer drought and elevated CO₂. *Journal of Ecology*, 106(1), 31-46. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12822>
- Badano, E. I. (2011). Conservation and restoration of Mexican forests in the global change scenario: a shared responsibility with multiple benefits. *Madera y Bosques*, 17(2), 7-18. <https://doi.org/10.21829/myb.2011.1721145>
- Badano, E. I., Guerra-Coss, F. A., Gelviz-Gelvez, S. M., Flores, J., & Delgado-Sánchez, P. (2018). Functional responses of recently emerged seedlings of an endemic Mexican oak (*Quercus eduardii*) under climate change conditions. *Botanical Sciences*, 96(4), 582–597. <https://doi.org/10.17129/botsci.1988>
- Badano, E. I., Samour-Nieva, O. R., Flores, J., & Douterlungne, D. (2015). Microclimate and seedling predation as drivers of tree recruitment in human-disturbed oak forests. *Forest Ecology and Management*, 356, 93-100. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.07.031>.
- Badano, E., Guerra-Coss, F., Sánchez-Montes de Oca, E., Briones-Herrera, C., & Gelviz-Gelvez, S. (2019). Efectos del cambio climático sobre estados tempranos de *Quercus ariifolia* (Fagaceae), un encino endémico de bosques estacionalmente secos de México. *Acta Botánica Mexicana*, 0(126). <https://doi.org/10.21829/abm126.2019.1466>
- Bahmani, S. M. H. G., Attarod, P., Bayramzadeh, V., Ahmadi, M. T., & Radmehr, A. (2012). Throughfall, stemflow, and rainfall interception in a natural pure forest of chestnut-leaved oak (*Quercus castaneifolia* CA Mey.) in the Caspian forest of Iran. *Annals of Forest Research*, 55(2), 197-206. <http://doi.org/10.15287/afr.2012.60>
- Balaguer, L., Manrique, E., L., B., Martinez-Ferri, E., Valladares, F., Perez-Corona, M. E., Castillo, F. J. (2001). Population divergence in the plasticity of the response of *Quercus coccifera* to the light environment. *Functional Ecology*, 15(1), 124–135. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2001.00505.x>

- Bale, J. S., Masters, G. J., Hodkinson, I. D., Awmack, C., Bezemer, T. M., Brown, V. K., Whittaker, J. B. (2002). Herbivory in global climate change research: Direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8(1), 1–16. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00451.x>
- Barnett, R. (1977). The Effect of Burial by Squirrels on Germination and Survival of Oak and Hickory Nuts. *The American Midland Naturalist*, 98(2), 319-330. <http://doi.org/10.2307/2424983>
- Barragán F, Badano EI, Douterlungne D, Flores J (2018). Richness and abundance of granivorous vertebrates determine acorn removal patterns in a human modified oak forest. *iForest*, 11: 329-337. <http://doi.org/10.3832/ifor2216-011>
- Bawa, K. S., & Webb, C. J. (2006). Flower, Fruit and Seed Abortion in Tropical Forest Trees: Implications for the Evolution of Paternal and Maternal Reproductive Patterns. *American Journal of Botany*, 71(5), 736. <https://doi.org/10.2307/2443371>
- Bazzaz, F. A., & Miao, S. L. (1993). Successional status, seed size, and responses of tree seedlings to CO₂, light, and nutrients. *Ecology*, 74(1), 104–112. <https://doi.org/10.2307/1939505>
- Bebber, D. P. (2015). Range-Expanding Pests and Pathogens in a Warming World. *Annual Review of Phytopathology*, 53(1), 335–356. <http://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080614-120207>
- Berjak, P., & Pammenter, N. (2002). Orthodox and recalcitrant seeds. *Tropical Tree Seed Manual*. (Roberts), 137–148.
- Black, M., Bewley, J. D., Halmer, P. (2006). *The encyclopedia of seeds: science, technology and uses*. CABI International, Wallingford.
- Blanche, C., Elam, W., & Hodges, J. (1980). Some Aspects of Acorn Maturation in Water Oak (*Quercus nigra* L.). *Journal of Seed Technology*, 5(2), 42-51. <http://www.jstor.org/stable/23432822>
- Boland, G. J., Melzer, M. S., Hopkin, A., Higgins, V., & Nassuth, A. (2004). Climate change and plant diseases in Ontario. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 26(3), 335–350. <https://doi.org/10.1080/07060660409507151>
- Bonal R., Muñoz A. and Díaz M. (2007). Satiation of predispersal seed predators: the importance of considering both plant and seed levels. *Evolutionary Ecology* 21:367-380. <http://sci-hub.tw/10.1007/s10682-006-9107-y>
- Bond, W. J., Honig, M., & Maze, K. E. (1999). Seed size and seedling emergence: An allometric relationship and some ecological implications. *Oecologia*, 120(1), 132–136. <https://doi.org/10.1007/s004420050841>
- Bonfil, C. (1998). The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, 85: 79-87. <https://doi.org/10.2307/2446557>
- Bonner, F. T., & Karrfalt, R. P. (2008). *The woody plant seed manual*. Agric. Handbook No. 727. Washington, DC. US Department of Agriculture, Forest Service. 1223 p., 727.

- Bonner, F.T., (2003). Collection and care of acorns. A practical guide for seed collectors and nursery managers. [Publicación en línea]. Disponible desde internet: <<http://www.nsl.fs.fed.us/COLECTION%20AND%20CARE%20F%20ACORNS.pdf> >. Versión 1.1 [Con acceso desde junio de 2016]
- Bossdorf, O., Richards, C. L., & Pigliucci, M. (2008). Epigenetics for ecologists. *Ecology letters*, 11(2), 106-115. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01130.x>
- Branco, M., Branco, C., Merouani, H., & Almeida, M. H. (2002). Germination success, survival and seedling vigour of *Quercus suber* acorns in relation to insect damage. *Forest Ecology and Management*, 166(1–3), 159–164. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00669-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00669-7)
- Bruun H, Ten Brink D (2008) Recruitment advantage of large seeds is greater in shaded habitats. *Ecoscience*, 15(4):498–507. <https://doi.org/10.2980/15-4-3147>
- Buchholz, J. (1922). Developmental Selection in Vascular Plants. *Botanical Gazette*, 73(4), 249-286. <http://www.jstor.org/stable/2469844>
- Burgos, A., Grez, A. A., & Bustamante, R. O. (2008). Seed production, pre-dispersal seed predation and germination of *Nothofagus glauca* (Nothofagaceae) in a temperate fragmented forest in Chile. *Forest Ecology and Management*, 255(3–4), 1226–1233. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.10.032>
- Burslem, D. F., & Miller, J. (2001). Seed size, germination and seedling relative growth rates in three tropical tree species. *Journal of Tropical Forest Science*, 13(1), 148-161. <http://www.jstor.org/stable/43582281>
- Canham, Charles D., & Murphy, Lora. (2016). The demography of tree species response to climate: seedling recruitment and survival. *Ecosphere*, 7(8). <https://doi.org/10.1002/ecs2.1424>
- Castro, J. (1999). Seed mass versus seedling performance in Scots pine: A maternally dependent trait. *New Phytologist*, 144(1), 153–161. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00495.x>
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J. A., & Gómez, J. M. (2004). Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: Consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology*, 92(2), 266–277. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00870.x>
- Castro-Colina, L., Martínez-Ramos, M., Sánchez-Coronado, M. E., Huante, P., Mendoza, A., & Orozco-Segovia, A. (2012). Effect of hydropriming and acclimation treatments on *Quercus rugosa* acorns and seedlings. *European Journal of Forest Research*, 131(3), 747–756. <https://doi.org/10.1007/s10342-011-0548-7>
- Chacón P, Bustamante R, Henriquez C. (1998). The effect of seed size on germination and seedling growth of *Cryptocarya alba* (Lauraceae) in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 71:189–197. http://rchn.biologiachile.cl/pdfs/1998/2/Chacon_et_al_1998.pdf

- Chacón, P., & Bustamante, R. O. (2001). The effects of seed size and pericarp on seedling recruitment and biomass in *Cryptocarya alba* (Lauraceae) under two contrasting moisture regimes. *Plant Ecology*, 152(2), 137–144. <https://doi.org/10.1023/A:1011463127918>
- Chauchard, S., Carcaillet, C., & Guibal, F. (2007). Patterns of land-use abandonment control tree-recruitment and forest dynamics in mediterranean mountains. *Ecosystems*, 10(6), 936–948. <http://dx.doi.org/10.1007/s10021-007-9065-4>
- Clark, J. S., Iverson, L., Woodall, C. W., Allen, C. D., Bell, D. M., Bragg, D. C., D'Amato, A. W., Davis, F. W., Hersh, M. H., Ibanez, I., Jackson, S. T., Matthews, S., Pederson, N., Peters, M., Schwartz, M. W., Waring, K. M. and Zimmermann, N. E. (2016), The impacts of increasing drought on forest dynamics, structure, and biodiversity in the United States. *Global Change Biology*, 22: 2329-2352. <http://doi.org/10.1111/gcb.13160>
- Clark, S. L., & Schlarbaum, S. E. (2018). Effects of acorn size and mass on seedling quality of northern red oak (*Quercus rubra*). *New Forests*, 49(4), 571–583. <https://doi.org/10.1007/s11056-018-9641-9>
- Clewell, A. F., & Aronson, J. (2013). *Ecological restoration: principles, values, and structure of an emerging profession*. Island Press, Washington, DC. <http://sci-hub.tw/10.5822/978-1-59726-323-8>
- Collazo-Ortega, M., Castillo-Argüero, S., Martínez-Orea, Y., Zavala-Hurtado, J. A., & Orozco-Segovia, A. (2014). Seed rain as a source of propagules for natural regeneration in a temperate forest in Mexico City 1. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 141(2), 135–150. <https://doi.org/10.3159/torrey-d-13-00032.1>
- Collins, James A; Schefuß, Enno; Govin, Aline; Mulitza, Stefan; Tiedemann, Ralf (2014): Sedimentary climate indicators of sediment core MD08-3167 and GeoB1711-4, southwestern Africa. PANGAEA, <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.833231>, Supplement to: Collins, JA et al. (2014): Insolation and glacial–interglacial control on southwestern African hydroclimate over the past 140 000 years. *Earth and Planetary Science Letters*, 398, 1-10, <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2014.04.034>
- Connor, K., Donahoo, J., Schafer, G., Connor, K., Donahoo, J., & Schafer, G. (2006). How does prolonged exposure to natural conditions affect acorn moisture and viability? In *Proceedings of the 13th biennial southern silvicultural research conference* (pp. 251–254). U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station. <https://www.treearch.fs.fed.us/pubs/23387>
- Corbet, S. A. (2017). *International Association for Ecology Fruit and Seed Production in Relation to Pollination and Resources in Bluebell*, Published by: Springer in cooperation with International Association for Ecology Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/4221940> *Fruit*, 114(3), 349–360.
- Crawley, M. J. (1992). Seed predators and plant population dynamics. 157–192. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* Wallingford, UK CAB International.
- Crockatt, M. E., & Bebbler, D. P. (2015). Edge effects on moisture reduce wood decomposition rate in a temperate forest. *Global Change Biology*, 21(2), 698–707. <https://doi.org/10.1111/gcb.12676>

- Dalling, J., & Hubbell, S. (2002). Seed Size, Growth Rate and Gap Microsite Conditions as Determinants of Recruitment Success for Pioneer Species. *Journal of Ecology*, 90(3), 557-568. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/3072239>
- Daws, M. I., Garwood, N. C., & Pritchard, H. W. (2006). Prediction of desiccation sensitivity in seeds of woody species: A probabilistic model based on two seed traits and 104 species. *Annals of Botany*, 97(4), 667–674. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl022>
- Daws, M., Gaméné, C., Glidewell, S., & Pritchard, H. (2004). Seed mass variation potentially masks a single critical water content in recalcitrant seeds. *Seed Science Research*, 14(2), 185-195. <http://doi.org/10.1079/SSR2004168>
- De Frenne, P., De Schrijver, A., Graae, B. J., Gruwez, R., Tack, W., Vandeloos, F., & Verheyen, K. (2010). The use of open-top chambers in forests for evaluating warming effects on herbaceous understorey plants. *Ecological research*, 25(1), 163-171. <http://sci-hub.tw/10.1007/s11284-009-0640-3>
- Díaz, M., Møller, A. P., & Pulido, F. J. (2003). Fruit abortion, developmental selection and developmental stability in *Quercus ilex*. *Oecologia*, 135(3), 378–385. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1202-y>
- Díaz-Fleischer, Francisco, Hernández-Arellano, Verónica, Sánchez-Velásquez, Lázaro, Cano-Medina, Tomás, Cervantes-Alday, Raquel, & López-Ortega, Maurilio. (2010). Investigación preliminar de la depredación de semillas en la germinación de las bellotas de *Quercus candicans* Née. *Agrociencia*, 44(1), 83-92. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1405-31952010000100008&lng=es&tlng=es.
- Donnelly, P. K., Entry, J. A., Crawford, D. L., & Cromack, K. (1990). Cellulose and lignin degradation in forest soils: Response to moisture, temperature, and acidity. *Microbial Ecology*, 20(1), 289–295. <https://doi.org/10.1007/BF02543884>
- Douterlungne, D., Martínez, G. M. C., Badano, E. I., Cano, J. A. F., & Rivas, J. D. F. (2018). Restoring oak forests on bare ground using topsoil translocation. *Ecological Engineering*, 120, 76-84. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.05.036>.
- Du, Y., & Huang, Z. (2008). Effects of seed mass and emergence time on seedling performance in *Castanopsis chinensis*. *Forest Ecology and Management*, 255(7), 2495–2501. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.01.013>
- Dürr, C., Dickie, J. B., Yang, X. Y., & Pritchard, H. W. (2015). Ranges of critical temperature and water potential values for the germination of species worldwide: Contribution to a seed trait database. *Agricultural and Forest Meteorology*. Elsevier, 200, 222-232. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2014.09.024>
- Espelta, J. M., Cortés, P., Molowny-Horas, R., & Retana, J. (2009). Acorn crop size and pre-dispersal predation determine inter-specific differences in the recruitment of co-occurring oaks. *Oecologia*, 161(3), 559–568. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1394-x>
- Farnsworth E. (2000). The ecology and physiology of viviparous and recalcitrant seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1):107–138. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.107>

- Fearer, T. M., Norman, G. W., Pack, J. C., Bittner, S., & Healy, W. M. (2008). Influence of physiographic and climatic factors on spatial patterns of acorn production in Maryland and Virginia, USA. *Journal of Biogeography*, 35(11), 2012–2025. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01960.x>
- Fenner M, Thompson K. (2005). *The ecology of seeds*. Cambridge: Cambridge University Press. £26 (softback) £55 (hardback) 260 pp. *Annals of Botany*, 97(1), 151–152. <http://doi.org/10.1093/aob/mcj016>
- Fernández-Eguiarte, A., Romero-Centeno, R., Zavala-Hidalgo, J., 2012. Atlas Climático Digital de México y Áreas Adyacentes, vol. 1 Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City.
- Fernández-Eguiarte, A., Romero-Centeno, R., Zavala-Hidalgo, J., Kucińska, B., 2014. Atlas Climático Digital de México y Áreas Adyacentes, vol. 2 Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City.
- Finch-Savage, W. (1992). Seed development in the recalcitrant species *Quercus robur* L.: Germinability and desiccation tolerance. *Seed Science Research*, 2(1), 17-22. <https://doi.org/10.1017/S0960258500001069>
- Foster, S. A. (1986). On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Bot Rev* 52:260-299. <http://dx.doi.org/10.1007/BF02860997>
- Fox, J. (1982). Adaptation of Gray Squirrel Behavior to Autumn Germination by White Oak Acorns. *Evolution*, 36(4), 800-809. <https://dx.doi.org/10.2307/2407893>
- Ganatsas, P., & Tsakalimi, M. (2013). A comparative study of desiccation responses of seeds of three drought-resistant Mediterranean oaks. *Forest Ecology and Management*, 305, 189–194. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.042>
- García, Enriqueta. (2004). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen: (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana), Ed. 5 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geografía, 2004, 246 pp.
- García-Mozo, H., Gómez-Casero, M. T., Domínguez, E., & Galán, C. (2007). Influence of pollen emission and weather-related factors on variations in holm-oak (*Quercus ilex* subsp. *ballota*) acorn production. *Environmental and Experimental Botany*, 61(1), 35–40. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.02.009>
- García-Sánchez F, Aguirre-Rivera JR, (2011). Guía de campo para la identificación de los árboles de sierra de Álvarez, SLP. Universidad Autónoma de San Luis Potosí, México.
- Gea-Izquierdo, G., Cañellas, I., & Montero, G. (2006). Acorn production in Spanish holm oak woodlands. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 15(3), 339. <https://doi.org/10.5424/srf/2006153-00976>
- Geritz SAH, van der Meijden E, Metz JAJ. (1999). Evolutionary dynamics of seed size and seedling competitive ability. *Theoretical Population Biology*, 55:324-343. <https://doi.org/10.1006/tpbi.1998.1409>
- Giorgetta, M. A., Jungclaus, J., Reick, C. H., Legutke, S., Bader, J., Böttinger, M., & Glushak, K. (2013). Climate and carbon cycle changes from 1850 to 2100 in MPI-ESM simulations for the Coupled Model Intercomparison

- Project phase 5. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 5(3), 572-597. <https://doi.org/10.1002/jame.20038>
- Gómez J. M. (2004). Bigger is not always better: conflicting selective pressures on seed size in *Quercus ilex*. *Evolution* 58:71-80. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01574.x>
- Gómez-Aparicio, L., Pérez-Ramos, I. M., Matías, L., Quero, J. L., Castro, J., Zamora, R., & Marañón, T. (1998). Oak seedling survival and growth along resource gradients in Mediterranean forests: implications for regeneration in current and future environmental scenarios. *Oikos*, 117(11), 1683–1699. <https://doi.org/10.1111/j.2008.0908-8857.16814.x>
- González-Salvatierra C, Badano EI, Flores J, Rodas J. P. (2013). Germination, infestation, and viability in acorns of *Quercus polymorpha* (Schltdl. & Cham.) after 1-year storage. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* ,19:351–362. <http://dx.doi.org/10.5154/r.rchscfa.2012.07.044>
- Greenberg, C. H. (2000). Individual variation in acorn production by five species of southern Appalachian oaks. *Forest Ecology and Management*, 132(2–3), 199–210. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00226-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00226-1)
- Gribko LS, Jones WE. (1995). Test of the float method of assessing northern red oak acorn condition. *Tree Planters' Notes* 46:143-147.
- Gross, K. (1984). Effects of Seed Size and Growth Form on Seedling Establishment of Six Monocarpic Perennial Plants. *Journal of Ecology*, 72(2), 369-387. <https://dx.doi.org/10.2307/2260053>
- Guitian, J. (1994). Selective fruit abortion in *Prunus mahaleb* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, 81(12), 1555–1558. <https://doi.org/10.2307/2445332>
- Gutterman, Y. (2009). Maternal effects on seeds during development. In *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (pp. 59–84). CABI. <https://doi.org/10.1079/9780851994321.0059>
- Hardwick Jones, R., Westra, S., & Sharma, A. (2010). Observed relationships between extreme sub-daily precipitation, surface temperature, and relative humidity. *Geophysical Research Letters*, 37(22). <https://doi.org/10.1029/2010GL045081>
- Hernández-Quiroz, N. S., Badano, E. I., Barragán-Torres, F., Flores, J., & Pinedo-Álvarez, C. (2018). Habitat suitability models to make conservation decisions based on areas of high species richness and endemism. *Biodiversity and Conservation*, 27(12), 3185–3200. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1596-9>
- Herrerías-Diego, Y., Quesada, M., Stoner, K. E., Lobo, J. A., Hernández-Flores, Y., & Sanchez Montoya, G. (2008). Effect of forest fragmentation on fruit and seed predation of the tropical dry forest tree *Ceiba aesculifolia*. *Biological Conservation*, 141(1), 241–248. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.09.017>
- Hieke, S., Menzel, C. M., & Lüdders, P. (2002). Effects of leaf, shoot and fruit development on photosynthesis of lychee trees (*Litchi chinensis*). *Tree Physiology*, 22(13), 955–961. <https://doi.org/10.1093/treephys/22.13.955>

- Hoch, G. (2005). Fruit-bearing branchlets are carbon autonomous in mature broad-leaved temperate forest trees. *Plant, Cell and Environment*, 28(5), 651–659. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01311.x>
- Hollister, R. D., & Webber, P. J. (2000). Biotic validation of small open-top chambers in a tundra ecosystem. *Global Change Biology*, 6(7), 835-842. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2000.00363.x>
- Hosmer, D. W. and Lemeshow, S. (2005). *Introduction to the Logistic Regression Model*. New York: Wiley. <http://sci-hub.tw/10.1002/0471722146>
- Huerta-Paniagua R, Rodríguez-Trejo D. (2011). Efecto del tamaño de semilla y la temperatura en la germinación de *Quercus rugosa* Née. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 17:179-187. <http://dx.doi.org/10.5154/r.rchscfa.2010.08.053>
- Ibáñez, B., Ibáñez, I., Gómez-Aparicio, L., Ruiz-Benito, P., García, L. V., & Marañón, T. (2014). Contrasting effects of climate change along life stages of a dominant tree species: The importance of soil-climate interactions. *Diversity and Distributions*, 20(8), 872–883. <https://doi.org/10.1111/ddi.12193>
- Imbert, E. (2002). Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 5(1), 13–36. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00021>
- Joët, T., Ourcival, J. M., Capelli, M., Dussert, S., & Morin, X. (2016). Explanatory ecological factors for the persistence of desiccation-sensitive seeds in transient soil seed banks: *Quercus ilex* as a case study. *Annals of Botany*, 117(1), 165–176. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv139>
- Jurado, E., & Westoby, M. (1992). Seedling Growth in Relation to Seed Size Among Species of Arid Australia. *Journal of Ecology*, 80(3), 407-416. <https://dx.doi.org/10.2307/2260686>
- Kainer, K. A., Wadt, L. H. O., & Staudhammer, C. L. (2007). Explaining variation in Brazil nut fruit production. *Forest Ecology and Management*, 250(3), 244–255. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.05.024>
- Kaplan EL, Meier P. (1958). Nonparametric estimation from incomplete observations. *Journal of the American Statistical Association*, 53(282):457–481. <https://doi.org/10.1080/01621459.1958.10501452>
- Khan, M. L. (2004). Effects of seed mass on seedling success in *Artocarpus heterophyllus* L., a tropical tree species of north-east India. *Acta Oecologica*, 25(1–2), 103–110. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2003.11.007>
- Khan, M. L., & Shankar, U. (2001). Effect of seed weight, light regime and substratum microsite on germination and seedling growth of *Quercus semiserrata* Roxb. *Tropical Ecology*, 42(1), 117–125. https://tropecol.com/pdf/open/PDF_42_1/42112.pdf
- Khurana, E., & Singh, J. (2001). Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: A review. *Environmental Conservation*, 28(1), 39-52. <https://doi.org/10.1017/S0376892901000042>
- Kim, H. T., Kang, J. W., Lee, W. Y., Han, S. U., & Park, E. J. (2016). Estimation of acorn production capacity using growth characteristics of *Quercus acutissima* in a clonal seed orchard. *Forest Science and Technology*, 12(1), 51–54. <https://doi.org/10.1080/21580103.2015.1026412>

- Kirtman, B. P., Min, D., Infanti, J. M., Kinter, J. L., Paolino, D. A., Zhang, Q., Wood, E. F. (2014). The North American multimodel ensemble: Phase-1 seasonal-to-interannual prediction; phase-2 toward developing intraseasonal prediction. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 95(4), 585–601. <https://doi.org/10.1175/BAMS-D-12-00050.1>
- Kleinbaum, D. G., Klein, M. (2012). *Survival analysis*. Springer, New York. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-6646-9>
- Koenig, W. D., Knops, J. M. H., Carmen, W. J., Stanback, M. T., & Mumme, R. L. (1996). Acorn production by oaks in central coastal California: influence of weather at three levels. *Canadian Journal of Forest Research*, 26, 1677–1683. <https://doi.org/10.1139/x26-189>
- Koenig, W. D., Knops, J. M. H., Carmen, W. J., Stanback, M. T., & Mumme, R. L. (2008). Acorn production by oaks in central coastal California: influence of weather at three levels. *Canadian Journal of Forest Research*, 26(9), 1677–1683. <https://doi.org/10.1139/x26-189>
- Koleff, P., Lennon, J. J., & Gaston, K. J. (2003). Are there latitudinal gradients in species turnover? *Global Ecology and Biogeography*, 12(6), 483–498. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00056.x>
- Kursar, T. A., Dexter, K. G., Lokvam, J., Pennington, R. T., Richardson, J. E., Weber, M. G., Coley, P. D. (2009). The evolution of antiherbivore defenses and their contribution to species coexistence in the tropical tree genus *Inga*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(43), 18073–18078. <https://doi.org/10.1073/pnas.0904786106>
- Landergott U, Gugerli F, Hoebee SE, Finkeldey R, Holderegger R. (2012). Effects of seed mass on seedling height and competition in European white oaks. *Flora* 207:721-725. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2012.09.001>
- Leishman M, Wright I, Moles A, Westoby M. (2000). The evolutionary ecology of seed size. In: Fenner M (ed) *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 2nd ed. CABI International, New York, pp 31-57. <https://doi.org/10.1079/9780851994321.0031>
- Leishman, M., & Westoby, M. (1994). The Role of Seed Size in Seedling Establishment in Dry Soil Conditions -- Experimental Evidence from Semi-Arid Species. *Journal of Ecology*, 82(2), 249-258. <https://dx.doi.org/10.2307/1939386>
- Leiva, M. J., & Fernández-Alés, R. (2005). Holm-oak (*Quercus ilex* subsp. *ballota*) acorns infestation by insects in Mediterranean dehesas and shrublands: its effect on acorn germination and seedling emergence. *Forest ecology and management*, 212(1-3), 221-229. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.03.036>
- Leverkus, A. B., Castro, J., Delgado-Capel, M. J., Molinas-González, C., Pulgar, M., Marañón-Jiménez, S., Querejeta, J. I. (2015). Restoring for the present or restoring for the future: Enhanced performance of two sympatric oaks (*Quercus ilex* and *Quercus pyrenaica*) above the current forest limit. *Restoration Ecology*, 23(6), 936–946. <https://doi.org/10.1111/rec.12259>

- Lieberman, D., Lieberman, M., Hartshorn, G., & Peralta, R. (1985). Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 1(2), 97–109. <https://doi.org/10.1017/S026646740000016X>
- Lloret, F., Mattana, S., & Yuste, J. C. (2015). Climate-induced die-off affects plant-soil-microbe ecological relationship and functioning. *FEMS Microbiology Ecology*, 91(2). <https://doi.org/10.1093/femsec/iu014>
- 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. <http://dx.doi.org/10.1007/s004680050051>
- López-Barrera, F., & Newton, A. (2005). Edge type effect on germination of oak tree species in the Highlands of Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 217(1), 67–79. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.05.048>
- 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>
- Marion, G. M., Henry, G. H. R., Freckman, D. W., Johnstone, J., Jones, G., Jones, M. H., & Svoboda, J. (1997). Open-top designs for manipulating field temperature in high-latitude ecosystems. *Global Change Biology*, 3(S1), 20-32. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.1997.gcb136.x>
- Matilla, A., Gallardo, M., & Puga-Hermida, M. I. (2005). Structural, physiological and molecular aspects of heterogeneity in seeds: a review. *Seed Science Research*, 15(2), 63–76. <https://doi.org/10.1079/ssr2005203>
- McLaren, K., & McDonald, M. (2003). Seedling dynamics after different intensities of human disturbance in a tropical dry limestone forest in Jamaica. *Journal of Tropical Ecology*, 19(5), 567-578. <https://doi.org/10.1017/S0266467403003626P>
- McShea, W. J., & Healy, W. M. (2002). *Oak forest ecosystems: ecology and management for wildlife*. Johns Hopkins University Press.
- Merouani, H., Apolinário, L. M., Almeida, M.-H., & Pereira, J. S. (2003). Morphological and physiological maturation of acorns of cork oak (*Quercus suber* L.). *Seed Science and Technology*, 31(1), 111–124. <http://dx.doi.org/10.15258/sst.2003.31.1.12>
- Moles, A. T., & Westoby, M. (2006). Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos*, 113(1), 91–105. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14194.x>
- Moles, A. T., Falster, D. S., Leishman, M. R., & Westoby, M. (2004). Small-seeded species produce more seeds per square meter of canopy per year, but not per individual per lifetime. *Journal of Ecology*, 92(3), 384–396. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00880.x>

- Moller, A. P. (1996). Developmental stability of flowers, embryo abortion, and developmental selection in plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 263(1366), 53–56. <https://doi.org/10.1098/rspb.1996.0009>
- Montes-Hernández, B., & López-Barrera, F. (2013). Seedling establishment of *Quercus insignis*: A critically endangered oak tree species in southern Mexico. *Forest Ecology and Management*, 310, 927–934. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.09.044>
- Mousseau, Timothy & Fox, Charles. (1998). Mousseau TA, Fox CW. The adaptive significance of maternal effects. *TREE* 13: 403-407. *Trends in Ecology & Evolution*. 13. 403-407. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01472-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01472-4)
- Myhre, G., Shindell, D., Bréon, F.-M., Collins, W., Fuglestedt, J., Huang, J., Zhang, H. (2013). Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change - Chapter 8: Anthropogenic and Natural Radiative Forcing. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*, 659–740. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.018>
- Navarro, R. M., Villar-Salvador, Pedro, & Del Campo, A. (2006). Morfología y establecimiento de los plantones. Calidad de planta forestal para la restauración en ambientes mediterráneos. Estado actual de conocimientos. Madrid, España. Ministerio de Medio Ambiente, Editors: J. Cortina, J.L. Peñuelas, J. Puértolas, R. Savé, A. Vilagrosa, Serie Forestal, 67-88.
- Nixon KC. (1993). Infrageneric classification of *Quercus* (Fagaceae) and typification of sectional names. *Annals of Forest Science*, 50:25s-34s. <https://doi.org/10.1051/forest:19930701>
- O'Brien, S. T., Hubbell, S. P., Spiro, P., Condit, R., & Foster, R. B. (1995). Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. *Ecology*, 76(6), 1926–1939. <https://doi.org/10.2307/1940724>
- O'Hanlon-Manners, D. L., & Kotanen, P. M. (2006). Losses of seeds of temperate trees to soil fungi: Effects of habitat and host ecology. *Plant Ecology*, 187(1), 49–58. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9132-5>
- Ordiales-Plaza, R. (2000). Midebmp, Version 4.2. Almería: Estación Experimental de Zonas Áridas.
- Pammenter, N. W., & Berjak, P. (1999). A review of recalcitrant seed physiology in relation to desiccation-tolerance mechanisms. *Seed Science Research*. CAB International. <https://doi.org/10.1017/S0960258599000033>
- Peichl, M., & Arain, M. A. (2007). Allometry and partitioning of above- and belowground tree biomass in an age-sequence of white pine forests. *Forest Ecology and Management*, 253(1–3), 68–80. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.07.003>
- Pérez, P., López, F., García, F., Cuevas-Reyes, P., & González-Rodríguez, A. (2013). Procesos de regeneración natural en bosques de encinos: factores facilitadores y limitantes. *Revista de La DES Ciencias Biológico Agropecuarias, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo*, 1(December 2015), 18–24.

- Pérez-Ramos, I. M. (2014). El milagro de regenerar en especies mediterráneas de *Quercus*. ¿Cómo serán los bosques del futuro? *Ecosistemas*, 23(2), 13–17. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2014.23-2.03>
- Pérez-Ruiz, C. L., Badano, E. I., Rodas-Ortiz, J. P., Delgado-Sánchez, P., Flores, J., Douterlungne, D., & Flores-Cano, J. A. (2018). Climate change in forest ecosystems: A field experiment addressing the effects of raising temperature and reduced rainfall on early life cycle stages of oaks. *Acta Oecologica*, 92, 35–43. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2018.08.006>
- Piper, F.I., Fajardo, A., Cavieres, L.A., 2013. Simulated warming does not impair seedling survival and growth of *Nothofagus pumilio* in the southern Andes. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 15, 97–105. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2013.02.003>
- Pringle, R. M., Young, T. P., Rubenstein, D. I., & McCauley, D. J. (2006). Herbivore-initiated interaction cascades and their modulation by productivity in an African savanna. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(1), 193–197. <https://doi.org/10.1073/pnas.0609840104>
- Pritchard, H. W. (1991). Water Potential and Embryonic Axis Viability in Recalcitrant Seeds of *Quercus rubra*. *Annals of Botany*, 67(1), 43–49. <http://www.jstor.org/stable/42758401>
- Pritchard, H. W., Daws, M. I., Fletcher, B. J., Gaméné, C. S., Msanga, H. P., & Omondi, W. (2004). Ecological correlates of seed desiccation tolerance in tropical African dryland trees. *American Journal of Botany*, 91(6), 863–870. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.6.863>
- Puerta-Piñero, C., Gómez, J. M., & Valladares, F. (2007). Irradiance and oak seedling survival and growth in a heterogeneous environment. *Forest Ecology and Management*, 242(2–3), 462–469. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.079>
- Pujade, J., Cabral-Gamboa, O., Treto-Pereyra, R., Landa-Orozco, L. G., & Carrillo-Sánchez, C. (2012). Primeros datos sobre las agallas de encinos producidas por cinípidos (Hym., *Cynipidae*) colectadas en la Sierra de Monte Escobedo (Zacatecas, México) sobre *Q. resinosa*. *Orsis: organismes i sistemes*, 26, 0103–116.
- Purohit, V., Tamta, S., Nandi, S., Rikhari, H., & Palni, L. (2003). Does acorn weight influence germination and subsequent seedling growth of central Himalayan oaks? *Journal of Tropical Forest Science*, 15(3), 483–492. <http://www.jstor.org/stable/23616448>
- Quero, J. L., Villar, R., Marañón, T., Zamora, R. and Poorter, L. (2007), Seed-mass effects in four Mediterranean *Quercus* species (Fagaceae) growing in contrasting light environments. *American Journal of Botany*. 94: 1795–1803. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.11.1795>
- Quero, J. L., Villar, R., Marañón, T., & Zamora, R. (2006). Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: Physiological and structural leaf responses. *New Phytologist*, 170(4), 819–834. <http://sci-hub.tw/10.1111/j.1469-8137.2006.01713.x>

- Ramirez-Valiente, J. A., Valladares, F., Gil, L. & Aranda, I. (2009). Population differences in juvenile survival under increasing drought are mediated by seed size in cork oak (*Quercus suber* L.). *Forest Ecology and Management*, 257(8): 1676-1683. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.01.024>
- Ramos, S., Vázquez, F. M., & Ruiz, T. (2013). Ecological Implications of Acorn Size at the Individual Tree Level in *Quercus suber* L. *ISRN Botany*, 2013, 1–6. <https://doi.org/10.1155/2013/310828>
- Ramos-Palacios, C. R., & Badano, E. I. (2014). The relevance of burial to evade acorn predation in an oak forest affected by habitat loss and land use changes. *Botanical Sciences*, 92(2), 299–308. <https://doi.org/10.17129/botsci.101>
- Ramos-Palacios, C. R., Badano, E. I., Flores, J., Flores-Cano, J. A., & Flores-Flores, J. L. (2014). Distribution patterns of acorns after primary dispersion in a fragmented oak forest and their consequences on predators and dispersers. *European Journal of Forest Research*, 133(3), 391–404. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0771-5>
- Renaud, V., Innes, J. L., Dobbertin, M., & Rebetez, M. (2011). Comparison between open-site and below-canopy climatic conditions in Switzerland for different types of forests over 10 years (1998-2007). *Theoretical and Applied Climatology*, 105(1), 119–127. <http://sci-hub.tw/10.1007/s00704-010-0361-0>
- Renninger, H. J., Hall, A. T., Hornslein, N., & Ezell, A. W. (2018). Seasonal physiology and growth of bottomland oaks of differing planting stocks in afforestation sites on the U.S. Gulf Coastal Plain. *Restoration Ecology*, 26(4), 702–711. <http://sci-hub.tw/10.1111/rec.12621>
- Rey-Benayas, J. M., 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>
- Roach, D. A., & Wulff, R. D. (1987). Maternal effects in plants. *Annual review of ecology and systematics*, 18(1), 209-235. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.18.1.209>
- Roberts, E.H. (1973). Predicting the Storage Life of Seeds. *Seed Science and Technology*, 1, 499-514.
- Romero-Rangel S, Rojas-Zenteno EC, Rubio-Licona LE. (2014). Fagaceae. *Flora Del Bajío y de regiones adyacentes* 181:1-167.
- Rubio-Licona, L. E., Romero-Rangel, S., Rojas-Zenteno, E. C., Durán-Díaz, A., & Gutiérrez-Guzmán, J. C. (2011). Variación del tamaño de frutos y semillas en siete especies de encino (*Quercus*, Fagaceae). *Polibotánica*, (32), 135-151. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1405-27682011000200008&lng=es&tlng=es.
- 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>

- Sánchez-Montes de Oca, E. J., Badano, E. I., Silva-Alvarado, L. E., Flores, J., Barragán-Torres, F., & Flores-Cano, J. A. (2018). Acorn weight as determinant of germination in red and white oaks: evidences from a common-garden greenhouse experiment. *Annals of Forest Science*, 75(1). <https://doi.org/10.1007/s13595-018-0693-y>
- Schmidt, A., Ivanova, A., & Schäfer, M. S. (2013). Media attention for climate change around the world: A comparative analysis of newspaper coverage in 27 countries. *Global Environmental Change*, 23(5), 1233-1248. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2013.07.020>.
- Seiwa, K. (2000). Effects of seed size and emergence time on tree seedling establishment: Importance of developmental constraints. *Oecologia*, 123(2), 208–215. <https://doi.org/10.1007/s004420051007>
- Setiawan, E., Poerwanto, R., Fukuda, F., Sugiyama, N., Saitoh, K., & Kubota, N. (2012). Effect of sector (position in canopy) on allocation of 13 C-photosynthates in Mangosteen. *Jurnal Agronomi Indonesia (Indonesian Journal of Agronomy)*, 40(2), 139–145. <https://doi.org/10.24831/jai.v40i2.6375>
- Shaw, M. (1968). Factors Affecting the Natural Regeneration of Sessile Oak (*Quercus Petraea*) in North Wales: II. Acorn Losses and Germination under Field Conditions. *Journal of Ecology*, 56(3), 647-660. <http://doi.org/10.2307/2258097>
- Sheoran, Inder & Singh, Rakesh. (1987). Photosynthetic Contribution of Podwall in Seed Development of Chickpea (*Cicer arietinum* L). *Proceedings of Indian National Science Academy*. 53. 531-534. https://insa.nic.in/writereaddata/UpLoadedFiles/PINSA/Vol53B_1987_5and6_Art29.pdf
- Silvertown, J. W. (1989). Seed size, life span, and germination date as coadapted features of plant life history. *The American Naturalist* 118:860-864. <https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/283876>
- Siscart D., Diego V., Lloret F. (1999) Acorn Ecology. In: Rodà F., Retana J., Gracia C.A., Bellot J. (eds) *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*, vol 137. Springer, Berlin, Heidelberg. <https://dx.doi.org/10.1007/978-3-642-58618-7>
- Sobrinho-Vesperinas, E., & Viviani, A. B. (2000). Pericarp micromorphology and dehydration characteristics of *Quercus suber* L. acorns. *Seed Science Research*, 10(03), 401–407. <http://doi.org/10.1017/s0960258500000441>
- Solomon, E. P., Linda R. B., y Martin, W. D. (2013). *Biología*, Novena edición, 1420. ISBN: 978-607-481-934-2
- Souza, M.L. and Fagundes, M. (2014). Seed Size as Key Factor in Germination and Seedling Development of *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae). *American Journal of Plant Sciences*, 5, 2566-2573. <http://dx.doi.org/10.4236/ajps.2014.517270>
- St-Denis, A., Messier, C., & Kneeshaw, D. (2013). Seed size, the only factor positively affecting direct seeding success in an abandoned field in Quebec, Canada. *Forests*, 4(2), 500–516. <http://sci-hub.tw/10.3390/f4020500>
- Stephenson, A. G. (1981). Flower and Fruit. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12, 253–279. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.12.110181.001345>

- Sturrock, R. N., Frankel, S. J., Brown, A. V., Hennon, P. E., Kliejunas, J. T., Lewis, K. J., Woods, A. J. (2011, February). Climate change and forest diseases. *Plant Pathology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2010.02406.x>
- Tabari, M., Jalali, G. A., Ali-Arab, A. R., & Ghanbari, M. (2007). Restoration of oak forests in soils compacted by human and livestock. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 10(9), 1536–1539. <https://doi.org/10.3923/pjbs.2007.1536.1539>
- Tecklin, J., & McCreary, D. D. (1991). Acorn size as a factor in early seedling growth. In R. B. Standiford (Ed.), *Proceedings of the symposium on oak woodlands and hardwood rangeland management*. Gen. Tech. Rep. PSW-126 (pp. 48–53). CA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station. <https://doi.org/10.2737/PSW-GTR-126>
- Thorne, J. H. (2008). Morphology and Ultrastructure of Maternal Seed Tissues of Soybean in Relation to the Import of Photosynthate. *Plant Physiology*, 67(5), 1016–1025. <https://doi.org/10.1104/pp.67.5.1016>
- Tilki, F. (2010). Influence of acorn size and storage duration on moisture content, germination and survival of *Quercus petraea* (Mattuschka). *Journal of Environmental Biology*, 31(3), 325–328. http://www.jeb.co.in/journal_issues/201005_may10/paper_17.pdf
- Trenberth, K. E. (2012). Framing the way to relate climate extremes to climate change. *Climatic Change*, 115(2), 283–290. <http://dx.doi.org/10.1007/s10584-012-0441-5>
- Tripathi, R., & Khan, M. (1990). Effects of Seed Weight and Microsite Characteristics on Germination and Seedling Fitness in Two Species of *Quercus* in a Subtropical Wet Hill Forest. *Oikos*, 57(3), 289–296. <http://doi.org/10.2307/3565956>
- Ulft, L. H. (2004). The Effect of Seed Mass and Gap Size on Seed Fate of Tropical Rain Forest Tree Species in Guyana. *Plant Biology*, 6: 214–221. <https://doi.org/10.1055/s-2004-815736>
- Valencia A., S. (2004). Diversidad del género *Quercus* (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, (75), 33–53. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57707503>
- 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>
- van Vuuren, D. P., Edmonds, J., Kainuma, M., Riahi, K., Thomson, A., Hibbard, K., Rose, S. K. (2011). The representative concentration pathways: An overview. *Climatic Change*, 109(1), 5–31. <https://doi.org/10.1007/s10584-011-0148-z>
- Vanderwel, M. C., Lyutsarev, V. S. and Purves, D. W. (2013), Forest distributions from demography. *Global Ecology and Biogeography*, 22: 1192–1203. <https://doi.org/10.1111/geb.12081>

- Venable, D. L., Brown, J. S. (1988). The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *The American Naturalist* 131:3, 360-384. <https://www.journals.uchicago.edu/doi/pdfplus/10.1086/284795>
- Venable, D., & Rees, M. (2009). The Scaling of Seed Size. *Journal of Ecology*, 97(1), 27-31. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/20528828>
- Vieira, D. L. and Scariot, A. (2006), Principles of Natural Regeneration of Tropical Dry Forests for Restoration. *Restoration Ecology*, 14: 11-20. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00100.x>
- Walck, J. L., Hidayati, S. N., Dixon, K. W., Thompson, K. and Poschlod, P. (2011), Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology*, 17: 2145-2161. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02368.x>
- Wardlaw, I. (1990). Tansley Review No. 27. The Control of Carbon Partitioning in Plants. *The New Phytologist*, 116(3), 341-381. <http://www.jstor.org/stable/2557106>
- Weinhold, B. (2006). Epigenetics: The Science of Change. *Environmental Health Perspectives*, 114(3), 160–167.: <https://doi.org/10.1289/ehp.114-a160>
- Welty, R. E., Azevedo, M. D., & Cooper, T. M. (1987). Influence of moisture content, temperature, and length of storage on seed germination and survival of endophytic fungi in seeds of tall fescue and perennial ryegrass. *Phytopathology*, 77(6), 893-900. <http://doi.org/10.1094/Phyto-77-893>
- Wesołowski, T., Rowiński, P., & Maziarz, M. (2015). Interannual variation in tree seed production in a primeval temperate forest: does masting prevail? *European Journal of Forest Research*, 134(1), 99–112. <https://doi.org/10.1007/s10342-014-0836-0>
- Westoby, M., Falster, D., Moles, A., Vesk, P., & Wright, I. (2002). Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125-159. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/3069259>
- Westoby, M., Jurado, E., Leishman, M. (1992). Comparative evolutionary ecology of seed size. *Trends in Ecology & Evolution*, 7 (11), 368-372. [http://doi.org/10.1016/0169-5347\(92\)90006-W](http://doi.org/10.1016/0169-5347(92)90006-W)
- Wiens, D., Calvin, C. L., Wilson, C. A., Davern, C. I., Frank, D., & Seavey, S. R. (1987). Reproductive success, spontaneous embryo abortion, and genetic load in flowering plants. *Oecologia*, 71(4), 501–509. <https://doi.org/10.1007/BF00379288>
- Wolf, J. B., & Wade, M. J. (2009). What are maternal effects (and what are they not)? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1520), 1107–1115. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0238>
- Woods, K., & Elliott, S. (2004). Direct Seeding For Forest Restoration on Abandoned Agricultural Land in Northern Thailand. *Journal of Tropical Forest Science*, 16(2), 248-259. <http://www.jstor.org/stable/23616517>

- Xia, K., Daws, M. I., Hay, F. R., Chen, W. Y., Zhou, Z. K., & Pritchard, H. W. (2012). A comparative study of desiccation responses of seeds of Asian Evergreen Oaks, *Quercus* subgenus *Cyclobalanopsis* and *Quercus* subgenus *Quercus*. *South African Journal of Botany*, 78, 47–54. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2011.05.001>
- Xia, K., Daws, M. I., Stuppy, W., Zhou, Z. K., & Pritchard, H. W. (2012). Rates of Water Loss and Uptake in Recalcitrant Fruits of *Quercus* Species Are Determined by Pericarp Anatomy. *PLoS ONE*, 7(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047368>
- Xia, K., Daws, M. I., Zhou, Z.-kun, & Pritchard, H. W. (2015). Habitat-linked temperature requirements for fruit germination in *Quercus* species: A comparative study of *Quercus* subgenus *Cyclobalanopsis* (Asian evergreen oaks) and *Quercus* subgenus *Quercus*. *South African Journal of Botany*, 100, 108-113. South African Association of Botanists. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1016/j.sajb.2015.04.015>
- Yahdjian, L., & Sala, O. E. (2002). A rainout shelter design for intercepting different amounts of rainfall. *Oecologia*, 133(2), 95–101. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1024-3>
- Yi, X., & Liu, C. (2014). Retention of cotyledons is crucial for resprouting of clipped oak seedlings. *Scientific Reports*, 4. <https://doi.org/10.1038/srep05145>
- Yi, X., & Wang, Z. (2016). The Importance of Cotyledons for Early-Stage Oak Seedlings under Different Nutrient Levels: A Multi-species Study. *Journal of Plant Growth Regulation*, 35(1), 183–189. <https://doi.org/10.1007/s00344-015-9516-7>
- You, G., Zhang, Y., Schaefer, D., Sha, L., Liu, Y., Gong, H., Xie, Y. (2013). Observed air/soil temperature trends in open land and understory of a subtropical mountain forest, SW China. *International Journal of Climatology*, 33(5), 1308–1316. <https://doi.org/10.1002/joc.3494>
- Zar, J.H. (2010). *Biostatistical Analysis*, fifth ed. Prentice Hall, New Jersey. 360.
- Zavala-Chávez, F. (2001). *Introducción a la ecología de la regeneración natural de encinos*. Universidad Autónoma Chapingo, México. 94.
- Zavala-Chávez, F. (2004). Desecación de bellotas y su relación con la viabilidad y germinación en nueve especies de encinos mexicanos. *CIENCIA ergo-sum, Revista Científica Multidisciplinaria de Prospectiva*, 11 (2), 177-185. <https://www.redalyc.org/pdf/104/10411207.pdf>
- Zavala-Chávez, F. (2008). Efecto del almacenamiento sobre la viabilidad y germinación de bellotas de *Quercus rugosa* y *Quercus grabrescens*. *Revista Ciencia Forestal en México*, 33, 15-25.
- 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*, 51(1), 27-35.
- Zavala-Chávez, F., García-Moya, E. (1996). *Frutos y semillas de encinos*. Universidad Autónoma Chapingo, México